

“Identificación de QTL asociados a caracteres de
rendimiento de una población de trigo bajo condiciones
de estrés hídrico en San Juan, Argentina”

*Tesis presentada para optar al título de Doctor en Agronomía de la
Universidad Nacional de Cuyo*

Mariana Andrea Balmaceda

Licenciada en Biología Facultad de Ciencias Exactas Físicas y
Naturales Universidad Nacional de San Juan

-2017-

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Marcelo Helguera

Licenciado en Biología (Facultad de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales-Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Biológicas (Facultad de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales-Universidad Nacional de Córdoba)

Codirector de tesis

Claudio Galmarini

Ingeniero Agrónomo (Facultad de Agronomía Universidad Nacional de Cuyo)

Magister Scientiae (Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza, España)

PhD in Plant Breeding and Plant Genetics (Universidad de Wisconsin-Madison, Estados Unidos)

COMISIÓN ASESORA DE TESIS

Fernanda González

Ingeniera Agrónoma (Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires)

Mónica Ruiz

Licenciada en Biología (Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales - Universidad Nacional de San Juan)

Magister Scientiae en Producción Vegetal (Universidad Nacional de Buenos Aires)

Doctora en Agronomía (Facultad de Agronomía-Universidad Nacional de Cuyo)

Alfredo Cirilo

Ingeniero Agrónomo (Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires)

Magister Scientiae en Producción Vegetal (Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce)

Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce)

Coordinador de la Red de Ecofisiología INTA.

JURADO EVALUADOR DE TESIS

Dr. Gonzalo S. Gómez Talquenca (INTA)

Dr. Pablo E. Abbate (INTA; Facultad de Ciencias Agrarias – Universidad Nacional de Mar del Plata)

Dr. Diego Lijavetzky (Facultad de Ciencias Agrarias- Universidad Nacional de Cuyo; CONICET)

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco a

- ✓ A mi codirectora de beca y asesora de tesis Dra. Mónica Ruiz, por su dedicación y paciencia, sin sus palabras y correcciones no hubiese podido lograr llegar a esta instancia tan anhelada. Gracias por su guía y sus consejos en momento oportuno.
- ✓ A mi director de tesis Dr. Marcelo Helguera por sus consejos cuando no salían de mi pensamiento las ideas para escribir lo que hoy he logrado. Gracias por sus palabras de aliento, por su acompañamiento en la escritura y sus valiosas correcciones.
- ✓ Al Dr. Claudio Galmarini por sus valiosos aportes en la redacción de la tesis.
- ✓ A Fernanda Gonzales por su amabilidad, su tiempo y sus aportes para el desarrollo de este trabajo. Gracias por brindarme sus valiosos conocimientos y sugerencias.
- ✓ Al Dr. Leonardo Vanzetti por guiarme y acompañarme en el análisis de datos.
- ✓ Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por promover mi formación profesional financiando una beca doctoral.
- ✓ Al Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico Agroalimentario y Agroindustrial del Cono Sur (PROCISUR), que mediante financiamiento del proyecto "Bases fisiológicas y genéticas de las respuestas de trigo y soja a limitantes bióticas y abióticas" se pudo realizar parte de este trabajo.
- ✓ Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), por brindarme apoyo económico mediante el financiamiento de diferentes proyectos. Por permitirme realizar ensayos y análisis en sus instalaciones.
- ✓ A mis compañeros del Laboratorio de Fisiología Vegetal; Luchi, Franco, Anto, Gonza, Daniel, Belén por sus divertidas charlas en cada almuerzo compartido.
- ✓ A mi querida amiga Sandra, quien no solo siempre me brindo su ayuda en cada medición en el campo, sino que hizo más amenas las largas horas de trabajo con su alegría e infinitas charlas.
- ✓ A los alumnos de las carreras de Biología y Agronomía: Jenni, Marina, Fernando, Esteban, Constanza, Gabi y Martin que me acompañaron largas jornadas con su buena energía durante la toma de datos.
- ✓ A mis queridos amigos Nechi y Eduardo por acompañarme en todos los ensayos a campo, ayudarme a resolver los imprevistos que surgían y sobre todo por brindarme todos sus conocimientos.
- ✓ A mis tesoros, Emilia y Agustina que fueron el sostén e inspiración para transitar este camino, a Daniel por apoyarme siempre y darme aliento para perseguir mis metas y nunca abandonarlas frente a las adversidades.
- ✓ A mis padres, mis hermanos y tías por su cariño y apoyo.

A todos infinitas gracias...

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo, y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Lic. en Biología Mariana Balmaceda

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE TABLAS	ii
ABREVIATURAS	v
RESUMEN	iv
ABSTRACT.....	v
CAPÍTULO 1	1
Introducción general.....	1
1.1 GENERALIDADES SOBRE EL CULTIVO DE TRIGO.....	2
1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	4
1.2.2 <i>Escenario climático mundial</i>	6
1.4 OBJETIVOS.....	10
1.5 HIPÓTESIS.....	11
CAPÍTULO 2.....	12
Metodología general y.....	12
caracterización ambiental.....	12
2.1 METODOLOGIA GENERAL.....	13
2.1.1 <i>Germoplasma</i>	13
2.1.2 <i>Siembra y diseño experimental</i>	13
2.1.3 <i>Tratamientos de riego</i>	14
2.1.4 <i>Fertilización y control de plagas y malezas</i>	15
2.1.5 <i>Generación de ambientes hídricos</i>	15
2.1.6 <i>Mediciones</i>	17
2.1.7 <i>Análisis estadístico</i>	18
2.1.8 <i>Detección y análisis de QTL</i>	18
2.2 CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE	18
CAPÍTULO 3.....	21
Selección de índices de tolerancia a la sequía.....	21
3.1 INTRODUCCIÓN.....	22
3.2 OBJETIVO.....	24
3.3 HIPÓTESIS.....	24
3.4 METODOLOGÍA.....	24
3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	26
3.6 RESULTADOS	27

3.6.1 Rasgos de desarrollo.....	27
3.6.2 Rasgos de crecimiento	28
3.6.3 Rasgos de rendimiento y relaciones establecidas entre sus componentes	29
3.6.4 Índice de tolerancia a la sequía	31
3.7 DISCUSIÓN.....	37
3.8 CONCLUSIÓN	42
CAPÍTULO 4.....	44
Variabilidad fenotípica de la población doble haploide y heredabilidad de los caracteres.	44
4.1 INTRODUCCIÓN	45
4.2 OBJETIVO.....	47
HIPOTESIS.....	47
4.4 METODOLOGÍA.....	47
4.4.1 Análisis estadístico	47
4.5 RESULTADOS	48
4.5.1 Rasgos de desarrollo.....	48
4.5.1 Rasgos de rendimiento y componentes	49
4.5.2 Segregación transgresiva	49
4.5.3 Heredabilidad y Correlaciones entre el RG, sus componentes y la altura	53
4.6 Discusión	56
4.6.3 Heredabilidad y correlaciones entre rasgos.....	57
4.7 CONCLUSIÓN	59
CAPÍTULO 5.....	60
Asociación de regiones genómicas a la tolerancia a estrés hídrico utilizando una población biparental.	60
5.1 INTRODUCCIÓN	61
5.2 OBJETIVO.....	62
5.3 HIPÓTESIS.....	62
5.4 METODOLOGÍA.....	62
5.4.1 Población de mapeo utilizada, genotipado y construcción de mapa genético.....	62
5.4.1 Detección y análisis de QTL.....	63
5.5 RESULTADOS	64
QTL para rendimiento en grano	64
Identificación de QTL en componentes de rendimiento.....	65
5.6 DISCUSIÓN.....	77
5.7 CONCLUSIÓN	78
CAPITULO 6.....	80

Conclusiones finales.....	80
6.1 CONCLUSIONES FINALES	81
6.2 IMPLICACIONES EN INVESTIGACIONES FUTURAS.....	82
TABLAS SUPLEMENTARIAS	83
BIBLIOGRAFÍA.....	98

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Germoplasma comercial evaluado y sus características agronómicas	14
Tabla 2.2: poblaciones genotipadas disponibles.....	14
Tabla 2.3: Láminas de riego aplicadas en cada uno de los seis ambientes.....	16
Tabla 3.1: Fórmulas y referencias de los índices de tolerancia a la sequía.	26
Tabla 3.3: Análisis ANAVA para las variables rendimiento y de crecimiento de ambos años y tratamientos.	29
Tabla 3.4: Rendimiento en grano para ambas condiciones de riego e índices de tolerancia al estrés para la selección de los genotipos. Letras distintas indican diferencias significativas < 0.05 entre los 10 genotipos evaluados.	34
Tabla 3.5: Análisis de correlación de Pearson, entre los índices de estrés y el RG en ambas condiciones.	34
Tabla 3.6: Autovectores del análisis de componentes principales.....	36
Tabla 4.1: Medias, significancia entre los ambientes, rangos y prueba de Shapiro–Wilk para todos los rasgos de la población DHs y sus progenitores de cada ambiente.	52
Tabla 4.2: Componentes de varianza y heredabilidad en sentido amplio (H^2) para los mejores predictores lineales imparciales (BLUP) de todos los rasgos evaluados. Considerando los cuatro ambientes evaluados	53
Tabla 4.3: Correlaciones fenotípicas entre el RG, sus componentes y la Alt, y correlaciones del NG/m ² con NE/m ² y NGE, considerando el conjunto de datos de todos los ambientes y para cada ambiente por separado.	54
Tabla 4.4: Análisis de sendero para los BLUP del rendimiento de grano (RG) en función del NE/m ² , NGE, NG/m ² , PG granos y Alt. Los resultados corresponden tanto al conjunto total de datos como a cada condición de riego.....	55
Tabla 5.1: QTL estables y principales identificados para los caracteres rendimiento del grano, componentes y altura	67
Tabla suplementaria 3.1S: Medias de las variables evaluadas (considerando la interacción ambiente x genotipo) de 10 genotipos de trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.) en los cuatro ambientes. RG/m ² rendimiento del grano por unidad de superficie, NE/m ² número de espigas por unidad de superficie, NGE número de granos por espiga, NG/m ² número de granos por unidad de superficie, PG (g) peso de mil granos, Alt. (cm) altura de la planta de los genotipos afectados por la interacción ambiente x genotipos (AxG).....	83
Tabla 3.2S: Autovalores del análisis multivariado de componentes principales	85
Tabla suplementaria 5.1S: QTL identificado para rendimiento del grano (RG/m ²), número de espigas por unidad de superficie (NE/m ²), número de granos por espiga (NGE), número de granos por unidad de superficie (NG/m ²), peso de mil granos (PG, g), altura de la planta (Alt, cm). Cr. Cromosoma	86
Tabla suplementaria 5.2S: resultado de análisis ANAVA e interacciones entre los QTL identificados y los tratamientos hídricos para cada carácter evaluado. NE/m ² número de espigas por unidad de superficie, NG/m ² número de granos por unidad de superficie, PG peso de mil granos (g), NGE número de granos por espiga, RG (g/m ²) rendimiento del grano por unidad de superficie, Alt altura de la planta (cm), Ant. estadio fenológico de anthesis, Trat. tratamiento. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05).....	89

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Etapas del ciclo de cultivo de trigo y generación de componentes numéricos del rendimiento (Modificado de Slafer y Rawson 1994). SI: siembra, EM: Emergencia, IF: iniciación floral, DL: doble lomo, ET: espiguilla terminal, ES: espigazón, AN: antesis, MF: Madurez fisiológica, CO: cosecha. ES: establecimiento, PM: pre-macollaje, MC: macollaje, EA: espigazón/antesis, LLG: llenado de grano, SC: secado de grano. 3

Figura 1.2: A- serie histórica de producción y rendimiento del cultivo de trigo en Argentina. B- serie histórica de la superficie sembrada. Para la campaña 2022/23 los valores presentados son estimados. Datos obtenidos del Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca de la Nación, 2022. 5

Figura 1.3: Serie histórica de la superficie sembrada del cultivo de trigo en la provincia de San Juan durante la década del 70 y 80. Datos obtenidos del Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca la Nación, 2022. 6

Figura 2.1: Porcentaje de humedad relativa del perfil del suelo de las tres campañas; flecha anaranjada indica comienzo de estrés para las campañas 2017 y 2018. Flecha azul indica comienzo de estrés para la temporada 2019. Símbolos grises corresponden a tratamiento estrés hídrico (Cuadrado E-2017, Triangulo 2018, Estrella E-2019) y símbolos color negro a tratamiento Regado (Cuadrado R-2017, Triangulo R-2018, EstrellaR-2019). CC: capacidad de campo y PPM; punto de marchitez permanente. 17

Figura 3.1: A) Altura (Alt cm) y B) Biomasa total a madurez (BT, g/m²) de los 10 genotipos evaluados. Colores grises indican ambientes con estrés hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG significativas y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación 29

Figura 3.2: Rendimiento del grano (RG, g/m²) de los 10 genotipos evaluados en San Juan, Argentina. Colores grises indican ambientes con estrés hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG significativas y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación. 30

Figura 3.3: A- Numero de espigas (NE/m²), B- Número de granos por espiga (NGE) -, C)- Número de granos (NG/m²) Y D)-Peso de mil granos (PG, g) de los 10 genotipos evaluados en San Juan, Argentina. Colores grises indican ambientes con déficit hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación. 32

Figura 3.4: Respuesta del rendimiento del grano (RG/m²) en función de A- Numero de espigas (NE/m²), B- Número de granos por espiga (NGE), C- Número de granos (NG/m²) Y D- Peso de mil granos (PG, g). 33

Figura 3.4: Biplot del análisis de componentes principales (ACP) usando las variables evaluadas (Ys, Yp e índices de tolerancia) y los diez genotipos. Círculos agrupan genotipos con diferente adaptación a la sequía y rendimiento, círculo con guion largo-dos puntos: genotipos del grupo D, círculo con guion largo: genotipos con tolerancia intermedia, círculo con guion largo-un punto: genotipos del grupo A 39

Figura 4.1: Ocurrencia de Antesis en la población de líneas DHs para los cuatro ambientes evaluados. Colore gris indica tratamientos de Regado y color negro tratamientos de estrés hídrico. 49

Figura 4.2: Histograma de frecuencias para RG, NE, NGE, NG y PG. Barras grises oscuro representan la cantidad de líneas en el tratamiento estrés y barras claras líneas en el tratamiento Regado. Flecha verde representa el parental tolerante (B2002) y flechas rojas parental susceptible (BP11). 51

Figura 5.1: A-efectos de la interacción *QRG.pocito-2B* x Trat sobre RG (g/m^2) y B- efectos de la interacción *QRG.pocito-5D* sobre RG (g/m^2). Color gris indica el tratamiento estrés hídrico y color el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de RG (g/m^2). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas 65

Figura 5.2: efectos de la interacción QTLxTrat sobre el PG. A- efectos de la interacción *QNGE.pocito-2B* x Trat, B- efectos de la interacción *QNGE.pocito-4D* x Trat. Color gris indican el tratamiento estrés hídrico y color negro el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de PG (g). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas 69

Figura 5.3: Efectos de las interacciones QTLxTrat sobre el RG. A- efectos de la interacción *QNG.pocito-1A* x Trat. B- efecto de la interacción *QNG.pocito-4D* x Trat. Color gris indican RG (g/m^2) en el tratamiento estrés hídrico y color negro RG en el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de RG (g/m^2). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas 70

Figura 5.4: Efectos de la interacción *QPG.pocito-4D* xTrat sobre el PG (g). Color gris el tratamiento estrés hídrico y color negro tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de PG (g). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas. 71

Figura 5.5: Regiones genómicas representadas en los cromosomas con marcadores y su posición de referencia. La "a" indica que el alelo BP11 aumenta el rasgo correspondiente y la "b" indica que el alelo B2002 aumenta el rasgo correspondiente. Rectángulo relleno con líneas en diagonal indican tratamiento BLUP, Rectángulos color gris y negro indican tratamientos BLUP-estrés hídrico y BLUP-Regado respectivamente. 75

Figura 5.6: Relaciones fisiológicas establecidas entre los componentes que determinan el rendimiento del grano (g/m^2) y efectos principales de *QNG.pocito-4D*. Los números entre paréntesis indican el porcentaje de aumento por efecto de *QNG.pocito-4D*, color rojo cuando el alelo responsable del aumento proviene de BIOINTA 2002 y color verde cuando el alelo responsable del aumento proviene de Baguette Premium 11. 79

ABREVIATURAS

A: ambiente

Alt (cm): altura

Ant: antesis

AxG: interacción ambiente por genotipo

BT(g/m²): biomasa total

R-2017: tratamiento Regado del año 2017

R-2018: tratamiento Regado del año 2018

CIMMYT: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo

DDS: días después de siembra

DH: dobles haploides

E-2017: tratamiento estrés hídrico del año 2017

E-2018: tratamiento estrés hídrico del año 2018

ETc: evapotranspiración del cultivo

G: genotipo

PMG: productividad media geométrica

H²: heredabilidad en sentido amplio

IER: índice estabilidad de rendimiento

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

ISS: índice de susceptibilidad a la sequía

ITS: índice de tolerancia al estrés

MF: madurez fisiológica.

MH: media armónica

NE (g/m²): número de granos por unidad se superficie

NGE: número de granos por espigas

PM: productividad media

RG (g/m²): rendimiento del grano

RR: reducción del rendimiento

SI: índice de resistencia a la sequía

T_m : temperatura media diaria, en °C

T_{max} : temperatura máxima, en °C

T_{min} : temperatura mínima, en °C

TOL: índice de tolerancia

Trat: tratamiento

YI: índice de rendimiento

Y_p : media de los genotipos en el tratamiento Regado

\bar{Y}_p : media de todos los genotipos en el tratamiento estrés hídrico

Y_s : media de los genotipos en tratamiento estrés hídrico

\bar{Y}_s : media de todos genotipos en el tratamiento Regado

RESUMEN

“Identificación de QTL asociados a caracteres de rendimiento de una población de trigo bajo condiciones de estrés hídrico en San Juan, Argentina.”

El déficit hídrico es uno de los principales factores abióticos que limitan la producción de trigo en Argentina, siendo el responsable de una disminución de la producción superior al 40%. Una estrategia para mitigar este efecto es generar nuevas combinaciones genéticas seleccionando germoplasma de elite que difiera en la tolerancia al estrés hídrico para luego generar poblaciones de mapeo. Sin embargo, la gran mayoría de los caracteres morfofisiológicos asociados con la tolerancia a la sequía del cultivo son cuantitativos, es decir la complejidad de la tolerancia a la sequía se debe a la herencia poligénica, existen numerosas regiones genómicas de efecto menor (QTL) y una alta interacción genotipo (G) por ambiente (A) (GxA), por lo tanto, con baja heredabilidad. En este contexto el objetivo de esta tesis es contribuir a la comprensión de las bases ecofisiológicas y genéticas de la tolerancia a estrés hídrico en trigo pan, medido como su impacto en el rendimiento, utilizando poblaciones de mapeo biparentales. Por consiguiente, se planteó i) Identificar índices de tolerancia a la sequía apropiados para la selección de genotipos contrastantes, ii) caracterizar la respuesta a la sequía en una población de mapeo resultante de la cruce de los genotipos contrastantes Baguette P. 11 y BIOINTA 2002, iii) Identificar regiones genómicas determinantes de características ecofisiológicas asociadas a la tolerancia a estrés hídrico, en la población evaluada. Para abordar estos objetivos se analizaron tres años (2017, 2018, 2019), que incluyeron 10 cultivares comerciales y una población de dobles haploides (DHs) compuesta por 69 líneas derivadas del cruzamiento de Baguette Premium 11 x BIOINTA 2002. Se generaron dos ambientes contrastantes, Regado (100% Etc) y estrés (50% Etc para los primeros años-25% Etc para el tercer año). Los rasgos evaluados fueron (i) fecha de antesis (Ant, Z6.5), (ii) fecha de madurez fisiológica (MF, Z9), (iii) la altura de la planta (Alt, cm), (iv) biomasa aérea total/m² a madurez (BT, g/m²), (v) número de espigas/m² (NE/m²), (vi) número de granos por espiga (NGE), (vii) peso de 1000 granos (PG, g) y (viii) rendimiento del grano/m² (RG, g/m²). Los análisis de QTL se realizaron utilizando un mapeo de intervalo compuesto (CIM, del inglés *Composite Interval Mapping*) con regresiones forward y backward y 500 permutaciones con un $\alpha = 0.05$ utilizando el software QTL Cartographer 2.5. Un primer análisis indicó que el déficit hídrico redujo los valores de los rasgos evaluados en los cultivares comerciales de trigo. Las correlaciones significativas del Yp (media de los genotipos en el tratamiento Regado, g/m²) y Ys (media de los genotipos en tratamiento estrés hídrico, g/m²) con los índices de Productividad Media (PM), Índice de tolerancia a la Sequía (ITS) y el de Productividad media geométrica (PMG), además las relaciones establecidas en el gráfico biplot demostraron que son los indicadores adecuados para seleccionar genotipos contrastantes. Estos índices seleccionaron a los genotipos BIOINTA 2002, Baguette 9 y BIOINTA 2004 como tolerantes al déficit hídrico. En contraste, señalaron a Baguette P. 11, BIOINTA 1005 y Pampeano como genotipos susceptibles al déficit hídrico. En tanto se seleccionó a la población de dobles haploides resultante de cruzamiento de Baguette P. 11 (parental susceptible) y BIOINTA 2002 (parental resistente). En relación al fenotipado a campo de la DHs en dos ambientes hídricos contrastantes, se evidenció que los tratamientos de déficit hídrico redujeron significativamente los valores fenotípicos en todos los rasgos evaluados en ambos años. Los ambientes generados dieron lugar a una gran variabilidad fenotípica en todos los rasgos evaluado dando lugar a la ocurrencia de líneas extremas y confirmando herencia transgresiva. La variabilidad fenotípica observada en los rasgos evaluados fue explicada en parte por el factor G y la interacción GxA (PG y la Alt), en los rasgos NE, NGE y NG/m² su variabilidad es explicada en mayor proporción por la interacción GxA (más del 50%) y, como se esperaba para el RG, la variabilidad fenotípica fue explicada mayoritariamente por la interacción GxA (96%). También se confirmó que el NE/m² es un rasgo que se adapta a las diferentes condiciones ambientales, pero con una baja heredabilidad ($H^2: 0.35$), en el otro extremo se ubica la Alt con baja plasticidad fenotípica, pero con alta heredabilidad ($H^2: 0.82$), y que el NG/m² es el componente principal que regula las variaciones en el RG, con una heredabilidad media ($H^2= 0.63$). Se mapearon un total de 39 QTLs de los cuales seis resultaron estables y mayores. Se confirmaron interacciones significativas QTLxTrat pero que a su vez resultaron interesantes, pues algunos QTLs modificaron los rasgo evaluados de manera positiva en condiciones de déficit hídrico. Es para destacar el *QNG.pocito-4D* por su efecto significativo y positivo en los rasgos NGE, NG/m², el PG tanto en condiciones de Regado como de déficit hídrico y consecuentemente incrementando los valores fenotípicos del RG un 8.5% en condiciones de déficit hídrico.

ABSTRACT

Identification of QTL associated with yield traits in a wheat population under water stress conditions in San Juan, Argentina

Water deficit is one of the main abiotic factors limiting wheat production in Argentina, being responsible for an inter-annual decrease in production of more than 40%. One strategy to mitigate this effect is to generate new genetic combinations by selecting elite germplasm that differs in tolerance to water stress and then generating mapping populations. However, the vast majority of morpho-physiological traits associated with crop drought tolerance are quantitative, which means that the complexity of drought tolerance is due to polygenic inheritance. There are numerous genomic regions of minor effect (QTL) and a high genotype-by-environment (GxA) interaction, hence with low inheritance. In this context the aim of this thesis is to contribute to the understanding of the ecophysiological and genetic basis of water stress tolerance in bread wheat, measured as its impact on yield, using biparental mapping populations. Therefore, we aimed to i) identify drought tolerance indices suitable for selection of contrasting genotypes, ii) characterise the drought response in a mapping population resulting from the cross of contrasting genotypes Baguette P. 11 and BIOINTA 2002, iii) identify genomic regions determining ecophysiological traits associated with water deficit tolerance in the evaluated population. To address these objectives, three years (2017, 2018, 2019) were analysed, including 10 commercial cultivars and a double haploid (DH) population composed of 69 lines derived from the cross of Baguette Premium 11 x BIOINTA 2002. Two contrasting environments were generated, control (100% ETc) and stress (50% ETc for the first years-25% Etc for the third year). The traits evaluated were (i) anthesis date (Ant, Z6. 5), (ii) physiological maturity date (MF, Z9), (iii) plant height (Alt, cm), (iv) total aboveground biomass per m² (BT, g/m²), (v) number of spikes per m² (NE/m²), (vi) number of grains per spike (NGE), (vii) 1000 grain weight (PG, g) and (viii) grain yield per m² (RG, g/m²). QTL analyses were performed using Composite Interval Mapping (CIM) with forward and backward regressions and 500 permutations with an $\alpha = 0.05$ using QTL Cartographer 2.5 software. A first analysis indicated that water deficit reduced the values of evaluated traits in commercial wheat cultivars. Significant correlations of Yp (g/m²) and Ys (g/m²) with Mean Productivity (MP), Drought Tolerance Index (DTI) and Geometric Mean Productivity (GMP) indices, and the relationships established in the Bi-plot graph showed that they are suitable indicators to select contrasting genotypes. These indices chose genotypes BIOINTA 2002, Baguette 9 and BIOINTA 2004 as tolerant to water deficit. In contrast, Baguette P. 11, BIOINTA 1005 and Pampeano were selected as genotypes susceptible to water deficit. The double haploid population resulting from crossing Baguette P. 11 (susceptible parental) and BIOINTA 2002 (resistant parental) was selected. Field phenotyping of the haploid doubles population in two contrasting water environments showed that water deficit irrigation treatments significantly reduced phenotypic values for all traits evaluated in both years. The generated environments gave rise to high phenotypic variation in all evaluated traits leading to the occurrence of extreme lines and confirming transgressive inheritance. The phenotypic variation observed in the evaluated traits was partly explained by the genotype (G) and the GxA interaction (PG and the Alt); in the traits NE, NGE and NG/m² their variation is explained in a higher proportion by the GxA interaction (more than 50%) and, as expected for the RG, the phenotypic variation was mostly explained by the GxA interaction (96%). It was also confirmed that NE/m² is a trait that is adaptable to different environmental conditions, but with low heritability (H²: 0.35), at the other extreme is Alt. with low phenotypic plasticity, but high heritability (H²: 0.82), and that NG/m² is the main component regulating variations in GR, with medium heritability (H²= 0.63). A total of 39 QTLs were mapped of which six were found to be stable and major. Significant QTLxTrat interactions were confirmed and showed interesting results, as some QTLs modified the evaluated traits positively under water deficit conditions. The QNG.pocito-4D is noteworthy for its significant and positive effect on the traits NGE, NG/m², PG in both control and water deficit conditions and consequently increasing the phenotypic values of GR by 8.5% in water deficit conditions.

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1 GENERALIDADES SOBRE EL CULTIVO DE TRIGO

Los cereales han sido desde hace miles de años la base de la alimentación humana, siendo el arroz, el maíz y el trigo los principales que se incluyen en la dieta. En el caso del trigo es el tercer cereal más producido en el mundo y el segundo de mayor importancia para la dieta humana (Gutiérrez-Moya et al., 2021), ya que aporta alrededor de una quinta parte de las calorías y proteínas diarias (Shiferaw et al., 2013). En general la harina de trigo aporta alrededor de 300 kcal/g (Wieser et al., 2020) y cada 100 g de harina de trigo aporta alrededor del 21% (en mujeres) y 25% (en hombres) de la cantidad diaria de proteínas requeridas (Hager et al., 2012). En la actualidad la seguridad alimentaria mundial está siendo amenazada por el conflicto bélico entre Rusia y Ucrania. Esta guerra en Ucrania influenciará el sistema económico y alimentario mundial, poniendo en riesgo las cadenas de suministros para un abastecimiento adecuado de alimentos, así como también es un determinante para el incremento del precio de los alimentos (FAO, 2022; Lara-Arévalo and Vega, 2022).

El trigo (*Triticum aestivum*), es un cereal de invierno perteneciente a la familia de las gramíneas (*Poaceae*), tribu *Triticeae*, género *Triticum* (Šramková et al., 2009). La constitución genética de este género depende de la cantidad de cromosomas en sus células, en las somáticas contiene el doble de cromosomas en consecuencia encontramos especies de trigo diploides, tetraploides y hexaploides. Los dos últimos corresponden a tipos comerciales de trigo fideo (*Triticum durum* L.) y trigo pan (*Triticum aestivum* L.) (Bálint et al., 2000; Šramková et al., 2009). El género *Triticum* es originario de Asia Menor, hace más de 10.000 años se extendió llegando a Etiopía, India, Gran Bretaña, Irlanda y España, un milenio después llegó a China (Šramková et al., 2009). Los cultivares actuales de trigo pan cuyo genoma es hexaploide ($2N= 6x= 42$ genomas AABBDD) tuvieron sus orígenes mediante dos eventos de poliploidización entre *Triticum urartu* y alguna de las especies del género *Aegilops*, donantes de los genomas AA y BB respectivamente, conformando el tetraploide *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* ($2N= 4x= 28$ genomas AABB). Se cree que un descendiente de este último, mediante un segundo evento de poliploidización con *Aegilops tauschii* ($2N= 2x= 14$ genoma DD) generaron los trigos hexaploides modernos (Bálint et al., 2000; Šramková et al., 2009). En estudios más recientes de la dinámica de elementos transponibles basados en genes y mutaciones se pudo reafirmar los orígenes de los cultivares modernos de trigo harinero (El Baidouri et al., 2017).

El cultivo puede desarrollarse en diferentes altitudes y latitudes, cultivándose en una gran diversidad de climas, en el hemisferio sur se produce entre los 25 y 55° de latitud sur y entre los 35 y 55° de latitud en el hemisferio norte, destacándose con la mayor superficie y producción el hemisferio norte (Abbate et al., 2017). El desarrollo del cultivo de trigo (Figura 1.1) es regulado por tres factores principales: la temperatura, el fotoperíodo (duración del día) y la vernalización (acumulación de horas de frío) (Allison and Daynard, 1976; Snape et al., 2001). Para los tres factores existe una compleja base

genética asociada en la que se destacan el gen, *Vrn-1* responsable mayoritariamente de la respuesta a vernalización (Law et al.,1976; Worland et al., 1987) y el gen *Ppd-1* vinculado a la sensibilidad al fotoperíodo (Welsh et al., 1973; Law et al.,1978). Desde el punto de vista de los cambios fisiológicos el ciclo del cultivo puede dividirse en cuatro grandes etapas. La primera etapa denominada vegetativa abarca desde la germinación de la semilla hasta que cesa la iniciación de hojas en el ápice meristemático. A partir de allí comienza la diferenciación de espiguillas y flores dentro de las espiguillas dando lugar a la etapa reproductiva (Slafer y Rawson, 1994). En esta etapa la diferenciación de las espiguillas finaliza con la formación de la espiguilla terminal, la cual coincide aproximadamente con el comienzo de la elongación del tallo y el cese de la producción de macollos. Hacia el último tercio del período de elongación del tallo se define aproximadamente el número de macollos que serán reproductivos y el número de flores que alcanzarán su estado de fértil en antesis (Fischer 1983). De esta forma, para un cultivo con bajo nivel de estrés hídrico y nutricional, en buenas condiciones sanitarias y en ausencia de adversidades en antesis, quedan definidos el peso seco de las espigas y el número de granos por espiga (Fischer 1983) siendo ambos componentes muy importantes para la determinación del número de granos. Durante el tercer periodo del ciclo del cultivo, el crecimiento de las espigas resulta despreciable y el grano gana la mayor parte de su peso seco. Este periodo comienza unos pocos días después de floración y finaliza con la madurez del grano, quedando definido el peso por grano (o peso de mil granos 10-3, **PG** en mg) y el rendimiento (Abbate 2017).

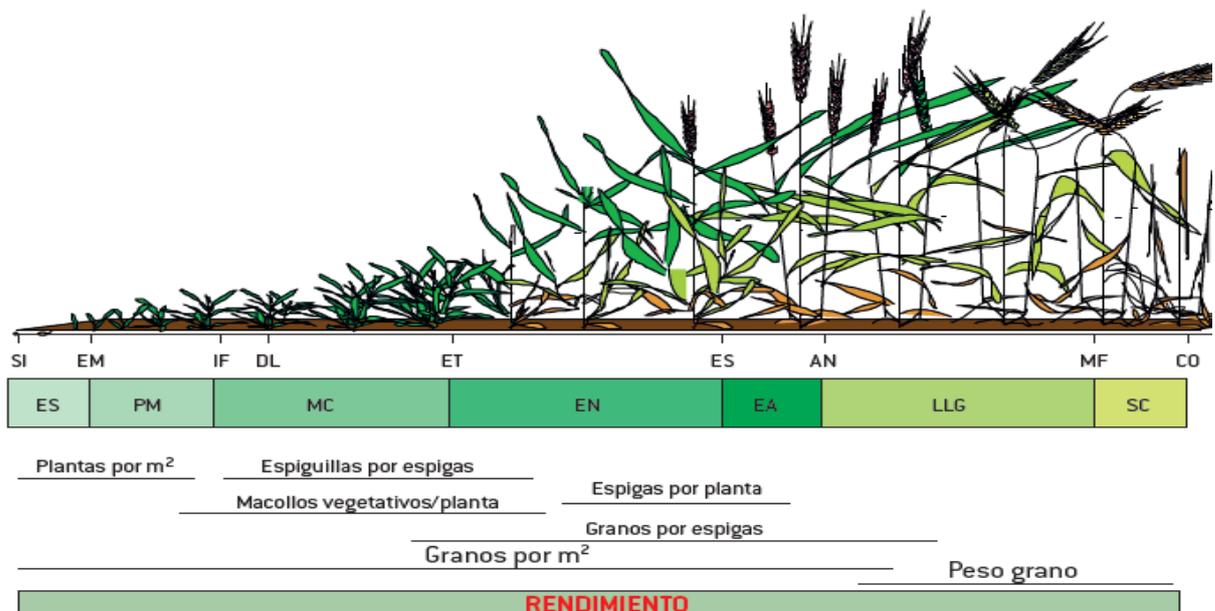


Figura 1.1: Etapas del ciclo de cultivo de trigo y generación de componentes numéricos del rendimiento (Modificado de Slafer y Rawson 1994). SI: siembra, EM: Emergencia, IF: iniciación floral, DL: doble lomo, ET: espiguilla terminal, ES: espigazón, AN: antesis, MF: Madurez fisiológica, CO: cosecha. ES: establecimiento, PM: pre-macollaje, MC: macollaje, EA: espigazón/antesis, LLG: llenado de grano, SC: secado de grano.

Como se observa en la Figura 1.1 en cada etapa del ciclo del cultivo se definen distintos componentes de rendimiento, sin embargo, existe una relación dinámica en la generación de cada uno,

lo que implica una relación compleja entre los componentes (Slafer et al., 2014). El periodo de preantesis es considerado uno de los más sensibles a cualquier estrés que disminuya la tasa de crecimiento del cultivo (Fischer 1975, 1985). Fischer, 1983 indica que existe una estrecha relación entre el número de flores por espiga y el peso seco de la espiga en antesis, por lo tanto, un estrés repentino o severo durante este periodo reducirían el número de flores por unidad de peso de la espiga y consecuentemente el número de granos por espigas. En un estudio más reciente Sanad et al. (2016) evaluaron en cámara de crecimiento cultivares de trigo bajo condiciones de estrés hídrico, detectaron que la etapa más sensible es el periodo de preantesis.

1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

1.2.1 Producción del trigo en Argentina

El trigo en Argentina es un cultivo que desempeña un rol importante en la economía del país, por su consumo interno y exportación. La superficie sembrada con este cultivo ha tenido variaciones a lo largo de las campañas. Desde 1970 hasta la actualidad la superficie cultivada de trigo se ha ido modificando superando los 7 millones de hectáreas cultivadas entre los años 1980 y 1990, siendo este período el de mayor superficie sembrada (Figura 1.2B). Este aumento de la superficie se vio reflejado en un aumento de la producción en el mismo período, teniendo su mayor pico en el año 1983 con 15 millones de toneladas (Figura 1.2A). A partir de ese período y teniendo en cuenta las variaciones interanuales, como el destacado aumento en el año 1997, Argentina comenzó a perder superficie cultivada con trigo hasta llegar a 4 millones de hectáreas en el 2014 (Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca de la Nación [MAGyP], 2022). En los últimos cinco años tanto la superficie cultivada como la producción de trigo aumentaron más del 30% si este se compara con el período inmediato anterior, con un promedio de 6.5 millones de hectáreas que producen aproximadamente 19 millones de toneladas con un rendimiento promedio de 3,1 tn ha⁻¹ (MAGyP, 2022).

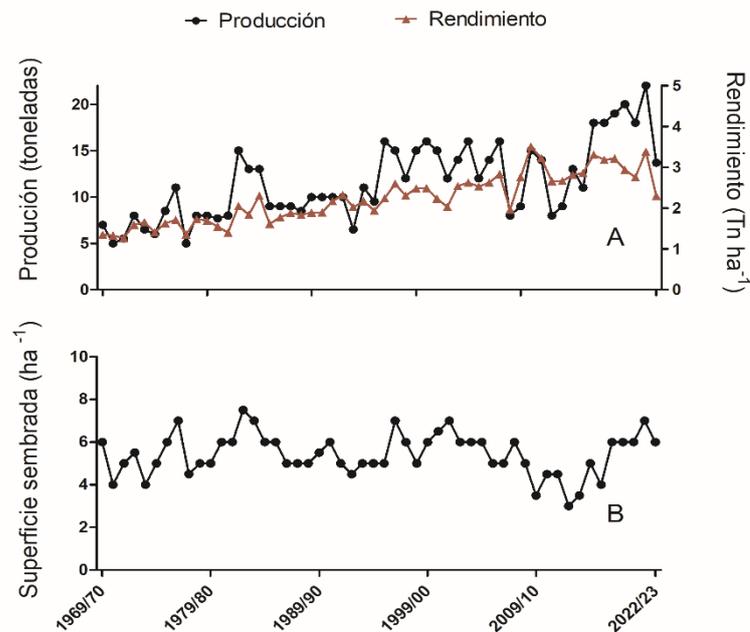


Figura 1.2: **A-** serie histórica de producción y rendimiento del cultivo de trigo en Argentina. **B-** serie histórica de la superficie sembrada. Para la campaña 2022/23 los valores presentados son estimados. Datos obtenidos del Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca de la Nación, 2022.

Uno de los factores principales que influye en las fluctuaciones del rendimiento de trigo es la variabilidad climática, en Argentina la mayor superficie de trigo se realiza en secano por lo que dependen de las precipitaciones naturales. En la campaña 2008/09 se reportó una de las sequías más intensas provocando reducciones en los rendimientos de trigo de alrededor del 50 %, en las provincias de Córdoba y Santa Fe (Sgroi et al., 2021). Posteriormente se observa un crecimiento en la superficie de siembra con una importante variación interanual hasta llegar a un máximo en la campaña 2021/22 (Figuras 1.2). En la última campaña la superficie de siembra se mantuvo igual a la campaña anterior, pero las precipitaciones fueron de hasta el 50% inferiores a la normal durante los meses de septiembre a noviembre (www.ora.gob.ar). La época seca coincidió con el periodo crítico del cultivo por lo que esta campaña finalizó con una caída interanual de producción superior al 40% con respecto a la campaña anterior (www.bcr.com.ar), con pérdidas promedios del rendimiento del 25 % a nivel nacional (Abbate, 2023). Sin embargo, en la campaña 2022/23 es insoslayable el contexto internacional creado por el conflicto en Ucrania: en un trabajo reciente se plantea que aunque este conflicto afecta la mayoría de las economías, aquellas más afectadas adversamente serán Europa y África generándose oportunidades para otras regiones como América del Norte, América del Sur y otras regiones alejadas del conflicto incluido la Argentina (Jagtap et al., 2022).

En la provincia de San Juan hacia fines del siglo XVI con la llegada de conquistadores españoles a los departamentos de Iglesia y Jáchal comenzó a gestarse un cambio radical en la producción agrícola, sembrando trigo en las tierras que eran destinadas a la producción de maíz (Cantoni, 2006). Otra zona de importante producción de trigo fueron las Lagunas de Guanacache, ubicadas al sur de la provincia

de San Juan. Alrededor de este complejo palustre se sembraba el trigo que aprovechaba la humedad que quedaba retenida en el suelo por el agua de los ríos San Juan, Mendoza y Tunuyán y de esporádicas precipitaciones (Escolar y Saldi, 2013). Sin embargo, la producción de trigo fue disminuyendo la superficie cultivada (Figura 1.3) por diversos factores, entre los que se pueden nombrar la Ley de aguas, que sirvió como herramienta para eliminar demandas y derechos de acceso a los recursos por parte de las comunidades indígenas de Guanacache. Por otro lado y haciendo referencia al norte de la provincia, también se produjo un declive en la producción de trigo relacionado principalmente con un cambio en la estructura agrícola, pasando del cultivo de trigo al de vid, siendo este último más rentable y beneficiado por diversos factores (Richard Jorba, 2003).

Según el relevamiento agrícola realizado en la campaña 2006/07, San Juan registraba un total de apenas 94 ha sembradas con trigo (Departamento de Hidráulica, 2007). El último censo nacional agrícola reveló que la superficie total implantada en San Juan es de 66.052 hectáreas, correspondiendo solo un total de 13 hectáreas para el cultivo de trigo y más del 50% de la superficie destinada a la producción del cultivo de vid con 34.300 hectáreas (Instituto Nacional de Estadísticas y Censos, 2021). El Sistema de información simplificado Agrícola (SISA) (Ministerio de economía [ME, 2022] informó que en la campaña 2020/2021 se registraron 100 ha de superficie sembrada en la provincia. Actualmente se está gestando un nuevo plan de trabajo que tiene como objetivo alentar la producción de trigo en la provincia apostando al desarrollo de la cadena productiva junto con los molinos presentes en la provincia (Ministerio de Producción y Desarrollo Económico de la provincia de San Juan [MPyDE], 2023), con esto se espera para los próximos años un aumento de la superficie de siembra de trigo en San Juan,

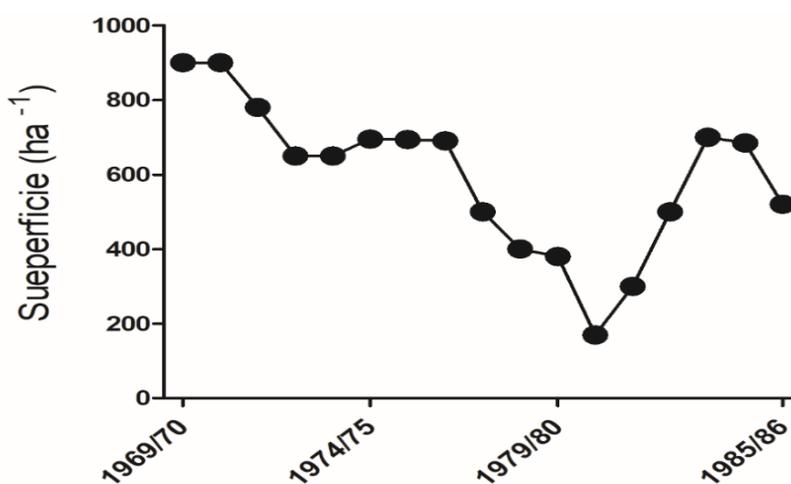


Figura 1.3: Serie histórica de la superficie sembrada del cultivo de trigo en la provincia de San Juan durante la década del 70 y 80. Datos obtenidos del Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca la Nación, 2022.

1.2.2 Escenario climático mundial

En la actualidad la producción de cultivos está limitada por diversos factores bióticos y abióticos ocasionando una drástica disminución de tierras cultivables por personas (FAO 2016; Benke y Tomkins,

2017). La disponibilidad de agua ya se ha convertido en el principal factor abiótico que limita el rendimiento de los cultivos en todo el mundo (Thapa et al., 2019). Para el 2025, se espera que cerca de 1,8 mil millones de personas sufran falta de agua y que dos tercios de la humanidad se vean afectados por lo que la FAO define como estrés hídrico. Esta organización considera que la sequía en este momento es la causa más común y grave de escasez de alimentos en los países en desarrollo (FAO, 2006). En el quinto informe del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC), se ha confirmado que el cambio en los patrones climáticos son extremos desde la década de 1950 (Faiz et al., 2022). El cambio climático global viene acompañado de un aumento de las temperaturas medias (Larios, 2009) alterando la frecuencia de las precipitaciones lo que genera regiones con intensas sequías, inundaciones o salinidad de los suelos (Zandalias et al., 2021). Un reciente estudio satelital de los recursos de agua dulce del planeta demostró que las áreas secas de la Tierra son cada vez más secas, mientras que las áreas húmedas se están volviendo más húmedas (Sapkota, 2019).

Desde el 2021, se han emitido advertencias de sequía severa en muchos lugares del mundo (Liu et al., 2022). Los patrones de sequía no sólo afectan la cantidad de agua disponible para los sistemas, sino que también la calidad de la misma, ya que altas tasas de evaporación y poca disponibilidad de agua contribuyen a la acumulación de sales en la superficie del suelo (Manchanda y Garg, 2018; Rengasmy, 2006). El estrés hídrico y la salinidad son los dos factores que más limitan la expansión de la frontera agrícola (Ashraf et al., 2008) y las perspectivas al respecto no son muy alentadoras, ya que se espera una pérdida en las tierras cultivables de más del 50% para la segunda mitad del siglo XXI (Mahajan y Tuteja, 2005). Aproximadamente el 11% de las tierras de cultivo de secano padecen sequías graves recurrentes, mientras que más del 60% de las tierras de cultivo de regadío tienen un estrés hídrico elevado (FAO, 2020).

Otro factor que está afectando la disponibilidad de suelos son ciertas actividades antrópicas, tales como cambios en la estructura agrícola, extracción de agua subterránea o de ríos, acentuando más la intensidad y duración de las sequías (Ndehedehe et al., 2021). El crecimiento exponencial de la población humana con el consecuente avance de la frontera urbana sobre la rural (FAO, 2016) son otros de los factores que provocan una disminución de los suelos agrícolas de calidad aptos para la producción de alimentos (Shi et al., 2019). Se espera que este aumento de la población humana llegue a 9,8 mil millones para el año 2050 (Kopittke et al., 2019) aumentando así la demanda global de alimentos.

El crecimiento anual de la producción global de trigo ha disminuido en los últimos años, lo que es motivo de preocupación ((Ray et al., 2013; Gahlaut et al., 2019). Un tercio de la variabilidad global en el rendimiento de los cultivos se debe a la variabilidad climática y los eventos climáticos extremos. La escasez de agua, causada por grandes variaciones en la cantidad, frecuencia y momento de las lluvias durante el ciclo del cultivo, es uno de los principales factores abióticos que limitan la producción de trigo

en Argentina (Gastaldi et al., 2020; Merlos et al., 2015), además de las propiedades del suelo y del paisaje que influyen en la disponibilidad de agua, como la capacidad de retención de agua disponible del suelo y la pendiente del terreno (Merlos et al., 2015). Las brechas de rendimiento analizadas por Merlos et al., (2015) indica que Argentina tiene el potencial de aumentar sustancialmente la producción de granos, sin expandir el área de cultivo, pero con variaciones significativas a lo largo de los años debido a la variabilidad climática interanual relacionada con el fenómeno ENOS (El Niño-Oscilación del Sur) (Merlos et al., 2015). El riesgo de déficit hídrico en trigo alrededor de la antesis en la Región Pampeana varía entre más de 60% y hasta menos de 10% y desde el sur-oeste/oeste hacia noreste/este (www.ora.gob.ar). Por lo tanto, frente a este escenario la obtención de cultivares de trigo tolerantes a deficiencias hídricas, a través del mejoramiento genético, permitiría estabilizar los rendimientos y sostener la producción frente a la variabilidad climática actual y futura.

1.3 ANTECEDENTES

Como estrategia para incrementar la producción mundial y/o regional de trigo y considerando la dificultad de aumentar el área sembrada a gran escala, los esfuerzos deben enfocarse en los incrementos de rendimiento por unidad de área. Una estrategia para lograr incrementos en la ganancia genética de los rendimientos está asociada con el lanzamiento al mercado de nuevos cultivares con mayor potencial de rendimiento (Lo Valvo et al., 2018), ya que se ha demostrado empíricamente que el potencial de rendimiento del trigo se expresa en una amplia gama de entornos, incluidos los afectados por el déficit hídrico y altas temperaturas (Reynolds et al., 2009). En un reciente trabajo Curin et al. (2021) analizan el progreso genético de cultivares lanzados al mercado argentino durante cinco décadas (1971-2011) considerando el rendimiento potencial, los rasgos fisiológicos y la estabilidad bajo diversos ambientes. En este análisis proponen que el rendimiento potencial del cultivo de trigo en Pergamino ha aumentado a una tasa de 0.74% por año de liberación. Este aumento parece ser el resultado de mejoramientos recientes en los rasgos índice de cosecha, número de granos por m² y la eficiencia de fructificación en los cultivares modernos, lo que sugiere que la amplia adaptación es una estrategia de mejoramiento válida para las condiciones de Argentina (Curin et al., 2021).

Los ensayos de rendimiento para evaluar las líneas de mejoramiento de élite en una amplia gama de entornos son importantes en el mejoramiento de plantas (Fernandez 1992). La caracterización de este rasgo en ambientes favorables y estresados por la sequía parece ser un punto de partida común para la identificación de genotipos deseables para condiciones impredecibles de secano (Patel et al., 2017; Mohammadi et al., 2011). Se han informado varios parámetros estadísticos, como los índices o indicadores de tolerancia a la sequía que analizan la estabilidad del rendimiento e identifican genotipos ambientalmente sensibles e insensibles cuando se evalúan en una serie de diversos ambientes (Ashraf

et al., 2015). Estos índices podrían ser una herramienta útil para la selección de parentales contrastantes en diferentes condiciones hídricas, para luego ser incorporados con el objetivo de incrementar la variabilidad genética, paso inicial en los programas de mejoramiento genético de trigo.

Tecnologías como la selección asistida por marcadores moleculares son una valiosa herramienta para capitalizar el descubrimiento masivo de genes y alelos superiores para rasgos de interés agronómico de la mano del reciente desarrollo de nuevas tecnologías de secuenciación y genotipificación a gran escala aplicado al trigo (Rasheed et al., 2020) como estrategia para contribuir a incrementar la ganancia genética del cultivo. Ejemplo de ello en la Argentina son las variedades de trigo BIOINTA 2004, portadora del gen *Lr47* de resistencia a roya de la hoja (Bainotti et al., 2009) y más recientemente la variedad MS INTA 416 portadora de los genes *Lr47* y *Fhb1* (resistencia a fusariosis de la espiga) (Bainotti et al., 2017) ambos casos de introgresión de genes de resistencia a patógenos limitantes del cultivo asistidos por marcadores moleculares. Algo menor es el progreso del mejoramiento para rasgos complejos como pueden ser el rendimiento y sus componentes en condiciones óptimas y de estrés abiótico ya que estos rasgos son fuertemente influenciados por factores ambientales y se caracterizan por la baja heredabilidad y la alta interacción genotipo-ambiente en condiciones limitantes. La complejidad de estos rasgos se debe a que son controlados por más de 2 loci de caracteres cuantitativos (QTL), regiones genómicas que contienen los genes asociados y fuertemente influenciados por el ambiente, por lo tanto, exhiben una significativa interacción QTL-ambiente (QTL x A) (Fischer y Maurer, 1978; Slafer, 2003; Said et al., 2022). Es evidente que el mejoramiento de genotipos de trigo tolerante a la sequía requiere del descubrimiento de genes y alelos asociados a dicha tolerancia como estrategia para aumentar el rendimiento de grano en sequía (Said et al., 2022).

En este sentido la reciente publicación de la secuenciación del genoma de referencia de trigo (Appels et al., 2018) sumando a ello el análisis combinado de la secuenciación de genomas de cultivares representativos de la variabilidad del cultivo para definir un pangenoma (Walkowiak et al., 2020) son herramientas poderosas para facilitar y acelerar el mapeo de QTLs para rasgos complejos y el descubrimiento de genes relevantes para el mejoramiento genético mediante el anclado físico de mapas genéticos a estos genomas ya secuenciados. Ejemplos de estudios de mapeo y validación de QTLs utilizando el anclado físico de mapas genéticos al genoma referencia de trigo para la identificación de genes candidatos pueden encontrarse QTLs para componentes de rendimiento y adaptación (Kuzay et al., 2019; Würschum et al., 2017; Zhai et al., 2018) entre otros.

Para avanzar en los programas de mejoramiento de trigo con énfasis en sus rasgos más complejos en condiciones hídricas contrastantes es fundamental seleccionar líneas con las características deseadas. La utilización de poblaciones doble haploides son una herramienta de gran utilidad ya que permiten acortar el tiempo requerido para la obtención de nuevas variedades, además

de evidenciar gran variabilidad genética (Polci et al., 2010). La distribución de la variabilidad observada en un rasgo determinado, permite identificar y seleccionar extremos fenotípicos representados por algunas líneas de la población (Rebezke et al., 2017). Estas estrategias han sido aplicadas en Argentina para el mapeo de componentes de rendimiento y calidad (Demichelis et al., 2019; Lombardo et al., 2019; Luján Basile et al., 2019; Mo et al., 2018; Pretini et al., 2020) en condiciones de secano considerando los ambientes más favorables en términos de sincronía entre la caída de precipitaciones y el ciclo de cultivo (Pellegrini et al., 2022) distinto a lo planteado en este estudio.

Hasta el momento los avances científicos relacionado con el rendimiento del grano y sus componentes en condiciones de estrés hídrico son escasos. Como ejemplos podemos nombrar la identificación de dos QTL favorables que aumentan el rendimiento del grano y sus componentes a través de una menor temperatura del canopeo bajo estrés hídrico, una estrategia adaptativa para hacer frente a la sequía (Said et al., 2022). La aplicación de estas nuevas tecnologías y la comprensión de caracteres ecofisiológicos del rendimiento del grano que faciliten el desarrollo de nuevas variedades tolerantes a la sequía y que mejoren la eficiencia del uso del agua del cultivo no sólo producirá beneficios económicos para los agricultores y economías regionales, sino que contribuirá a mitigar el efecto del cambio climático al reducir el impacto de la sequía sobre los cultivos y permitirá paliar los efectos adversos pronosticados sobre la disponibilidad de alimentos para las décadas futuras (Andrade et al., 2017).

1.4 OBJETIVOS

1.4.1 Objetivo general

Contribuir a la comprensión de las bases genéticas de la tolerancia a estrés hídrico en trigo pan, medido como su impacto en el rendimiento, utilizando poblaciones de mapeo biparentales.

1.4.2 Objetivos específicos

- i. Identificar índices de tolerancia a la sequía apropiados para la selección de genotipos contrastantes que sean parentales de poblaciones de mapeo con amplia variabilidad fenotípica, ya genotipadas.
- ii. Caracterizar la respuesta a la sequía en la población de mapeo seleccionada por sus parentales contrastantes identificados en el punto anterior, con énfasis en rasgos de desarrollo, crecimiento y rendimiento.
- iii. Identificar regiones genómicas (y genes) determinantes de características ecofisiológicas asociadas a la tolerancia a estrés hídrico, en la población evaluada.

1.5 HIPÓTESIS

(i) Algunos de los índices de tolerancia a la sequía propuestos permiten identificar genotipos con niveles contrastantes de tolerancia.

(ii) La población de dobles haploides de este estudio presenta herencia transgresiva para los caracteres evaluados en los diferentes ambientes evaluados.

(iii) Existen regiones del genoma de trigo que explican significativamente la variación observada de la población para caracteres fisiológicos determinantes del rendimiento en condiciones de estrés hídrico.

CAPÍTULO 2

Metodología general y
caracterización ambiental.

2.1 METODOLOGIA GENERAL

Los experimentos de campo para la evaluación de los efectos del déficit hídrico se realizaron en la Estación Experimental San Juan del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) ubicada en la localidad de Pocito (31.68°S, 68.58°W, 600 msnm), provincia de San Juan, durante tres años consecutivos (2017- 2018- 2019). El suelo donde se emplazaron los ensayos son de tipo Entisol, pertenece al Complejo El Salado de sólo 0.85 m de profundidad y reducida capacidad de retención de agua (36 mm) (Babelis et al., 2013). El clima es árido con una media de precipitación de solo 92 mm anuales, donde el 50% de las mismas están concentradas en los 3 meses de verano. Estas características hacen que el sitio de estudio sea apropiado para realizar experimentos de déficit hídrico.

2.1.1 Germoplasma

El germoplasma evaluado incluyó 10 cultivares comerciales, que se detallan en la Tabla 2.1 y una población de dobles haploides (DH) compuesta por 69 líneas derivadas del cruzamiento de Baguette Premium 11 x BIOINTA 2002, genotipada con el chip 90K SNP Infinium array. El mapa de ligamiento desarrollado cuenta con 7325 SNPs polimórficos distribuidos en 723 loci a lo largo de los 21 cromosomas de trigo y presenta una distancia genética total de 2605.3 cM (Pretini et al., 2020). La tecnología de los haploides duplicados permite acortar el ciclo de mejoramiento ya que hace posible desarrollo de líneas completamente homocigotas en una generación (Tadesse et al., 2012).

Para cumplir con el objetivo planteado de esta tesis, se disponía previamente de seis poblaciones biparentales resultantes de cruzas de los diferentes genotipos que figuran en la Tabla 2.2. Estas poblaciones fueron genotipadas con diferentes plataformas de alta procesividad, por lo que se disponía del mapa cromosómico de cada población.

2.1.2 Siembra y diseño experimental

La siembra de cada línea y genotipo comercial se realizó en parcelas compuesta por 4 surcos con una separación de 20 centímetros y una longitud de 2 metros. La densidad de siembra fue de 250 semillas m⁻². Las fechas de siembra fueron 16, 23 y 14 de junio en 2017, 2018 y 2019 respectivamente. El diseño experimental consistió en parcelas divididas, la parcela principal estaba representada por los tratamientos de riego (100 % y 50% o 25% de la ETc) y en la secundaria por los genotipos. Ambos tratamientos de riego fueron replicados cuatro veces.

Tabla 2.1: Germoplasma comercial evaluado y sus características agronómicas

Germoplasma	Código	Fotoperiodo	Vernalización	Ciclo
BIOINTA 2004	B2004	Insensible	Invernal	Intermedio-largo
BIOINTA 1005	B1005	Insensible	Primaveral	Intermedio-corto
BIOINTA B. 2001	B2001	Sensible	Primaveral	Intermedio
Baguette 9	B9	Insensible	Primaveral	Corto
Baguette P. 11	BP11	Insensible	Primaveral	Intermedio
ProInta Granar	Granar	Insensible	Primaveral	Corto
Klein Proteo	Proteo	Sensible	Primaveral	Largo
Klein Chaja	Chajá	Insensible	Primaveral	Corto
BIOINTA B. 2002	B2002	Insensible	Primaveral	Intermedio
Pampeano	Pam	Insensible	Primaveral	Corto

Tabla 2.2: poblaciones genotipadas disponibles.

Poblaciones disponibles
Baguette P. 11- BIOINTA B. 2001
Baguette 9- BIOINTA 2004
Klein Proteo- Klein Chajá
BIOINTA 1005-Pampeano
Baguette P. 11- BIOINTA 2002
BIOINTA 1005- ProInta Granar

2.1.3 Tratamientos de riego

Para cada uno de los tres años evaluados se aplicaron dos tratamientos de riego, un Regado en el que se aplicó el riego con un 100% de la evapotranspiración del cultivo (ETc) desde la siembra hasta madurez fisiológica (MF) y un segundo tratamiento de estrés hídrico en el que el riego se redujo a un 50 % o 25% de la ETc. En los años 2017 y 2018 el segundo tratamiento de riego fue 50% de la ETc y durante el año 2019 la reducción de la lámina fue del 25%. Los tratamientos con reducción de la lámina se aplicaron desde el tercer nudo detectable, coincidiendo con el período crítico del cultivo hasta que el cultivo alcanzó la madures fisiológica (MF).

La evapotranspiración del cultivo (ETc) se calculó considerando la evaporación del tanque Tipo A siguiendo la fórmula (Allen et al., 2006);

$$Etc = Kc * ETo$$

Dónde:

Etc: evapotranspiración del cultivo (mm día⁻¹),

ETo: evapotranspiración de referencia (mm día⁻¹), calculada a partir de la evapotranspiración de tanque tipo A (mm día⁻¹),

Kc: coeficiente de cultivo. En el caso del trigo los valores de *Kc* varían durante el periodo de crecimiento, con un *Kc* máximo (1.15) que se alcanza entre los 100 y 115 días después de la siembra.

La evaluación del germoplasma se realizó en dos etapas; en la primera durante los años 2017 y 2018 se evaluaron los 10 cultivares comerciales que se detallan en la Tabla 2.1. En la segunda etapa que comprendió los años 2018 y 2019 se evaluó la población de dobles haploides (DH) resultante de la cruce de los dos padres contrastantes seleccionados en la primera etapa.

2.1.4 Fertilización y control de plagas y malezas

Se realizó una fertilización nitrogenada con nitrato de amonio (NH₄NO₃) en dos momentos distintos del desarrollo del cultivo, macollaje y encañazón, a razón de 100 kg/ha en cada etapa fenológica. El ensayo fue monitoreado semanalmente evaluando la aparición de malezas, plagas o enfermedades. Para el control de malezas se realizaron dos aplicaciones de herbicidas en distintos momentos del cultivo. La primera aplicación se realizó 10 días previo a la siembra y se utilizó DUAL GOLD® 96% p/v EC (S-metolaclo; (S)-2-cloro-N-(2-etil-6-metil-fenil)-N-(2-metoxi-1-metil-etil)-acetamida) a razón de 375 cm³ hL⁻¹. La segunda aplicación fue posterior al período de macollaje y en esta ocasión se utilizó la combinación de HERBAGLEX® 28% p/v SL (MCPA; ácido 2-metil-4-clorofenoxiacético) a razón de 250 cm³ hL⁻¹, con STARANE® 48% p/v EC (fluroxipyr-meptil; 1-metilheptil éster del ácido 4-amino-3,5-dicloro-6-fluoro-2-piridiloxiacético) a razón de 25 cm³ hL⁻¹. Para el control de insectos se aplicaron CONFIDOR® 35% p/v SC (Imidacloprid; (E)-1-(6-cloro-3-piridilmetil)-N-nitroimidazolidin-2-ilidenamina) a razón de a razón de 25 cm³ hL⁻¹, rotando con CICLÓN® 50% p/v EC (Dimetoato) 700 cm³ ha⁻¹. Con esta metodología combinada de monitoreo y control se mantuvo el ensayo con un nivel de plagas y enfermedades por debajo del umbral de daño económico.

2.1.5 Generación de ambientes hídricos

Los cultivares de origen comercial se evaluaron durante tres años consecutivos (2017, 2018, 2019) mientras que las líneas de la población de DHs durante dos años consecutivos (2018, 2019). En todos los ensayos los factores de variabilidad involucrados fueron tres, (i) los diferentes ambientes (R-2017, E-2017, R-2018, E-2018, R-2019 y E-2019) que resultaron de la combinación del año de evaluación con los dos tratamientos de riego en la parcela principal (Regado y estrés hídrico), (ii) los diferentes

cultivares en las sub parcela, y (iii) cuatro repeticiones de cada sub parcela en cada tratamiento. Se utilizó un sistema de riego presurizado superficial, con cintas de riego con emisores cada 25 cm y con un caudal de erogación de 1 litro por hora. El momento de inicio del tratamiento estrés hídrico (50% y 25% de la ET_c) comenzó cuando más del 50% del total de las parcelas de cada repetición alcanzó el estado de desarrollo Z33 (15 días pre antesis, según la escala Zadoks et al., 1974) y se mantuvo hasta madurez fisiológica denominado Z90. La reducción de la lámina de riego coincidió con el período crítico del cultivo, en donde se define el rendimiento (Fischer, 1975; Fischer, 1985). En la tabla 2.3 se encuentran las láminas de riego aplicadas en cada ambiente.

Desde la siembra se monitoreo semanalmente la humedad gravimétrica del suelo a una profundidad de 30 cm, lo que permitió tener certeza de cuándo el contenido de agua del suelo estuvo por debajo del 50% de agua útil, indicando el comienzo del estrés hídrico y el nivel de estrés. En la Figura 2.1 se observa la evolución de la humedad del suelo a partir del día 57 después de la siembra (DDS) para ambos tratamientos y considerando los tres años. Se observa que, durante todo el ciclo del cultivo, el tratamiento Regado, se encuentra por encima del 75% de humedad, es decir con los requerimientos hídricos óptimos para el crecimiento del cultivo. En los años 2017 y 2018 la restricción hídrica comenzó a los 98 DDS y en 2019 a los 112 DDS. A partir de esas fechas se puede observar un descenso del agua útil en el sistema y el perfil del suelo comienza a perder el agua disponible hasta llegar por debajo del punto de marchitez permanente (25 %). En el año 2018 a los 118 DDS se identificó un aumento repentino de humedad del perfil del suelo, en ambos tratamientos, siendo el resultado de eventuales precipitaciones que no superaron los 12 mm. Luego de este evento la parcela del tratamiento estrés continuó perdiendo agua del perfil restableciéndose nuevamente la condición hídrica impuesta (Figura 2.1).

Tabla 2.3: Láminas de riego aplicadas en cada uno de los seis ambientes

	R-2017	E-2017	R-2018	E-2018	R-2019	E-2019
Lámina total desde siembra hasta antes de estrés hídrico	662	662	795,76	795,76	840,42	827,08
Lámina total desde estrés hídrico hasta madurez	317,76	106,52	341,04	170,52	246,33	60,52
Lámina total del ciclo	979,76	768,52	1136,8	966,28	1086,75	887,6

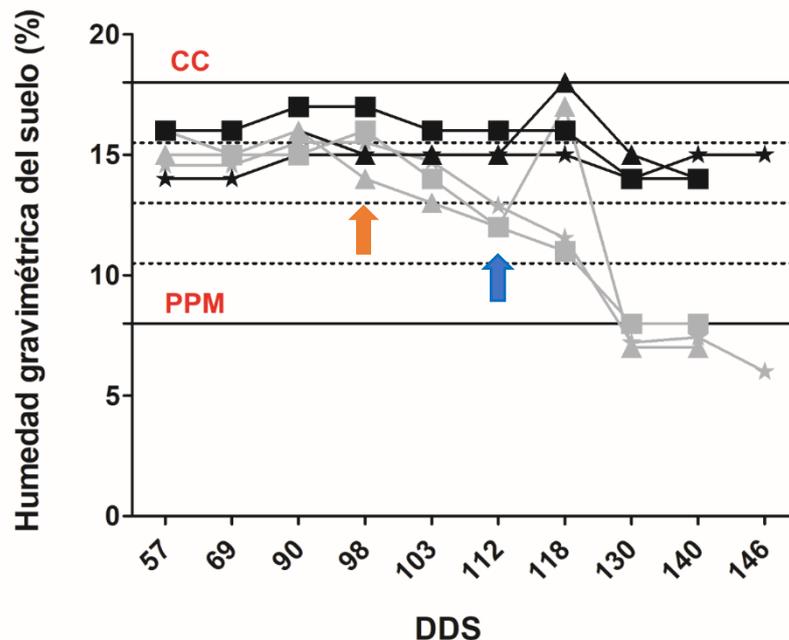


Figura 2.1: Porcentaje de humedad relativa del perfil del suelo de las tres campañas; flecha anaranjada indica comienzo de estrés para las campañas 2017 y 2018. Flecha azul indica comienzo de estrés para la temporada 2019. Símbolos grises corresponden a tratamiento estrés hídrico (Cuadrado E-2017, Triángulo 2018, Estrella E-2019) y símbolos color negro a tratamiento Regado (Cuadrado R-2017, Triángulo R-2018, EstrellaR-2019). CC: capacidad de campo y PPM; punto de marchitez permanente.

2.1.6 Mediciones

Las mediciones de los rasgos evaluados se realizaron sobre los dos surcos centrales de cada parcela experimental, los rasgos evaluados se clasificaron en tres grupos: el primer grupo vinculado a los *rasgos de desarrollo* incluyó (i) fecha de antesis (Ant, Z65) y (ii) fecha de madurez fisiológica (MF, Z90). El segundo grupo relacionado con el *crecimiento* incluyó (iii) la altura de la planta (Alt, cm) desde el ras del suelo hasta la base de espiga y (iv) biomasa aérea total por m^2 (BT, g/m^2), esta última variable solo fue evaluada en los 10 cultivares comerciales. Y el tercer grupo vinculado a los *rasgos de rendimiento* que incluyeron (v) número de espigas por m^2 (NE/ m^2), (vi) número de granos por espiga (NGE), (vii) peso de 1000 granos (PG, g) y (viii) rendimiento del grano por m^2 (RG, g/m^2).

La evaluación de los rasgos de desarrollo se basó en la observación de al menos 10 plantas consecutivas de cada una de las filas centrales de cada parcela. La antesis se registró cuando más del 50% de las espigas tenían al menos el 50% de las anteras visibles. La madurez fisiológica se registró cuando más del 50% de la parcela tenía pedúnculo amarillo hasta 10cm desde la base de la espiga. Para el RG (g/m^2) y BT (g/m^2) se procedió a la cosecha de un metro lineal al ras del suelo, compuesto por medio metro de cada surco central. Se separaron las espigas del tallo y se contaron para estimar espigas por m^2 . Luego, todas las muestras fueron colocadas en una estufa de secado a una temperatura de 75°

C (marca "SAN JOR" modelo SL70CD) hasta peso constante. El RG (g/m^2) se basó en el peso de todos los granos obtenidos de todas las espigas con granos presentes en el metro cosechado de cada parcela. La BT (g/m^2) se obtuvo con la misma metodología que el RG. Del total de espigas cosechadas se seleccionaron 5 espigas para cuantificar el NGE y el PG. A partir de la variable RG se calcularon diferentes índices de tolerancia a la sequía que involucran el RG en ambas condiciones de riego.

2.1.7 Análisis estadístico

Todos los datos de los rasgos fenológicos, de crecimiento y de rendimiento se analizaron utilizando el software Infostat (Di Rienzo et al., 2020) una vez comprobados los supuestos de ANOVA de los tres años evaluados. En el análisis se tuvo en cuenta el efecto de todos los ambientes (A), genotipo (G) y la interacción AxG. En los casos en los que resultó significativa para la separación de medias se aplicó a posteriori el test de MDS de Fisher.

2.1.8 Detección y análisis de QTL

Se calcularon los mejores predictores lineales imparciales (BLUPs) de los caracteres evaluados para cada línea de la población de DHs, considerando en un análisis la media del set completo de los datos, es decir todos los ambientes, y por otro lado la media de cada ambiente. Los valores de BLUPs se utilizaron para la detección y análisis de QTLs en las 69 líneas de la población de dobles haploides (DHs). Se utilizó el modelo estadístico de mapeo por intervalos compuesto (CIM) para detectar QTL y estimar sus efectos aditivos, utilizando el software QTL Cartographer 2.5. Se utilizó un LOD de 2.5 como línea de corte para la identificación de QTLs significativos.

2.2 CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

En la Figura 2.2 se encuentran los registros de los datos climáticos que se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en el sitio de estudio. Las variables ambientales fueron acumulación de horas de frío inferiores a los 7°C , evapotranspiración del tanque (mm), velocidad del viento (km/h), temperatura diaria del aire (máxima, media, mínima en $^{\circ}\text{C}$) y precipitaciones (mm).

Describir el ambiente en el que se desarrolló un cultivo es una herramienta útil para sacar conclusiones respecto de las variaciones de las respuestas del cultivo. Se consideró el registro de los datos climáticos durante el período crítico, que abarca 20 días preantesis donde comienza a definirse el número de granos por unidad de superficie y se extiende hasta la MF donde se define el peso por grano y el rendimiento. Para los dos primeros años (2017-2018) el inicio del período crítico se ubicó entre los 110 y 126 DDS, mientras que en el tercer año (2019) se retrasó ubicándose entre los 128 y 144 DDS (Figura 2.2).

En la Figura 2.2A correspondiente al año 2017 se observa gran acumulación de horas de frío por debajo de los 7 °C alrededor del período crítico, teniendo hasta 9 horas en el período de post-antesis. En contraste el 2018 no presentó horas de frío alrededor del período de antesis (Figura 2.2C). En el último ensayo, durante el año 2019 se registraron hasta 9 horas de temperaturas inferiores a 7°C cinco días previos al comienzo de antesis aproximadamente (Figura 2.2E).

El dato del tanque de evaporación también se puede observar en la Figura 2.2, esta variable nos permite estimar los efectos combinados de radiación solar, temperatura, viento y humedad, es decir nos da una aproximación de la evapotranspiración de referencia (ET_o). En el año 2017 a 123 DDS y coincidiendo con el período crítico del cultivo se puede observar evaporación superior a 10 mm diarios, resultado de la combinación de altas temperaturas con la ocurrencia de vientos del sector oeste, conocido como viento Zonda (Figura 2.2B). El año 2018 no cuenta con datos de evaporación por un desperfecto en la estación meteorológica para la medición de esta variable. El período crítico de la última campaña (2019) de evaluación se caracterizó por vientos fuertes y con una alta evaporación del tanque, indicando un aumento de la demanda atmosférica (Figura 2.2 F).

En relación a las temperaturas diarias, se observó que las temperaturas máximas oscilaron entre los 15 y 23°C durante el período crítico para los dos primeros ensayos (2017 y 2018) (Figura 2.2A y C), mientras que en el 2019 la oscilación de temperaturas máximas fue mayor, con valores que superaron los 25°C después del período de antesis (Figura 2.1E).

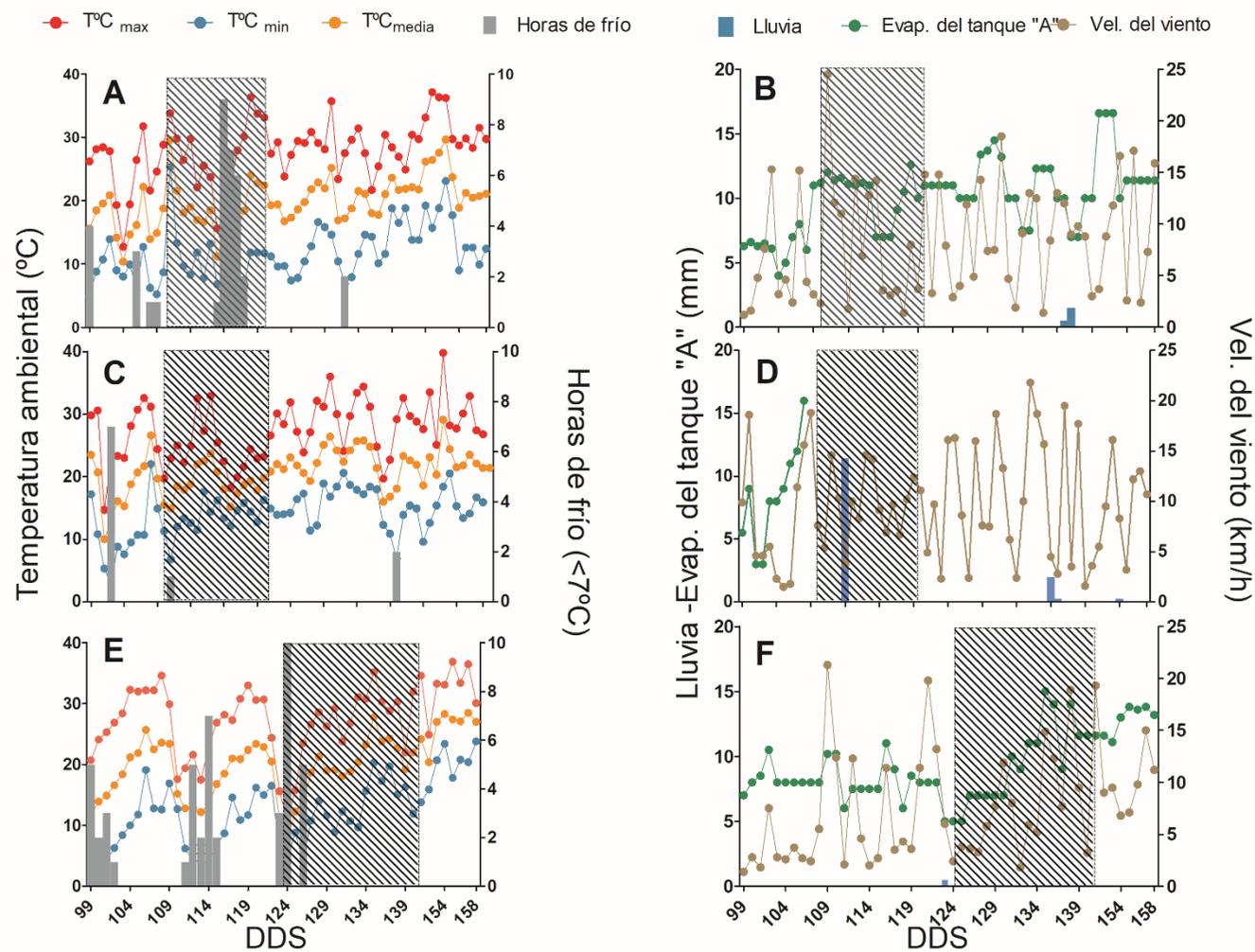


Figura 2.2: Variables meteorológicas correspondientes a los ensayos de trigo conducidos en la Provincia de San Juan, departamento de Pocito, desde los 99 DDS hasta madurez fisiológica del cultivo de trigo durante los años 2017, 2018 y 2019. A-C-E) Temperatura ambiental (°C media, máxima y mínima) y acumulación de horas de frío (<7°C) de los tres años de evaluación; B-D-F) lluvia, evaporación del tanque "A" y velocidad del viento de los tres años de evaluación. Rectángulo rayado señala el rango del período crítico del cultivo considerando

CAPÍTULO 3

Selección de índices de tolerancia a la sequía.¹

¹ El contenido de este capítulo forma parte de la publicación "*Selection of wheat genotypes for water deficit tolerance using different drought tolerance indices*". Balmaceda M.A., Bainotti C., Gomez D., González F.G., Helguera M., Ruiz M.B. *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* (2023). <https://doi.org/10.1007/s42976-023-00406-1>.

3.1 INTRODUCCIÓN

La oferta hídrica en los últimos tiempos es irregular ocasionando sequías e inundaciones en diferentes regiones del mundo lo cual está provocando un aumento de los ambientes de bajo potencial para la producción de cultivos (Zandalinas et al., 2021). Estas limitantes pueden haber contribuido al estancamiento del rendimiento promedio observado en la India y Bangladesh (Lin y Huybers, 2012). Diferente a lo observado en esos países, el rendimiento del trigo en la Argentina los años 2000 y 2016 se observó una tasa de aumento de 50 kg/ha/año, evidenciando que no existe un estancamiento por factores climáticos (Abbate et al., 2017). Sin embargo, es un factor que merece atención ya que en la campaña 2022/23, la mayor parte de la región triguera argentina padeció una de las sequía más intensas y prolongadas de la historia (Abbate, 2023). Las variables ambientales son el factor que más limita la definición del rendimiento en ambientes de bajo potencial, observándose una gran interacción entre el genotipo y el ambiente (Fernández, 2013). Las interacciones son un factor muy importante ya que son las responsables de generar una gran diversidad de fenotipos de un mismo genotipo (Rodríguez-González et al., 2014), principalmente los rasgos cuantitativos y poligénicos, como el rendimiento del grano y componentes de rendimiento respondiendo con una gran variabilidad fenotípica (Falconer, 1952). Este escenario representa un desafío para que los investigadores y fitomejoradores presten atención a la selección del germoplasma existente de varios cultivos bajo condiciones de estrés por sequía que permita identificar genotipos tolerantes y su posterior incorporación en los programas de mejoramiento con el objeto de producir líneas nuevas con alta productividad y estabilidad a las nuevas condiciones climáticas (Heiba et al., 2021).

Una estrategia para mejorar estos rasgos y generar nuevas combinaciones genéticas es seleccionar germoplasma de elite que difiera en la tolerancia al estrés hídrico para luego generar poblaciones de mapeo (Fleury, 2010) e identificar los loci de estos rasgos cuantitativos (QTL). Es importante realizar una exploración genética de los cultivares, previo a los cruzamientos estratégicos de manera que se combinen los rasgos de interés (Reynolds et al., 2009). La selección de diferentes genotipos bajo condiciones de estrés abiótico ayuda a los fitomejoradores a explotar la variación genética para mejorar la tolerancia al estrés hídrico de los cultivos (Poudel et al., 2021). Los fitomejoradores no tienen definido un criterio de selección universal para identificar genotipos tolerantes a sequía. Algunos rasgos agro-morfológicos que describen el rendimiento del trigo, como el número de espigas, número de granos y el peso de mil granos se han sugerido como criterio de selección para tolerancia a la sequía (Heiba et al., 2021). Sin embargo, estos rasgos están controlados por factores genético y ambientales que dan como resultado relaciones complejas entre ellos (Slafer et al., 2014), además algunos de estos rasgos se definen en etapas tempranas del ciclo del cultivo por lo

que se caracterizan por su alta plasticidad fenotípica y baja heredabilidad (Ruiz et al., 2019; Sadras and Slafer, 2012; Slafer et al., 2014).

En la literatura, para la selección de genotipos tolerantes al estrés hídrico, se han propuesto una serie diversa de índices de tolerancia a la sequía: productividad media (PM), tolerancia (TOL) (Rosille y Humblin, 1981), productividad media geométrica (PMG) (Schneider et al., 1997), susceptibilidad a la sequía (ISS) (Fischer y Maurer, 1978), tolerancia al estrés (ITS) (Fernandez, 1992), media armónica (HM) (Jafari et al., 2009), estabilidad de rendimiento (IER) (Bousslama y Shapaugh Jr, 1984), reducción del rendimiento (RR) (Golestani Aragui y Assad, 1998), resistencia a la sequía (IS) e índice de rendimiento (IR) (Gavuzzi et al., 1997). Estos índices miden el desempeño de un genotipo en condiciones de estrés hídrico respecto de las condiciones óptimas de todos los genotipos involucrados en la investigación. La efectividad de estos índices de selección dependerá de la severidad del estrés (Mardeh et al., 2006). Patel et al. (2017) y Mardeh et al. (2006) sugieren que el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) es adecuado para la selección de genotipos en ambientes con estrés hídrico severo, mientras que MP, PMG y ITS se preferirían si el estrés es menos severo. Los cultivares seleccionados por medio de uno o más de estos indicadores luego son incorporados a los programas de mejoramiento genético.

Para Fernandez (1992) los genotipos podrían estar incluidos en cuatro grupos según su respuesta en condiciones de estrés y no estrés, que permitirían seleccionar los genotipos más adecuados según sean los objetivos de los mejoradores. Los genotipos con buenos rendimientos en ambas condiciones de humedad conforman el **Grupo A**; los genotipos que expresan todo su potencial solo en condiciones sin estrés integran el **Grupo B**; si solo tiene buenos rindes en condiciones de estrés estarán incluidos en el **Grupo C** y los que tiene bajo desempeño en ambos ambientes conforman el **Grupo D**. Sin embargo los índices PM, TOL y PMG fallan en el criterio de selección y no distinguen genotipos del grupo A del resto de los grupos (Fernandez, 1992). Por lo tanto, es necesario tener en claro si la selección de los genotipos debe basarse tanto en condiciones ambientales potenciales como ambientes estresantes o en la selección en cualquiera de los dos ambientes por sí solo (Mardeh et al., 2006).

Considerando los pocos estudios que informan el uso de indicadores de tolerancia a la sequía, en este capítulo se plantea evaluar la eficacia de selección de genotipos según los diferentes índices de tolerancia a la sequía. Además, caracterizar y detectar genotipos contrastantes para rendimiento en ambientes contrastantes (Regado y estrés hídrico); considerando tolerante a los genotipos que con buen desempeño en ambos ambientes (Grupo A) y en contraste los genotipos con bajo desempeño al menos en el ambiente de estrés hídrico (Grupo C o Grupo D). Esto nos permitirá seleccionar una de las

poblaciones disponibles para su posterior evaluación en las mismas condiciones hídricas con el objetivo de identificar QTLs asociados a buen comportamiento frente a estrés hídrico.

3.2 OBJETIVO

Identificar índices de tolerancia a la sequía apropiados para la selección de genotipos contrastantes que sean parentales de poblaciones de mapeo con amplia variabilidad fenotípica, ya genotipadas.

3.3 HIPÓTESIS

Algunos de los índices de tolerancia a la sequía propuestos permiten identificar genotipos con niveles contrastantes de tolerancia.

3.4 METODOLOGÍA

Para cumplir con el objetivo de este capítulo se evaluaron diez cultivares de trigo (Tabla 2.1) durante dos años consecutivos, con fecha de siembra 16 y 23 de junio del 2017 y 2018 respectivamente, bajo dos condiciones hídricas, generando un total de cuatro ambientes; R-2017 y R-2018 (100% ET_c) y E-2017 y E-2018 (50% ET_c), este último se aplicó desde el período de pre antesis hasta madurez fisiológica (MF), como se detalla en el Capítulo 2.

3.4.1 Mediciones

Rasgos de desarrollo: fecha de ocurrencia de antesis (Ant) y madurez fisiológica (MF).

Rasgos de crecimiento: altura (Alt, cm) y biomasa total (BT, g/m²)

Rasgos de producción: rendimiento del grano (RG, g/m²) y sus componentes (NE, NGE, PG).

El registro se realizó como se detalla en la sección 2.1.6 del capítulo 2.

3.4.2 Índices de tolerancia a la sequía

Los diez índices de tolerancia a la sequía evaluados para la selección de los genotipos contrastantes para la variable RG (g/m²) se describen en la Tabla 3.1. Estos se calcularon considerando las medias de cada genotipo en los tratamientos de estrés hídrico (Y_s) y Regado (Y_p) y las medias de cada tratamiento (estrés hídrico \bar{Y}_s , Regado \bar{Y}_p).

Rosielle y Hamblin (1981) definieron dos índices de tolerancia a la sequía, por un lado, plantearon el índice de productividad media (PM) como el promedio del rendimiento del grano en estrés hídrico y Regado, mayores valores indican tolerancia a la sequía. El otro índice propuesto fue el índice de tolerancia (TOL) que corresponde a la diferencia entre el rendimiento del grano en condiciones de Regado y estrés, un valor alto representará un genotipo susceptible al estrés

El índice de productividad media geométrica (PMG), donde los valores mayores del índices seleccionarán los genotipos más aptos para condiciones de estrés, representa mejor las grandes diferencias en el rendimiento entre ambientes estresantes y no estresantes que la media aritmética planteada por Rosielle y Hamblin (1981) (Schneider et al., 1997). El índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) plantea que las variaciones de los rendimientos en sequía son una función de la intensidad de la sequía (S) y del rendimiento del cultivar en condiciones óptimas de riego (Fischer y Maurer, 1978).

Para determinar la estabilidad de los genotipos en diferentes ambientes se desarrolló el índice de estabilidad de rendimiento (IER), para esto se divide el rendimiento medio de cada genotipo en condiciones de estrés por la media del mismo genotipo en condiciones normales de riego, los índices de mayor valor seleccionan los genotipos más estables en ambas condiciones, es decir que identifica genotipos del grupo A con un buen desempeño en ambas condiciones (similar a ISS) (Bousslama and Schapaugh Jr, 1984). El índice de resistencia a la sequía (IS) selecciona genotipos con altos rendimientos tanto en condiciones de estrés como de Regado, al igual que el IER separa los del grupo A del resto.

El índice de tolerancia al estrés (ITS) se desarrolló para seleccionar genotipos con altos rendimientos en condiciones de estrés y no estrés (Fernandez, 1992), a diferencia de los anteriores este último distingue mejor los genotipos del grupo A de los grupos B y C nombrados en la introducción del capítulo. Los genotipos que presentan valores altos de este índice se espera que tengan buen comportamiento para tolerancia el estrés y su rendimiento potencial.

Tabla 3.1: Fórmulas y referencias de los índices de tolerancia a la sequía.

Índices	Fórmulas	Referencias
1. Índice susceptibilidad al estrés	$ISS = \frac{1 - \left(\frac{Y_s}{\bar{Y}_p}\right)}{1 - \left(\frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p}\right)}$	Fischer y Maurer, 1978
2. Índice productividad media	$PM = \frac{Y_s + Y_p}{2}$	Rosielle y Hamblin, 1981
3. Índice de tolerancia	$TOL = Y_p - Y_s$	Rosielle y Hamblin, 1981
4. Índice de estabilidad del rendimiento	$IER = Y_s/Y_p$	Bousslama y Schapaugh Jr, 1984
5. Índice de tolerancia al estrés	$ITS = \frac{Y_p * Y_s}{(\bar{Y}_p)^2}$	Fernandez, 1992
6. Índice de rendimiento	$IR = \frac{Y_s}{\bar{Y}}$	Gavuzzi et al., 1997
7. Índice de productividad media geométrica	$PMG = \sqrt{Y_p} * Y_s$	Schneider et al., 1997
8. Relación de reducción del rendimiento	$RR = 1 - \left(\frac{Y_s}{Y_p}\right)$	Golestani Araghi y Assad, 1998
9. Media armónica	$HM = \frac{2(Y_p * Y_s)}{Y_p + Y_s}$	Jafari et al., 2009
10. Índice de resistencia a la sequía	$IS = \frac{Y_s \left(\frac{Y_s}{\bar{Y}_p}\right)}{\bar{Y}_p}$	Ashraf et al., 2015

Nota: En las ecuaciones Y_s y Y_p es la media de cada genotipo en condiciones de estrés hídrico y de Regado respectivamente. \bar{Y}_s y \bar{Y}_p es la media todos los genotipos en condiciones de estrés hídrico y Regado. Tabla adaptada según (Ashraf et al., 2015).

3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Todos los datos obtenidos de los rasgos evaluados fueron sometidas a un análisis de varianza de modelos lineales mixtos (GLMM), considerando los factores de variabilidad el Ambiente (A), los genotipos (G), las repeticiones (R) y la interacción AxG como efectos fijos. Para comprobar los supuestos de normalidad de los residuos se realizó la prueba de Shapiro-Wilks y para determinar la homogeneidad de varianza se elaboró un gráfico de dispersión con los residuos en el eje de ordenadas y los predichos en el eje de las abscisas.

Para la detección de diferencias significativas para los factores de variabilidad se realizó el test de comparación de medias, con la prueba LSD Fisher (error tipo I = 0.05) cuando el ANAVA indicó diferencias entre medias. En el análisis se tuvo en cuenta las interacciones de los factores AxG y en los casos que resultaron significativas se realizó un análisis particionado de los mismos. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2020).

Se ajustó un modelo de regresión lineal simple para determinar la relación entre el RG (g/m^2) considerada en este modelo variable dependiente y cada uno de sus componentes (NE/m^2 , NGE , NG/m^2 y PG) consideradas cada una como variable regresora.

La selección de los mejores indicadores de tolerancia a la sequía se realizó por medio de dos metodologías estadísticas. El primer método fue un análisis de correlación de Pearson entre el Y_p , Y_s y cada uno de los índices de tolerancia a la sequía. Para Wadan et al., (2015) un índice adecuado es el que se correlaciona con el RG (g/m^2) en ambas condiciones hídricas. El segundo método fue un análisis de componentes principales (ACP) indicando a todos los índices de tolerancia a la sequía y el RG (g/m^2) de ambos tratamientos de riego por separado como variables respuesta y el factor genotipo como criterio de clasificación. Además se incluyó en el análisis el gráfico Biplot, en el que se muestran los genotipos distribuidos sobre los CP1 y CP2 (obtenido del ACP) y las variables respuesta representadas por los vectores en un mismo gráfico. Los ángulos entre los vectores que representan las variables respuesta pueden ser interpretados como correlaciones entre las mismas. Los ángulos de 90° entre variables indican que no se encuentran correlacionadas. Si los ángulos son menores de 90° la correlación tiene pendiente positiva y si son mayores la pendiente es negativa. Cuanto más cercanos sean a 0° , más alta es la correlación positiva y cuanto más cercanos a 180° , más alta la correlación negativa.

3.6 RESULTADOS

Los resultados del análisis ANAVA para los rasgos de crecimiento, de rendimiento y sus componentes numéricos se muestran en la tabla 3.3 y en la tabla complementaria 3.1S las medias de las variables evaluadas (considerando la interacción ambiente x genotipo) de los 10 genotipos de trigo (*Triticum aestivum L.*) en los cuatro ambientes.

3.6.1 Rasgos de desarrollo

Los resultados fenológicos del estadio de Ant. y MF registrados en ambos años se presentan en la Tabla 3.2. El período de Ant. ocurrió en promedio a los 118-119 DDS aproximadamente en los ambientes R-2017 y E-2017 no observándose diferencias entre los mismos. En el siguiente año (2018) si

se observó en el promedio una diferencia entre los ambientes, siendo 3 días posterior la antesis en el ambiente R-2018 respecto del ambiente E-2018.

Con respecto al estadio de MF, para los ambientes E-2017 y R-2017 se registró, en promedio el 6 y el 14 de noviembre respectivamente (147 y 152 DDS). En el año 2018 se observó que este estadio ocurrió el 15 y 22 de noviembre (147 y 154 DDS) para E-2018 y R-2018 respectivamente (Tabla 3.2).

De este modo el período de llenado de granos para los ambientes R-2017 y R-2018 tuvo una duración de aproximadamente 34 y 37 días respectivamente. Mientras que en los ambientes de estrés hídrico la duración fue menor, 29 días en E-2017 y 34 días en E-2018. En resumen, se registraron diferencias de 5 días para el año 2017 y de tres días en el año siguiente.

Tabla 3.2: Ocurrencia de antesis (Ant.) y madurez fisiológica (MF), expresado en días desde la siembra de los 10 genotipos evaluados en los cuatro ambientes: R-2017 y R-2018 ambientes con tratamientos Regado y E-2017 y E-2018 ambientes con tratamientos de estrés hídrico de cada año de evaluación.

Genotipo	Ambientes							
	R-2017		R- 2018		E- 2017		E-2018	
	Ant.	MF	Ant.	MF	Ant.	MF	Ant.	MF
BIOINTA 1005	120	152	116	154	117	147	111	148
BIOINTA B. 2001	123	152	118	154	119	147	118	148
Pampeano	120	154	116	154	117	147	111	148
Baguette 9	120	154	116	154	119	147	116	148
BIOINTA 2004	120	154	116	154	119	147	116	148
Klein Chajá	111	152	116	154	111	147	111	148
BIOINTA 2002	126	152	118	154	117	147		148
Klein Proteo	111	152	118	154	120	147	116	148
ProInta Granar	111	154	116	154	111	147	116	148
Baguette P. 11	126	154	120	154	126	147		148
Media	119	153	117	154	118	147	114	148

3.6.2 Rasgos de crecimiento

Los valores del rasgo Alt (Tabla 3.1S, Tabla 3.3) sin restricciones hídricas fueron un 5 % más altos en 2017 que en 2018. El tratamiento por sequía provocó la disminución de la altura del 14 y 16 % para los años 2017 y 2018 respectivamente. La mayoría de los genotipos utilizados en este estudio mostraron reducciones significativas en la Alt cuando se aplicaron tratamientos de estrés hídrico en los ambos años. Las excepciones fueron B2004 y Proteo, que presentaron interacciones AxG definidas como variaciones no significativas para la Alt. Entre los ambientes del 2017 (R-2017 E-2017), los del 2018 (R-2018 y E-2018), entre los ambientes R-2017, E-2017 y R-2018 tampoco se observó diferencias significativas en el genotipo B2004. En el genotipo Proteo no se observó diferencias significativas entre los ambientes E2017, R-2018 y E-2018 (Figura 3.1A).

En el caso de la BT, los valores sin restricciones de agua fueron 6% más altos en 2018 que en 2017. El tratamiento por sequía provocó pérdidas de BT del 10% y 7% para los años 2017 y 2018

respectivamente (Tabla 3.1S). Para los genotipos BP11, B9, B2004 y Pam los valores bajo déficit hídrico fueron significativamente menores que los controles dentro del mismo año (Figura 1B, asteriscos en rojo). Se detectaron interacciones AxG para B1005, B2001, Proteo y Granar, no mostrando diferencias significativas en BT entre tratamientos de riego en un año, y para B2002 y Chajá, sin diferencias significativas entre tratamientos en ambos años. Curiosamente, Chajá tampoco mostró diferencias significativas entre los cuatro entornos (Figura 3.1B).

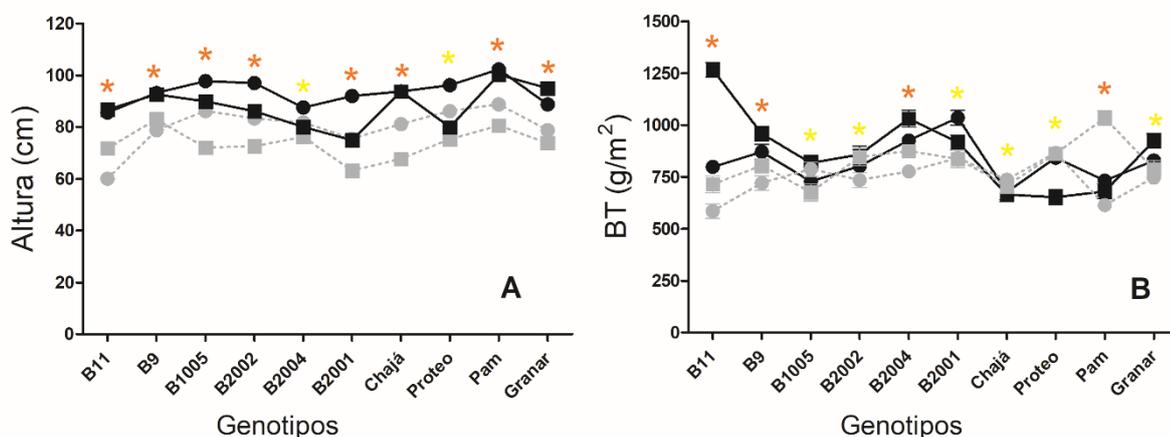


Figura 3.1: A) Altura (Alt cm) y B) Biomasa total a madurez (BT, g/m²) de los 10 genotipos evaluados. Colores grises indican ambientes con estrés hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG significativas y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación.

3.6.3 Rasgos de rendimiento y relaciones establecidas entre sus componentes

La producción promedio de RG sin restricciones hídricas fue 7 % más alta en 2018 que en 2017. El tratamiento con sequía causó pérdidas de RG del 30 % y 32 % para los años 2017 y 2018 respectivamente (Tabla 3.1S). Como era de esperar, los valores RG fueron consistente y significativamente más bajos en los ambientes con déficit hídrico E-2017 y E-2018, que en los controles R-2017 y R-2018 (Figura 3.2, Tabla 3.1S). La excepción fue Proteo que exhibió una interacción AxG (Tabla 3.3) en ambientes R-2017 y E-2017 mostrando valores similares cuando deberíamos esperar valores más bajos en el tratamiento de sequía independientemente del año (Figura 3.2, asteriscos amarillos).

Tabla 3.3: Análisis ANAVA para las variables rendimiento y de crecimiento de ambos años y tratamientos.

Factores	Alt	BT (g/m ²)	RG (g/m ²)	NE/m ²	NGE	NG/m ²	PG (g)
A	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***
R	0,2718 ns	0,2403 ns	0,9250 ns	0,1365 ns	0,2617 ns	0,3318 ns	0,2052 ns
G	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***
A*G	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	<0,0001 ***	0,0002 ***	0,0002 ***	<0,0001 ***

Nota: **A**, ambiente; **R**, repetición; **G**, genotipo; **Alt**, altura de la planta; **BT**, biomasa total; **RG**, rendimiento del grano; **NE/m²** número de espigas/m²; **NGE**, número de granos por espigas; **NG/m²**, número de granos/m²; **PG**, peso de mil granos. **ns**=no significativo, * =significativo a P < 0.05, ** =significativo a p < 0.01 *** =significativo a p < 0.0005

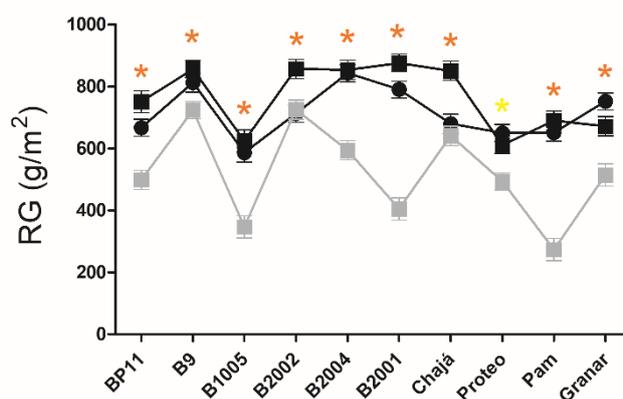


Figura 3.2: Rendimiento del grano (RG, g/m²) de los 10 genotipos evaluados en San Juan, Argentina. Colores grises indican ambientes con estrés hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG significativas y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación.

El análisis del número de espigas (NE/m²) mostró un aumento del 15 % en 2017 con respecto a 2018. Curiosamente, los tratamientos de sequía provocaron un ligero aumento de NE/m² en 2017 de 1.1 % y una reducción de 9.7 % en 2018, que son valores inferiores a los obtenidos para el RG (g/m²) estimado en cerca del 30% de reducción entre tratamientos el mismo año (Tabla 3.1S). Todos los genotipos mostraron interacciones GxA (sin diferencia entre tratamientos en el mismo año), considerando un año (BP11, B2001, Chajá, Proteo, Pam), dos años (B9, B2004) y los cuatro ambientes (B1005, B2002) (Figura 3.3A; Tabla 3.1S).

La producción de granos por espigas (NGE) en el año 2017 resultó ser menor que la del año 2018. En el ambiente E-2017 se observó una reducción del NGE del 40% en comparación con ambiente R-2017 y del 22% en el ambiente E-2018 con respecto al ambiente R-2018. En el primer año el ambiente con restricción hídrica (E-2017) provocó una pérdida del 11% del número de granos por espigas y en el ambiente E-2018 fue del 6%. La variabilidad fenotípica generada por los cuatro ambientes evaluados destacó el genotipo BP11 por ser diferente en los cuatro ambientes (Figura 3.3B, Tabla 3.1S).

En el componente de rendimiento NG/m² se observaron disminuciones de 13% y 15% para los ambientes E-2017 y E-2018 respecto de sus ambientes de Regado. Todos los genotipos presentaron interacciones significativas AxG (Tabla 3.3) debido a que en al menos un año no se observaron diferencias entre los ambientes (Figura 3.3C).

En el caso de PG, se detectaron reducciones de 13 % en los tratamientos Regado vs restricción hídrica en ambos años. Tres genotipos mostraron diferencias significativas entre tratamientos ambos años incluyendo B1005, Chajá y Proteo. Los genotipos restantes mostraron interacciones GxA que no reflejaron diferencias significativas entre tratamientos en al menos un año (B9, B2002, B2004, Pam y

Granar), dos años (B2002 y BP11) y todos los ambientes (B2001) (Figura 3.3D, asteriscos amarillos) (Tabla 3.3D, Figura 3.3D, Tabla 3.1S).

Las relaciones establecidas entre el rendimiento y sus componentes se encuentran en la Figura 3.4, se puede observar que la reducción del RG se asocia significativamente con cambios en el componente NG/m² ($r^2=0.33$, $p < 0.0001$, Figura 3.4C). Mientras que los demás componentes no se relacionaron con las variaciones observadas en el RG, como es el caso de NGE ($r^2=0.22$, $p < 0.35$, Figura 3.4B) y PG ($r^2=0.09$, $p= 0.6$ Figura 3.4D).

3.6.4 Índice de tolerancia a la sequía

El análisis de los diferentes índices de tolerancia a la sequía (Tabla 3.4) reveló que los genotipos B2002, B9 y Proteo presentaron menor valor del índice susceptibilidad a la sequía (ISS), indicando tolerancia al estrés. En contraste con los genotipos BP11 y Pam que resultaron ser los más sensibles, presentando los mayores valores de este índice. Por otro lado, B2002 y Proteo con valores mínimos de RR (índice de reducción del rendimiento) y TOL (índice de tolerancia) se destacaron como los más tolerantes en condiciones de estrés hídrico. B2002 resultó ser el genotipo de mayor RG (g/m²) y BP11 el de RG (g/m²) más bajo en condiciones de sequía (Tabla 3.4).

Por su parte, los valores altos de los índices IER (índice de estabilidad del rendimiento), IS (índice de resistencia a la sequía) e IR (índice de rendimiento) seleccionan genotipos tolerantes a la sequía, siendo B2002 y B9 los escogidos por los tres índices, además de B2004 que fue seleccionado por IR y IS. Con los valores más bajos caracterizándolos como los menos aptos para condiciones estrés hídrico, estos índices seleccionaron a BP11 y B1005, mientras que IS también indicó que Pam es un genotipo no tolerante al estrés hídrico. Cabe destacar que algunos de los genotipos seleccionados como tolerantes y susceptibles por estos índices coinciden con ISS analizado anteriormente. Los mayores valores de los índices ITS (tolerancia a la sequía), PM (productividad media), PMG (productividad media geométrica) y HM (media armónica) también determinan genotipos con mayores rendimientos potenciales y tolerancia al déficit hídrico. Se puede observar en la Tabla 3.4 que todos indicaron que BP11, Pam y B1005 responden como genotipos altamente susceptibles al estrés. En el otro extremo como tolerantes se identificaron a B9, B2004 y B2002.

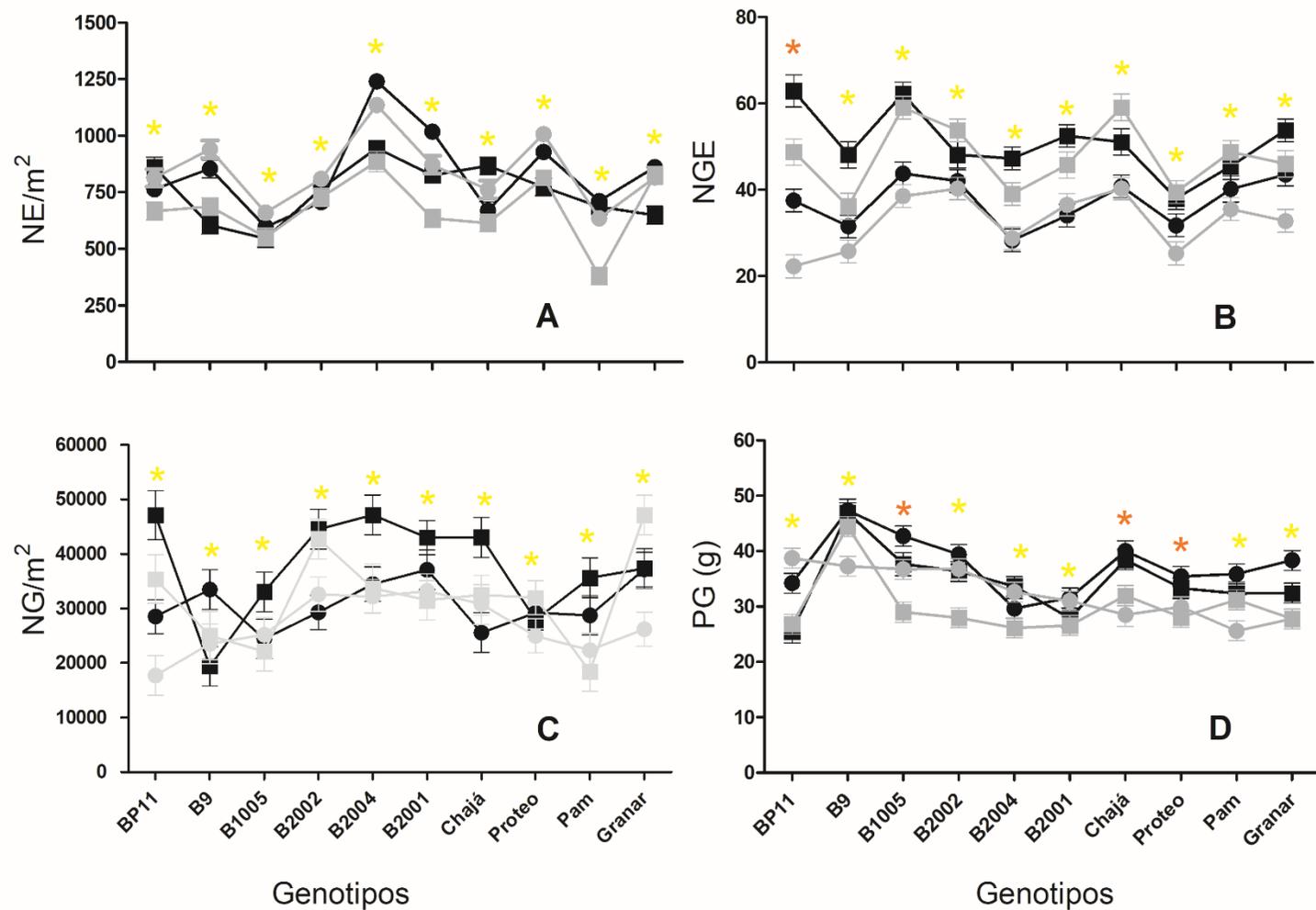


Figura 3.3: **A-** Numero de espigas (NE/m²), **B-** Número de granos por espiga (NGE) -, **C-** Número de granos (NG/m²) Y **D-**Peso de mil granos (PG, g) de los 10 genotipos evaluados en San Juan, Argentina. Colores grises indican ambientes con déficit hídrico y negros ambientes Regado. Círculos indican ambientes del año de evaluación 2017 y cuadrados indican ambientes del año de evaluación 2018. Asteriscos amarillos indican interacciones AxG y asteriscos rojos genotipos con diferencias entre ambientes de un mismo año de evaluación.

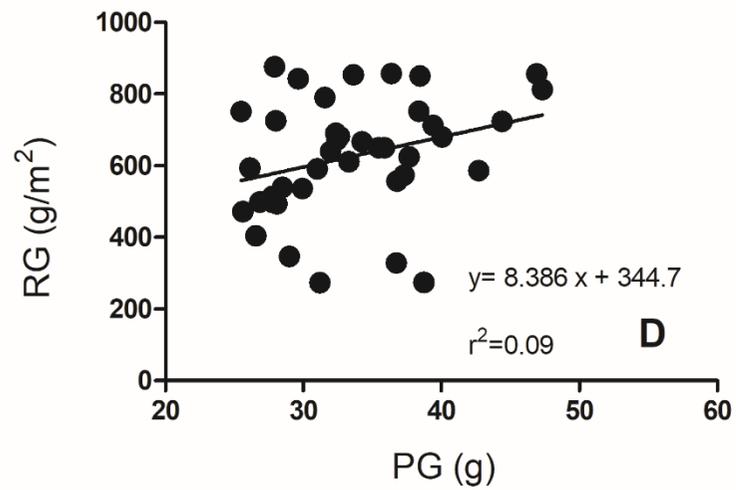
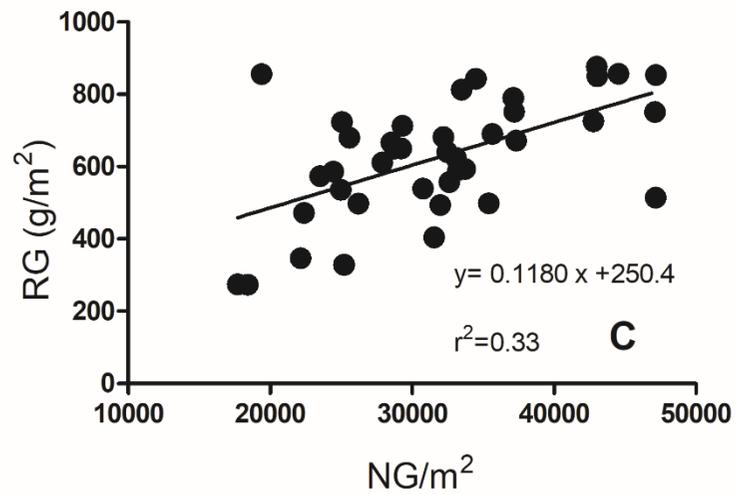
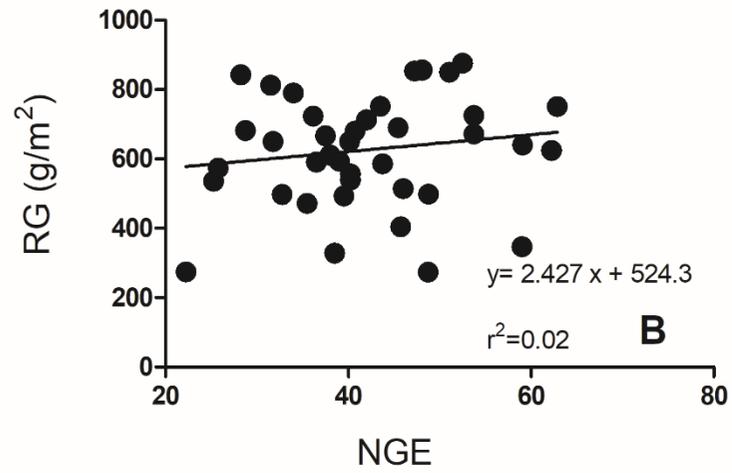
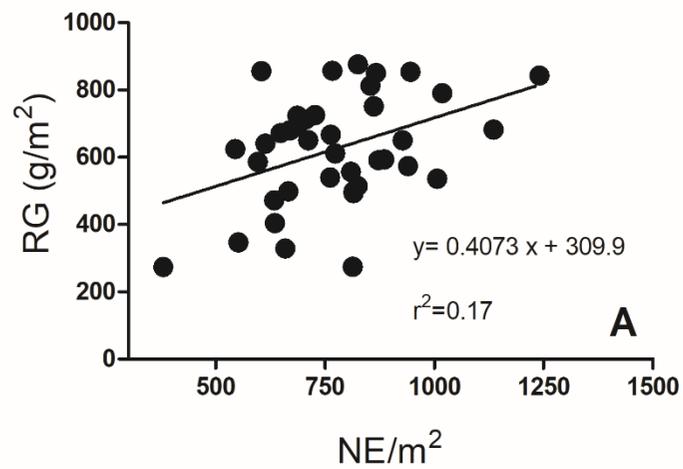


Figura 3.4: Respuesta del rendimiento del grano (RG/m^2) en función de **A-** Numero de espigas (NE/m^2), **B-** Número de granos por espiga (NGE), **C-** Número de granos (NG/m^2) Y **D-** Peso de mil granos (PG , g).

Tabla 3.4: Rendimiento en grano para ambas condiciones de riego e índices de tolerancia al estrés para la selección de los genotipos. Letras distintas indican diferencias significativas < 0.05 entre los 10 genotipos evaluados.

	<i>Y_p</i>	<i>Y_s</i>	<i>ISS</i>	<i>IER</i>	<i>RR</i>	<i>IR</i>	<i>IS</i>	<i>TOL</i>	<i>HM</i>	<i>GPM</i>	<i>MP</i>	<i>ITS</i>
B11	707 BCD	374 D	1,86 A	0,48 C	0,53 A	0,71 D	0,22 C	364 A	410 E	451 E	490 E	0,40 F
B1005	601 E	346 D	1,47 AB	0,57 C	0,43 AB	0,66 D	0,28 C	253 ABCD	432 E	554 E	470 E	0,37 F
Pam	675 CDE	406 CD	1,60 A	0,61 BC	0,47 A	0,78 CD	0,35 C	328 AB	589 E	506 E	510 E	0,48 EF
Granar	725 BC	509 BC	1,26 AB	0,66 BC	0,37 AB	0,97 BC	0,42 BC	272 ABC	586 CD	600 CD	61 CD	0,66 CD
B2001	833 A	534 B	1,22 AB	0,65 BC	0,36 AB	1,02 B	0,59 AB	309 AB	628 BCD	615 BCD	674 CD	0,79 BCD
Chajá	763 ABC	592 AB	0,77 BC	0,77 AB	0,22 BC	1,12 AB	0,62 AB	176 BCD	673 ABC	679 ABC	685 BC	0,85 BC
B9	838 A	658 A	0,53 C	0,84 A	0,15 C	1,25 A	0,75 A	139 CD	752 A	759 A	765 A	1,04 A
B2004	850 A	645 A	0,87 BC	0,76 AB	0,25 BC	1,23 A	0,75 A	218 ABCD	746 A	753 A	764 A	1,07 A
Proteo	631 DE	515 B	0,53 C	0,83 A	0,15 C	1 B	0,60 AB	100 D	564 DE	589 D	594 D	0,64 DE
B2002	778 AB	661 A	0,52 C	0,84 A	0,15 C	1,26 A	0,75 A	88 D	715 AB	690 AB	720 AB	0,94 AB

Y_p, rendimiento del grano en el tratamiento Regado; *Y_s*, rendimiento del grano en condiciones de estrés; *ITS*, índice de tolerancia a la sequía; *PM*, índice de productividad media; *PMG*, índice de productividad media geométrica; *HM*, índice de media armónica; *TOL*, índice de tolerancia a la sequía; *ISS*, índice de susceptibilidad a la sequía; *IER*, índice de estabilidad del rendimiento; *RR*, índice de relación de reducción del rendimiento; *IS*, índice de resistencia a la sequía y *IR*, índice de rendimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los genotipos en el mismo índice.

Tabla 3.5: Análisis de correlación de Pearson, entre los índices de estrés y el RG en ambas condiciones.

	<i>Y_p</i>	<i>Y_s</i>	<i>ITS</i>	<i>PM</i>	<i>PMG</i>	<i>HM</i>	<i>TOL</i>	<i>ISS</i>	<i>IER</i>	<i>RR</i>	<i>IS</i>	<i>IR</i>
<i>Y_p</i>	1,00											
<i>Y_s</i>	0,54 ***	1,00										
<i>ITS</i>	0,76 ***	0,93 ***	1,00									
<i>PM</i>	0,79 ***	0,90 ***	0,97	1,00								
<i>PMG</i>	0,78 ***	0,95 ***	0,98	0,99	1,00							
<i>HM</i>	0,72 ***	0,97 ***	0,98	0,97	1,00	1,00						
<i>TOL</i>	0,31 *	-0,64 ***	-0,36	-0,25	-0,36	-0,45	1,00					
<i>ISS</i>	0,08 ns	-0,82 ***	-0,58	-0,49	-0,59	-0,66	0,95	1,00				
<i>IER</i>	-0,03 ns	0,82 ***	0,58	0,50	0,59	0,66	-0,95	-1,00	1,00			
<i>RR</i>	0,07 ns	-0,82 ***	-0,58	-0,50	-0,59	-0,66	0,95	1,00	-1,00	1,00		
<i>IS</i>	0,35 *	0,95 ***	0,82	0,76	0,81	0,85	-0,82	-0,93	0,93	-0,93	1,00	
<i>IR</i>	0,52 ***	0,99 ***	0,94	0,89	0,93	0,96	-0,66	-0,82	0,82	-0,82	0,96	1,00

Y_p, rendimiento del grano en el tratamiento Regado; *Y_s*, rendimiento del grano en condiciones de estrés; *ITS*, índice de tolerancia a la sequía; *PM*, índice de productividad media; *PMG*, índice de productividad media geométrica; *HM*, índice de media armónica; *TOL*, índice de tolerancia a la sequía; *ISS*, índice de susceptibilidad a la sequía; *IER*, índice de estabilidad del rendimiento; *RR*, índice de relación de reducción del rendimiento; *IS*, índice de resistencia a la sequía y *IR*, índice de rendimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los genotipos en el mismo índice. ns=no significativo, * =significativo a P < 0,05, ** =significativo a P < 0,01*** =significativo a P < 0,0005.

De los diferentes índices de estrés para la selección de genotipos, se encontró que todos coincidieron en seleccionar a BP11 como el más susceptible, por su parte otros índices como ISS, IR, HM, PMG, PM y ITS también seleccionaron a B1005 y Pam. Estos genotipos se caracterizaron por RG muy bajos en condiciones de estrés por sequía cuyo porcentaje de reducción fue cercano al 50% respecto del rendimiento potencial (Tabla 3.4). Todos los índices coincidieron en que uno de los candidatos con mayor estabilidad de rendimiento en ambas condiciones, fue B2002 observándose en este genotipo una reducción del rendimiento de menos del 20%. También se seleccionaron B2004 y B9, como tolerantes cuando se enfrentan a condiciones de sequía y con buenos rendimientos en ambas condiciones, pero sus rendimientos cayeron más del 20% cuando se los evaluó en condiciones de estrés hídrico. B2002, B9, B2004 y Chaja presentan mayor Y_s (no siendo diferentes significativamente entre ellos). Por otro lado, B11, B1005 y Pam presentan los menores valores de Y_s (no siendo diferentes significativamente entre ellos).

Los coeficientes de correlación de Pearson, que indican la asociación entre los índices de tolerancia a la sequía y el RG (g/m^2) de cada genotipo en ambos tratamientos (Y_s , Y_p) se muestran en la Tabla 3.5. Se observó que el Y_s (g/m^2) se correlacionó significativamente con el Y_p (g/m^2) ($p= 0.000019$, $r=0.54$) por lo que se puede interpretar que la selección de un genotipo con alto rendimiento en Regado coincide con un alto rendimiento en condiciones de estrés hídrico (Tabla 3.5).

Se identificó que los índices ITS, PM, PMG, IR y HM se correlacionaron significativa y positivamente con Y_s y Y_p , es decir que a mayores valores de los índices se seleccionaran los genotipos con buenos RG (g/m^2) en ambas condiciones, por lo tanto, serían buenos indicadores de genotipos con buenos RG (g/m^2) en ambas condiciones (Tabla 3.5). En tanto se observó correlación significativa y negativa del Y_s con los índices RR ($p<0.005$; $r= -0,82$); ISS ($p<0,005$; $r= -0,82$) y TOL ($p= 0,005$; $r= -0,64$), por lo tanto, esto indicaría que la selección basada en valores bajos de TOL y RR y menores que 1 de ISS ayuda a identificar genotipos con una buena respuesta cuando se enfrentan a condiciones de déficit hídrico. Los índices IS e IER solo se asociaron positivamente con el Y_s (g/m^2), es decir que a mayores valores de estos indicadores mayor es el RG en condiciones de estrés hídrico, este resultado indicaría que solo es adecuado para la selección de genotipos en condiciones de estrés hídrico (Tabla 3.5).

La selección basada en los índices es utilizada por muchos investigadores, sin embargo, el grado de asociación entre las variables permite determinar que índice explica mejor la variabilidad de los datos. El análisis multivariado de componentes principales (CP) determinó que el 99% de la variabilidad acumulada fue explicada por los dos primeros componentes (CP1: 87%- CP2: 12%) (Tabla 3.2S). Los autovectores (e_1 y e_2) muestran los coeficientes con que cada variable original fue ponderada para conformar las CP1 y CP2 respectivamente. Se puede observar en la Tabla 3.6, el CP1 se construyó en

base a las variables Y_s (g/m^2), Y_p (g/m^2) y los índices ITS, PM, PMG, HM, IER, IS e IR con valores positivos más altos. Por lo tanto, se puede deducir que los mayores valores positivos de CP1 determina genotipos con buenos rendimientos y tolerantes en condiciones estresantes. Mientras que el CP2 fue conformado por las variables Y_p (g/m^2), TOL, ISS e RR presentando valores positivos más alto, valores bajos de este componente se relaciona con genotipos susceptibles en estrés hídrico.

Tabla 3.6: Autovectores del análisis de componentes principales.

Variables	e1	e2
Y_p	0,23	0,55
Y_s	0,31	0,08
ITS	0,30	0,22
MP	0,30	0,21
GMP	0,30	0,16
HM	0,30	0,15
TOL	-0,25	0,49
ISS	-0,29	0,32
IER	0,28	-0,33
RR	-0,29	0,31
IS	0,31	-0,02
IR	0,31	0,08

Y_p , rendimiento del grano en el tratamiento Regado; Y_s ; rendimiento del grano en condiciones de estrés; **ITS**, índice de tolerancia a la sequía; **PM**, índice de productividad media; **PMG**, índice de productividad media geométrica; **HM**, índice de media armónica; **TOL**, índice de tolerancia a la sequía; **ISS**, índice de susceptibilidad a la sequía; **IER**, índice de estabilidad del rendimiento; **RR**; índice de relación de reducción del rendimiento; **IS**, índice de resistencia a la sequía y **IR**, índice de rendimiento

En la Figura 3.5 (biplot) se puede observar a primera vista que la CP1 separa los genotipos en base a sus RG (g/m^2) representando dos grupos totalmente opuestos, indicando diferente adaptación a la sequía y capacidad de rendimiento. Por un lado, encontramos el **Grupo A**, representado por B9, B2004 y B2002, y cuyos valores altos de CP1 indican que son buenos en ambos tratamientos y tolerantes al estrés hídrico. Además, obtuvieron los valores más altos de ITS, PM, PMG, HM, IS e IER y con los valores más bajos de RR y ISS (Tabla 3.4), por lo que son considerados tolerantes a las condiciones de estrés hídricas impuestas en este estudio.

En el segundo grupo (**Grupo D**) encontramos los genotipos con valores pequeños de CP1 y CP2 indicando bajo rendimiento en ambos tratamientos y susceptibilidad al estrés hídrico y quedó constituido por los genotipos B11, B1005 y Pam. Estos en comparación con los anteriores presentaron los valores más altos de RR y ISS y los más bajos de ITS, PM, PMG, HM, IS e IER (Tabla 3.4), siendo considerados los más susceptibles al estrés hídrico con los rendimientos más bajos en dicha condición. Se pudo diferenciar un tercer grupo, ubicado en el centro del gráfico y representado por Granar, B2001 y Chajá que presentan una tolerancia intermedia al estrés hídrico (Figura 3.5).

Al observar el gráfico biplot se observó que el ángulo que forman los vectores Y_p y Y_s con los vectores de las variables PM, ITS, PMG y HM son de ángulo agudo, menor a 90° , indicando correlación

fuerte y positiva entre los variables. También se evidencia una alta correlación del vector Y_s (g/m^2) con el vector del índice de rendimiento (IR), el ángulo entre ellos es casi cero, por lo que se interpreta que este índice explica la tolerancia al estrés hídrico que presentan algunos genotipos, posibilitando la selección de los más contrastantes solo en condiciones de estrés hídrico (Figura 3.5). Además, los ángulos formados con los vectores de Y_s (g/m^2) y los de TOL, ISS y RR es mayor a 90° por lo que la correlación entre estas variables es fuerte y significativa, opuesto a esta observación se detectó que el Y_p (g/m^2) no correlacionó con los vectores de los índices TOL, ISS y RR pues sus vectores forman ángulos de casi 90° . Por último, se detectó un ángulo agudo indicando una correlación significativa y positiva formado por los vectores de las variables Y_s y los de las variables IS e IER (Figura 3.5).

3.7 DISCUSIÓN

El objetivo de este capítulo fue identificar el mejor o los mejores índices de tolerancia a la sequía para luego poder seleccionar dos genotipos contrastantes para la variable RG (g/m^2) en condiciones de estrés hídrico, por lo que fue necesario caracterizar fenotípicamente los genotipos en condiciones de estrés hídrico y de Regado. Como se esperaba en general el estrés hídrico impuesto en el período de preanthesis redujo el rendimiento (Figura 3.2), componentes (Figura 3.3) y el crecimiento del cultivo (Figura 3.1). En las condiciones hídricas estresantes se observó un adelanto de las etapas de desarrollo fenológico del cultivo de trigo dando como resultado una senescencia temprana (Fischer et al., 1977). Cantarero et al. (2016) en un estudio de estrés hídrico realizado en Córdoba, observó un adelanto de anthesis de hasta 9 debido a la baja disponibilidad de agua. En este trabajo el adelanto de las fases fenológicas implicó una reducción de la etapa de llenado de granos, lo que resultando en una disminución del peso de los granos y consecuentemente del RG (g/m^2) (Saeedipour y Moradi, 2011). El cultivo de trigo exhibe durante la etapa de encañazón la máxima tasa de elongación de entrenudos, comenzando el período de máxima tasa de crecimiento (Miralles et al., 2004). De acuerdo con Gupta et al. (2001), el estrés hídrico impuesto redujo las variables Alt (cm) y BT (g/m^2) (Figura 3.1A-B), la ocurrencia de estrés hídrico provocó una pérdida de turgencia que resulta en una disminución de la tasa de crecimiento celular (Taiz y Zeiger 2007). Este déficit de agua produce una disminución en la expansión de los tejidos y por lo tanto del área foliar, que como consecuencia deriva en una disminución de la superficie fotosintéticamente activa que finalmente afecta la tasa de crecimiento del cultivo (Acevedo et al., 2002; Acevedo, 1991a).

Los resultados evidenciaron diferencias en el RG entre los diferentes años de evaluación a pesar que se aplicaron los mismos ambientes. En promedio el RG (g/m^2) del año 2018 fue mayor ($643 g/m^2$) que el del año 2017 ($611 g/m^2$), lo que corresponde a un 5% superior. A los 118 DDS se registró una eventual precipitación (13 mm), evento que ocurrió cuando el ensayo llevaba 20 días del comienzo de

estrés hídrico (118 DDS) y coincidiendo con el período crítico del cultivo, lo que podría haber beneficiado la producción en dicho año. Meena et al. (2019) también encontraron diferencias entre campañas debido a la ocurrencia de lluvias, así como también una reducción del RG (g/m^2) cuando se los somete a estrés hídrico. Dependiendo del momento en que comienza el estrés hídrico, Fischer y Maurer (1978) registraron pérdidas del RG del 37 y 86 % cuando restringieron completamente el riego desde 69 días antes de la fecha de antesis media hasta solo 10 días antes de antesis respectivamente. En este trabajo el estrés hídrico se aplicó 15 días previo a la antesis, con la diferencia que se realizó una reducción de la lámina del 50% ETo del cultivo, no como lo planteado por Fischer y Maurer (1978), y se observó una reducción del RG (g/m^2) del 28% en el ambiente E-2017 y de 32 % en el ambiente E-2018, es decir que en ambas campañas la reducción fue cercana al 30%. Algunos autores han reportado pérdidas de hasta el 75% del RG (g/m^2) cuando se disminuye a la mitad el aporte de agua al cultivo (Thapa et al., 2019). Otros autores han reportado pérdidas de rendimiento de 60% cuando el estrés ocurre en etapas tempranas y del 49% cuando el estrés ocurre en etapas tardías del ciclo (Robertson y Giunta, 1994). Las respuestas observadas en los genotipos evaluados no fueron uniformes en ambas condiciones de riego, sino que evidenciaron una amplia variabilidad fenotípica del RG (g/m^2). Según Fleury (2010) generar esta variabilidad en un conjunto de genotipos evaluados en diferentes ambientes se ha convertido en una herramienta muy útil para la selección de genotipos con respuestas diferentes en los ambientes generados. Los resultados de esta investigación permitieron detectar que algunos genotipos fueron más afectados por las condiciones hídricas impuestas desde el período de pre floración. Los genotipos BIOINTA 2002 y Klein Proteo redujeron sólo alrededor de un 20% el RG (g/m^2), en cambio en Baguette P. 11 y BIOINTA 1005 se detectaron reducciones de hasta el 50% en ambos ambientes de estrés hídrico (E-2017, E-2018) (Figura 3.2) por lo tanto los resultados descritos fueron los esperados, pues la variabilidad fenotípica observada en el RG (g/m^2) permite avanzar hacia la selección de genotipos contrastantes para tolerancia a sequía.

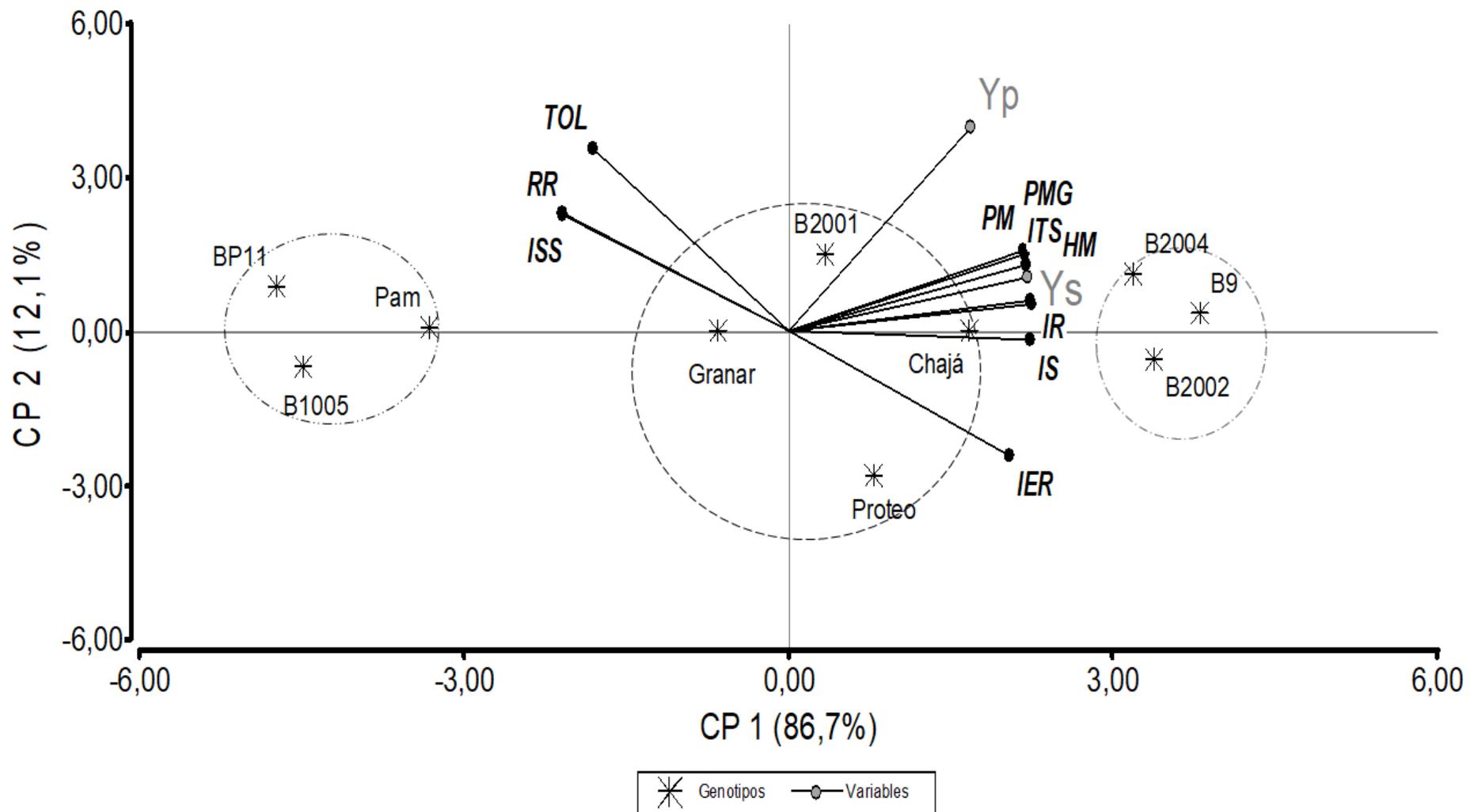


Figura 3.4: Biplot del análisis de componentes principales (ACP) usando las variables evaluadas (Ys, Yp e índices de tolerancia) y los diez genotipos. Círculos agrupan genotipos con diferente adaptación a la sequía y rendimiento, círculo con guion largo-dos puntos: genotipos del grupo D, círculo con guion largo: genotipos con tolerancia intermedia, círculo con guion largo-un punto: genotipos del grupo A.

La magnitud de respuestas del RG a factores genéticos y ambientales es importante e involucra a los componentes del rendimiento. La generación de los componentes de rendimiento es dinámica, estableciéndose relaciones complejas entre ellos (Slafer et al., 2014). El componente principal del RG es el NG/m^2 y sus componentes; NE/m^2 y NGE (Slafer et al., 2014), en este estudio en el NG/m^2 se observó que el estrés hídrico significativamente y de manera negativa los valores de este rasgo (Figura 3.3C). La competencia por asimilados es lo que determina la supervivencia de los componentes numéricos y por lo tanto sus relaciones, siendo más crítica durante el periodo de crecimiento de la espiga (Fischer 1983). Los factores que influyen alrededor de antesis modifican el número de granos y las interacciones entre la fuente de asimilados y los sumideros de granos, que gobiernan el llenado del grano determinan el rendimiento del cultivo (Fischer 1983). En este trabajo los componentes NGE y el PG (g) presentaron una alta sensibilidad al estrés hídrico coincidiendo con los resultados de Sanad et al. (2016) (Tabla 3.3; Figura 3.2). El tamaño de los granos y número de granos/ m^2 son la fuente de variación del rendimiento, siendo el último el que genera las mayores variaciones en ambientes mediterráneos ya que dependen de la disponibilidad de recursos entre el inicio de elongación del tallo y poco después de la floración (Sadras y Slafer, 2012; Slafer et al., 2014). El tamaño o peso final de los granos depende de la disponibilidad de los carbohidratos almacenados en los órganos vegetativos (Dreccer et al., 2013; Dreccer et al., 2009; Fischer, 2011; Slafer et al., 2014), lo que puede afectar el peso final del grano, principalmente cuando el llenado del grano se ve afectado por estrés severo (p.e Acreche y Slafer, 2011; Serrago et al., 2011, 2013; Slafer et al., 2014). Cuando se analizó el NE/m^2 del presente estudio se pudo detectar que este no fue fuertemente afectado por los ambientes de estrés hídrico, pues solo se detectó una disminución del 10% en el ambiente E-2018 y sin modificaciones en E-2017 (Tabla 3.3), podríamos asumir que este componente responde poco a cambios ambientales y se adaptó a los grandes cambios (Slafer et al., 2014) o bien el estrés hídrico comenzó después del establecimiento de las espigas. El estrés hídrico impuesto 15 días previo a la antesis en este estudio ocasionó la reducción del RG (g/m^2) así como también de sus componentes, sin embargo, se pudo observar que el componente que mejor explica sus variaciones es el NG/m^2 (Figura 3.4).

La correlación significativa y negativa de los índices ISS, IER, RR con Y_s , resultaría en la selección de genotipos del grupo C (genotipos con buenos rendimientos solo en condiciones de estrés hídrico). En base a los resultados de la Tabla 3.4 estos índices indicaron que Klein Proteo y Baguette 9 son buenos candidatos para incorporar en los programas de mejoramiento como genotipos tolerantes a la sequía. Baguette 9 mantuvo buenos rendimientos en ambas condiciones hídricas (Figura 3.2A, Tabla 3.4) por lo que se lo clasifica dentro del Grupo A. Klein Proteo se puede considerar dentro del grupo C, su rendimiento fue medianamente bueno en condiciones de estrés hídrico ($515 g/m^2$) y en condiciones de Regado fue uno de los que menos rendimientos obtuvo ($631 g/m^2$) (Figura 3.2A, Tabla 3.4). Por lo tanto,

no seleccionaron solo genotipos con buenos rendimientos en estrés hídrico (Grupo C) si no también genotipos con buenos rendimientos en ambas condiciones de riego (Grupo A). Diferente a los observado en este estudio, otros estudios como el de Ashraf et al., 2015 no encontraron correlaciones entre estos índices con Y_s por lo que no pudieron seleccionar genotipos tolerantes a la sequía (Grupo C). La correlación positiva del índice TOL con Y_p y negativa Y_s resultaría en la selección de genotipos de bajos rendimientos en condiciones de riego (Mardeh et al., 2006), por lo que no es útil para cumplir con el objetivo del presente trabajo. A demás, observando los resultados que se muestran en la Tabla 3.4, la correlación no justifico la elección de este índice.

Las correlaciones significativas y positivas de los índices ITS, PM, PMG, HM, IS e IR con Y_p y con Y_s indica que son buenos índices para utilizarlos como métodos de selección de genotipos con buenos RG (g/m^2) en ambos tratamientos, es decir pertenecientes al grupo A (Tabla 3.5). Analizando la Tabla 3.4, todos los genotipos seleccionados por los valores más altos de estos índices (Baguette 9, BIOINTA 2004 y BIOINTA 2002) mostraron los mayores rendimientos en ambas condiciones ambientales, por lo que son adecuados para incluirlos dentro del Grupo A. El genotipo Klein Proteo tuvo valor medianamente alto de IS, sin embargo, fue más adecuado incorporarlo dentro del Grupo C, ya que presentó buen rendimiento solo en condiciones de estrés hídrico (Tabla 3.4). En cambio, los índices ITS, PM, PMG e IR diferenciaron lo genotipos del grupo A del grupo D, ubicando Baguette P. 11, BIOINTA 1005 y Pampeano dentro del grupo D, con bajo rendimientos en ambas condiciones y a Baguette 9, BIOINTA 2004 y BIOINTA 2002 en el grupo A. Existe una gran variabilidad en cuanto a la elección del mejor índice de tolerancia a la sequía para la selección de genotipos de grupo A, esto parece depender de las condiciones de crecimiento de los cultivos. Algunos autores (Mardeh et al., 2006, Patel et al. 2017) concluyeron que los índices más adecuados para seleccionar genotipos del grupo A en condiciones de estrés hídrico moderado fueron PM, PMG e ITS y cuando el estrés fue más severo el índice ISS es más adecuado. Fernandez (1992) sugiere el índice ITS como el mejor para seleccionar genotipos con altos rendimientos y tolerantes al estrés.

En este estudio las correlaciones significativas resultaron interesantes al momento de determinar los índices adecuados para la selección de genotipos contrastantes, pero no fueron suficientes ya que algunos no diferenciaron al grupo A del resto. La técnica biplot (Figura 3.3) proporcionó una representación gráfica de los patrones de interacción que permitió identificar directamente la respuesta de cada genotipo en cada atributo tolerante al estrés predicho por el modelo de componentes principales. Debido a sus propiedades geométricas, la respuesta esperada de un genotipo y sus atributos de tolerancia al estrés pueden derivarse de la inspección visual de su posición relativa en el biplot (Fernandez 1992). El candidato más tolerante al estrés hídrico para el cual todos los índices coincidieron, fue BIOINTA 2002, observándose una reducción del rendimiento de menos del

15%. También se seleccionaron BIOINTA 2004 y Baguette 9, como tolerantes en condiciones de sequía con buenos rendimientos en ambas condiciones. Por lo tanto, estos genotipos formaron el primer **grupo A** (Tabla 3.4) con los valores más altos de CP1 (Figura 3.3). En esta sección por medio de un biplot las correlaciones de los vectores indicaron que PMG, PM, ITS Y HM fueron los índices más adecuados para seleccionar genotipos con buenos rendimientos en ambas condiciones (Grupo A), considerando las condiciones hídricas impuestas en este trabajo. En contraste, en la figura 3.3 se puede observar a los genotipos Baguette P. 11, BIOINTA 1005 y Pampeano conformando el **Grupo D** que fue determinado por menores valores de CP1 y CP2 indicando una alta susceptibilidad al estrés hídrico (Figura 3.3) y caracterizados por rendimientos muy bajos en ambas condiciones de riego, con un porcentaje de reducción alto en condiciones de sequía (alrededor del 50%).

Tanto el análisis de correlación de Pearson como en el método de biplot mostraron que IS, propuesto por Gavuzzi et al. (1997), RR, ISS y TOL se relacionaron solo con el Y_s (g/m^2), indicando que son buenos índices para seleccionar genotipos con buenos RG solo en condiciones de estrés hídrico (**Grupo C**). Mardeh et al. (2006) cuando estudiaron el efecto de diferentes ambientes también determinaron que IR es un buen indicador de genotipos con buenos rendimientos en condiciones de estrés hídrico, pero no en condiciones normales de riego. En tanto, Poudel et al. (2021) y Patel et al. (2017) coincidieron con los resultados de este trabajo señalando a los índices RR, ISS y TOL como aptos para la selección de genotipos en condiciones de estrés. Estos índices coincidieron en seleccionar a Klein Proteo y BIOINTA 2002 como genotipos tolerantes a la sequía y Baguette P. 11 como no tolerante, por lo que podrían ser considerados candidatos para incorporarlos a los programas de mejoramiento. Sin embargo, Klein Proteo solo se podría considerar medianamente bueno en condiciones de estrés hídrico, pues su rendimiento coincidió con la media de ese tratamiento y obtuvo muy bajo RG (g/m^2) en condiciones de Regado (Tabla 3.4). Por lo tanto, estos indicadores no diferencian la selección de genotipos del **grupo C** del **A** (Fernandez, 1992). De modo que se acepta la *hipótesis* planteada en este capítulo, en relación a que solo algunos indicadores serán adecuados para la selección de genotipos con buenos rendimientos en ambas condiciones hídricas (Grupo A) y en contraste los genotipos con bajo desempeño al menos en el ambiente de estrés hídrico (Grupo C o Grupo D).

3.8 CONCLUSIÓN

Las correlaciones significativas y positivas del \bar{Y}_p (g/m^2) y \bar{Y}_s (g/m^2) con los índices de Productividad Media (PM), Índice de tolerancia a la Sequía (ITS) y el de Productividad media geométrica (PMG), además de las relaciones establecidas en el gráfico biplot (Figura 3.3) demostraron que son los indicadores adecuados para seleccionar genotipos contrastantes para luego incorporarlos a los programas de mejoramiento genético.

Estos índices seleccionaron a los genotipos BIOINTA 2002, Baguette 9 y BIOINTA 2004 como los más tolerantes al estrés hídrico y coincidieron con el análisis de biplot que también mostró una clara superioridad de estos genotipos. En contraste, tanto los índices como el gráfico de biplot señalaron que Baguette P. 11, BIOINTA 1005 y Pampeano son los genotipos más susceptibles al estrés hídrico durante el período de pre antesis. Por lo que la utilización de estos indicadores podría ser una herramienta útil en los programas de mejoramiento de Argentina para la selección de genotipos que difieran en algún carácter particular en estrés abiótico como los reportados previamente en otras regiones del mundo (Fernandez, 1992; Ashraf et al., 2015; Poudel et al. 2021; Patel et al. 2017).

Teniendo en cuenta el objetivo principal del presente capítulo, los resultados obtenidos, y las poblaciones biparentales genotipadas disponibles fue posible seleccionar bajo condiciones hídricas estresantes dos parentales contrastantes en RG (g/m^2). En tanto, Baguette P. 11 resultó ser uno de los parental más susceptible y BIOINTA 2002 resultó ser uno de los parentales más resistente a la sequía.

CAPÍTULO 4

Variabilidad fenotípica de la población doble haploide y heredabilidad de los caracteres.

4.1 INTRODUCCIÓN

Los avances recientes en biología molecular han desarrollado el potencial para identificar y mapear genes o loci de rasgos cuantitativos relacionados con cualquier rasgo, pero el fenotipado se ha convertido en el "cuello de botella" que retrasa el progreso en el mejoramiento de rasgos complejos (Fiorani y Schurr, 2013; Furbank y Tester, 2011; García et al., 2014). El rendimiento de trigo se analiza con frecuencia en términos de componentes de rendimiento (espigas por m^2 , granos por espiga, tamaño de grano), un cambio en uno de los componentes no necesariamente se expresa en el rendimiento, pero todos los cambios del rendimiento deben ir acompañados de cambios en uno o más componentes (Grafius, 1964). Se establecen correlaciones entre los componentes que se informan comúnmente, pero se entienden en forma parcial, esto se debe principalmente a que las compensaciones entre ellos son una de las principales barreras para mejorar el rendimiento utilizando este enfoque (Fischer, 1983; Slafer et al., 2014). El problema fundamental es que los componentes de rendimiento están, casi invariablemente, relacionados negativamente entre sí (Fischer, 1983) y que un mejoramiento en algunos componentes puede afectar negativamente a otros (Grafius, 1964; Slafer, 2003).

Algunos estudios han aportado nuevos conocimientos sobre las relaciones entre los rasgos relacionados con el rendimiento basados en la plasticidad fenotípica de los componentes del rendimiento del cereal. Slafer et al., (2014) en un estudio en el que evaluaron cuatro componentes del rendimiento establecieron dos jerarquías de la plasticidad fenotípica. La primera, descrita por Sadras y Slafer (2012), establece una mayor plasticidad del número de granos sobre el peso de los granos. La segunda clasifica a los componentes del número de granos (número de espigas, número de granos por espigas), observándose mayor plasticidad del número de espigas en relación al número de granos por espiga. Además demostraron que esas jerarquías fueron acompañadas por una disminución de la heredabilidad de los rasgos, un enfoque poco atractivo para los mejoradores que necesitan suficiente plasticidad fenotípica en los rasgos de interés, para que tenga lugar el proceso de selección, pero también una alta heredabilidad de los rasgos de una generación a otra (es decir, variación heredable) (Ruiz et al., 2019).

Las evidencias apuntan a que es necesario comprender los rasgos que determinan el rendimiento final del cultivo de trigo. El número de granos/ m^2 es el principal componente del rendimiento en el trigo, como en la mayoría de los cultivos de granos (Fischer, 2008; García et al., 2014) y está compuesto o definido por el número de espigas/ m^2 y el número de granos por espigas (Slafer et al., 2003). Por lo tanto, la mejora del número de granos/ m^2 es crítica para lograr ganancias genéticas en el rendimiento del trigo, particularmente si se requieren grandes aumentos (Slafer et al., 2014; García et al., 2014), ya que ha sido el componente principal asociado con el progreso del rendimiento a través

del mejoramiento en el tiempo y actualmente sigue siendo el componente principal que limita el rendimiento en muchas regiones del mundo (Peltonen-Sainio et al., 2007; García et al., 2014).

Un enfoque alternativo, muy adecuado para rasgos complejos, consiste en examinar poblaciones segregantes en busca de un carácter potencial de selección indirecta e identificar puntos de la distribución de rasgos que representen extremos fenotípicos (Abeledo et al., 2019; Rebetzke et al., 2017). Además, para una adecuada evaluación de la expresión significativa y consistente de un rasgo, así como también las correlaciones entre ambos es necesario recolectar datos de al menos dos o tres entornos (Reynolds et al., 2017). Sin embargo, una debilidad importante que surge de este enfoque es que el fenotipado de poblaciones de mapeo en condiciones de campo es costoso y requiere mucho tiempo y, en consecuencia, limita la cantidad de muestras que se deben tomar y su tamaño, especialmente cuando se trata de caracteres fisiológicos complejos (Abeledo et al., 2019). Una mejor comprensión de la fisiología del rendimiento de los cultivos ayudaría a recuperar las tasas de mejora del rendimiento necesarias en un futuro próximo (Slafer et al., 2014). La utilidad de la información fisiológica obtenida mediante un fenotipado preciso es incuestionable, no solo para una mejor comprensión de las relaciones entre el rendimiento de grano y sus características determinantes, sino también para mejorar, en combinación con herramientas moleculares, el conocimiento actual sobre la relación genotipo-fenotipo (Edmeades et al., 2004; García et al., 2014; Slafer, 2003).

En general, el fenotipo de cualquier rasgo morfológico o fisiológico está influenciada por la composición genética subyacente (G), el entorno circundante (A) y sus interacciones (GxA) (Falconer 1952; Said et al., 2022). Considerando un amplio rango de condiciones ambientales en seco, el número de granos/m² es el componente principal que explica las variaciones en el rendimiento de grano (Magrin et al., 1993; Calderini et al., 1999; Fischer, 2008; García, 2011). En un estudio realizado en Balcarce, Argentina los autores detectaron que el rendimiento del grano está estrechamente relacionado con el número de granos/m² y que este componente estuvo fuertemente correlacionado con el número de granos/m², independientemente del sombreado o del suministro de N (Abbate et al., 1995). En condiciones de estrés hídrico severo previo al periodo de antesis también se informó mayor sensibilidad del rendimiento del grano debido en gran parte a las respuestas en granos/m² (Fischer 1973; Fischer et al., 1977; Fischer y Maurer 1978) con una notable reducción (50%) de este rasgo (Fischer y Maurer 1978). Otros autores en ensayos de estrés hídrico, realizados en Córdoba y Balcarce, reportaron disminuciones de hasta el 40%, principalmente a través del número de granos m⁻² (GN) más que por diferencias en el peso por grano (Cantarero et al., 2016). El rendimiento y sus componentes son caracteres poligenéticos que se caracterizan por presentar interacción GxA, por lo que resultan ser rasgos con una alta variabilidad fenotípica (Fischer y Maurer 1978; Slafer 2003; Said et al., 2022). Para

los programas de mejoramiento la variabilidad observada es una herramienta útil que permite avanzar la selección de genotipos.

En Argentina, hasta el momento no existe una caracterización fenotípica de cultivares de trigo en condiciones hídricas contrastantes controladas del rasgo de rendimiento y sus componentes. La disponibilidad de germoplasma caracterizado sobre la base de la variabilidad genética, ambiental y las interacciones GxA en condiciones de sequía permitirá un avance para la selección de estos rasgos complejos en los programas de mejoramiento genético. Por otro lado, la identificación de segregación transgresiva para tolerancia a la sequía, es decir la ocurrencia de genotipos con mayor tolerancia que sus progenitores, es interesante ya que supondría la identificación de líneas con cierta adaptación extrema o novedosa (Rieseberg et al., 1999).

4.2 OBJETIVO

Caracterizar la respuesta a la sequía en la población de mapeo seleccionada por sus parentales contrastantes identificados en el capítulo anterior, con énfasis en rasgos de desarrollo, expansión de tejidos y rendimiento.

HIPOTESIS

La población de dobles haploides de este estudio presenta herencia transgresiva para los caracteres evaluados.

4.4 METODOLOGÍA

En este capítulo se evaluó en condiciones de Regado y déficit hídrico dos genotipos comerciales Baguette Premium 11 x BIOINTA 2002 y una población de dobles haploides (DHs) compuesta por 69 líneas derivadas de su cruzamiento. La fecha de siembra para estos ensayos fue el 23 y el 14 de junio para los años 2028 y 2019 respectivamente.

En el capítulo 2 se detalla la siembra y diseño experimental (2.1.2), tratamientos de riego (2.1.3) fertilización y control de plagas y malezas (2.1.4), generación de ambientes hídricos (2.1.5) y las mediciones (2.1.6).

4.4.1 Análisis estadístico

Todos los datos de los rasgos se analizaron utilizando el software Infostat (Di Rienzo et al., 2020) una vez comprobados los supuestos de ANAVA de los tres años evaluados. En el análisis se tuvo en cuenta el efecto del Ambiente (A), repetición (R), el genotipo (G) y la interacción GxA. Para la caracterización fenotípica de los caracteres medidos se realizó un análisis de varianza de modelos lineales mixtos (MLM) con cada caracter como variable respuesta y como efectos fijos el factor de

variabilidad ambiente (A), genotipo (G) y repetición (R) para estimar y comparar la media de los diferentes ambientes.

Además, para cada ambiente se obtuvieron los BLUPs (del inglés *Best Linear Unbiased Predictors*) para cada uno de los rasgos fenotípicos para los ambientes de control (R-2018, R-2019) y los ambientes de estrés hídrico (E-2018, E-2019) y se usaron para el análisis de las correlaciones y las estimaciones de heredabilidad en sentido amplio. Los BLUPs se calcularon de acuerdo al modelo lineal mixto (GLMM), declarando ambientes y líneas de la población en solapa efectos aleatorios los factores.

Se realizó el análisis de correlación de Pearson (r) para determinar la relación entre el RG (g/m^2) y los caracteres evaluados, teniendo en cuenta en un primer análisis el set completo de datos (todos los ambientes) y luego particionado por ambiente (R-2018, E-2018, R-2019, E-2019). Además, se realizó un análisis de sendero (*path analysis*), cuyo objetivo es proveer posibles explicaciones causales (directas e indirectas) de las correlaciones simples observadas. Se tuvo en cuenta el RG (g/m^2) como variable respuesta y como variables predictoras o causales NE/ m^2 , NGE, NG/ m^2 , PG y Alt.

Para estimar heredabilidad en sentido amplio se utilizó la fórmula propuesta por Falconer y Mackay (1996):

$$H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + (\sigma_e^2 / r))$$

donde σ_G^2 es la varianza genotípica, σ_e^2 es la varianza residual y r es el número de ambientes. La varianza del error se utilizó como la varianza de la interacción genotipo por ambiente ($\sigma_e^2 = \sigma_{G \times A}^2$).

4.5 RESULTADOS

Caracterización fenotípica de la población

4.5.1 Rasgos de desarrollo

Por razones metodológicas no fue posible el registro de madurez fisiológica, por lo tanto, solo se registró y analizó la ocurrencia del período fenológico de Antesis. En general no se observaron diferencias destacadas en la ocurrencia de este estadio entre los ambientes de Regado y estrés hídrico en cada año de evaluación. Sin embargo, fue posible detectar diferencias entre los años agrícola, donde el período de antesis ocurrió más tarde en el año 2019. En ambos tratamientos se visualizó la aparición de las anteras a los 122 DDS en el año 2018, en cambio en el siguiente año se registró a alrededor de los 134 DDS. Es decir que hubo una diferencia de 10 días aproximadamente entre los dos años evaluados (Figura 4.1).

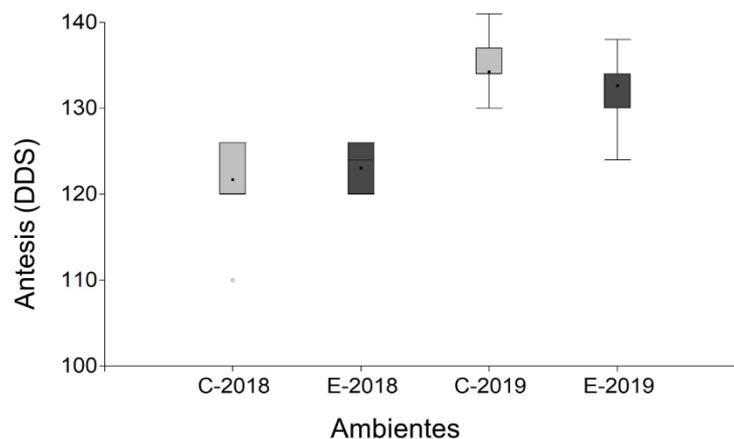


Figura 4.1: Ocurrencia de Antesis en la población de líneas DHs para los cuatro ambientes evaluados. Colore gris indica tratamientos de Regado y color negro tratamientos de estrés hídrico.

4.5.1 Rasgos de rendimiento y componentes

Los resultados de la evaluación fenotípica de los progenitores y la población de dobles haploides evaluados en los cuatro ambientes durante los años 2018 y 2019 se muestran en la Tabla 4.1. El progenitor BIOINTA 2002 resultó ser tolerante a la sequía con una reducción del RG del 17 % y del 52% cuando las condiciones hídricas se redujeron al 50 % (E-2018) y 25 % (E-2019) de la ETc respectivamente (Tabla 4.1). En contraste, Baguette Premium 11, resultó tener mayores pérdidas de RG por las condiciones de estrés hídrico impuesto, con una disminución del 35 % en el ambiente E-2018 y del 61 % en el ambiente E-2019 (Tabla 4.1).

Los efectos de las condiciones climáticas modificaron la expresión de los fenotipos de algunos caracteres, se observó que los valores fenotípicos fueron menores en ambos ambientes del año 2019 en comparación con el año 2018. Los tratamientos de riego de estrés hídrico aplicados redujeron los valores fenotípicos en las líneas de la población de dobles haploides en todos los rasgos evaluados en ambos años. En la tabla 4.1 se puede observar que el RG se modificó por efecto de los tratamientos de estrés hídricos impuestos desde el periodo de pre antesis. La reducción de la lámina aplicada en el ambiente E-2018 provocó una disminución del RG del 25% y en el E-2019 el 54%. Una tendencia similar se observó en el análisis para las variables NGE, NE/m², NG/m², PG y la Alt, que también se modificaron significativamente ($p < 0.0005$) por los efectos de los tratamientos. En el ambiente E-2019, se observó que todas las variables, a excepción del RG y el NGE, disminuyeron un 5% más respecto que en tratamiento estrés hídrico aplicado en el E-2018 (Tabla 4.1).

4.5.2 Segregación transgresiva

Lo interesante que surgió del análisis es la variabilidad fenotípica del RG, que presentaron tanto los genotipos parentales como la población de dobles haploides evaluadas en los ambientes de Regado, así como también en los ambientes de estrés hídrico. En los cuatro ambientes (E-2018, E-2019, R-2018,

R-2019), el parental B2002 obtuvo los mayores rendimientos comparado con el parental BP11. Los valores fenotípicos de la población de DHs en los ambientes sin restricción hídrica (R-2018, R-2019) presentó valores mínimos de alrededor de los 350 g/m² y máximos de 1300 g/m² con un rango de variación de 980 g/m². Sumado a esto, la distribución de la población evidenció segregación transgresiva hacia ambos lados respecto a los valores fenotípicos medios de los parentales en ambos ambientes de Regado. La media de los parentales fue de 763 g/m² para BP11 y de 880 g/m² para B2002 en los ambientes R-2018. Para el ambiente E-2019 la media fue 670 g/m² para BP11 y 721 g/m² para B2002 (Tabla 4.1, Figura 4.2).

Dependiendo de la intensidad de las condiciones hídricas estresantes, en el análisis también se puede observar que cuando se reduce la lámina de riego al 50 % de la evapotranspiración del cultivo (E-2018) los valores de RG mínimos y máximos se modifican, siendo el valor máximo el que más cambió, por lo que el rango de variación disminuye a 740 g/m² (Tabla 4.1). En cambio, en el caso del estrés hídrico más severo aplicado en el ambiente E-2019 (reducción 25% ETc) tanto el valor mínimo como el máximo se modifican de manera que el rango de variación es menor, siendo de 530 g/m² (Tabla 4.1). A pesar de la disminución de variabilidad fenotípica de la población de DHs, también se puede observar segregación transgresiva hacia ambos lados el ambiente E-2018 (Tabla 4.1, Figura 4.2), con medias de los parentales de 500 g/m² para BP11 y 733 g/m² para B2002. En cambio, en el ambiente E-2019 se puede observar segregación transgresiva hacia el extremo de mayor RG, con medias de 260 g/m² para BP11 y de 349 para B2002 (Tabla 4.1, Figura 4.2).

Como se esperaba, los valores mínimos y máximos de los caracteres de componentes de rendimiento, así como también la Alt mostraron la misma tendencia que el RG cuando las condiciones hídricas son distintas. Pero a diferencia a lo observado en el RG, el rango de variabilidad en los componentes NGE y NE/m² es menor en condiciones de Regado respecto a las de estrés hídrico. En cambio, en los caracteres NG/m² y PG se observó una expresión opuesta, con menor rango de variabilidad de los ambientes estresantes (E-2018, E-2019) en comparación con los ambientes Regado (R-2018, R-2019) (Tabla 4.1). Los gráficos de distribuciones de frecuencias de estos rasgos tienen forma acampanada y simétrica, por lo que se demuestra la gran variabilidad fenotípica que se generan en los diferentes ambientes (Tabla 4.1, Figura 4.2). A demás, se observan fenotipos extremos de todos los caracteres en comparación con los fenotipos de los parentales, detectando herencia transgresiva de estos rasgos (Tabla 4.1, Figura 4.2).

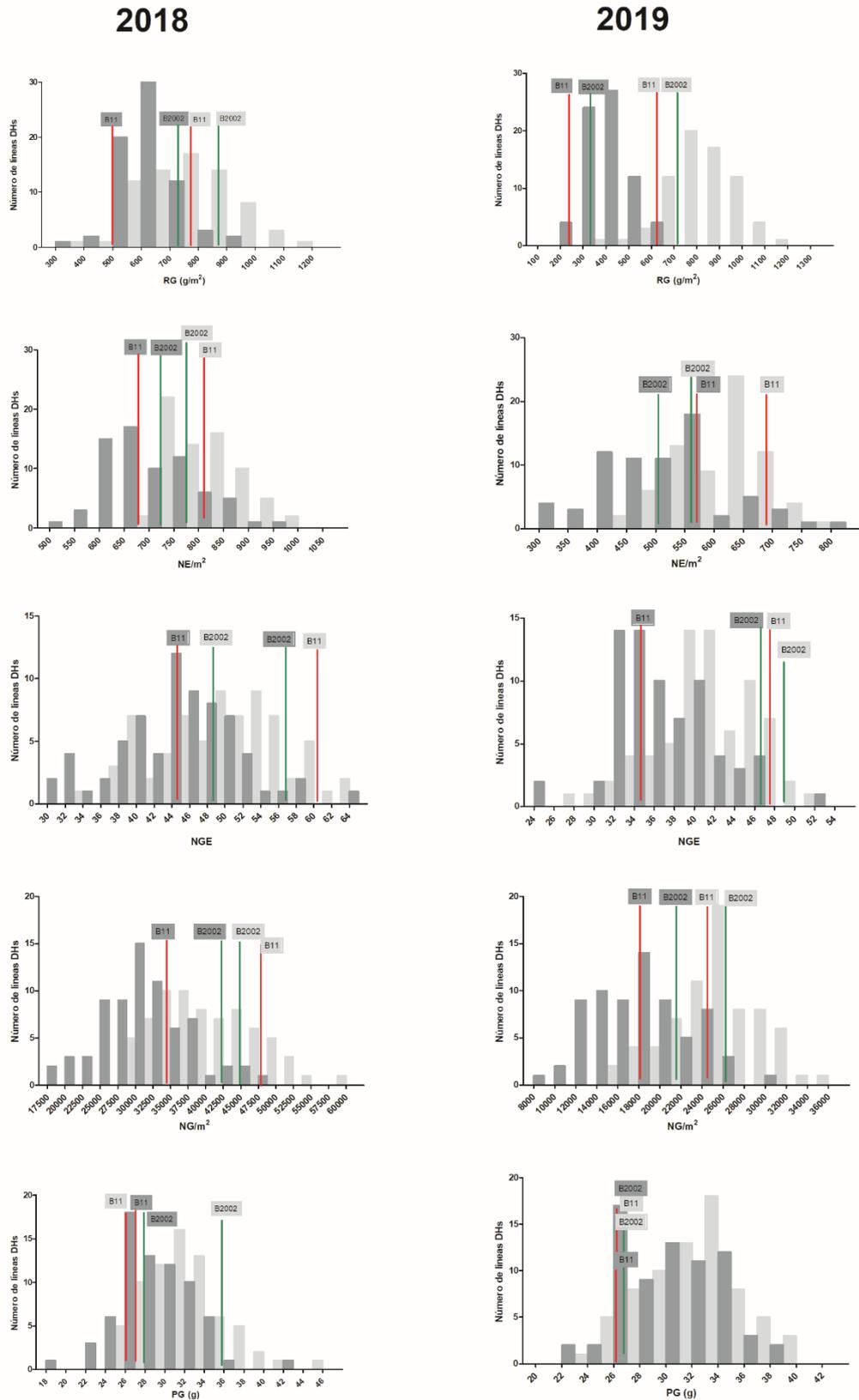


Figura 4.2: Histograma de frecuencias para RG, NE, NGE, NG y PG. Barras grises oscuro representan la cantidad de líneas en el tratamiento estrés y barras claras líneas en el tratamiento Regado. Flecha verde representa la parental tolerante (B2002) y flechas rojas parental susceptible (BP11).

Tabla 4.1: Medias, significancia entre los ambientes, rangos y prueba de Shapiro–Wilk para todos los rasgos de la población DHs y sus progenitores de cada ambiente.

Población BP11xB2002											Baguette 11			BIOINTA 2002			
Ambiente	Rasgo	Media	Valor p	E/C (%)	CV (%)	Min	Máx	Rango	W*	Valor p*	r	Media	E/C (%)	E.E	Media	E/C (%)	E.E
R-2018	RG	792	<0,0001	-25	22,62	366	1346	980	0,99	0,1475	0,997	763 A-B	-35	45,90	880 A	-17	45,9
E-2018		594			21,72	310	1050	740				500 C		46,82	733 B		46,82
R-2019	RG	841	<0,0001	-54	20,8	326	1394	1068	0,99	0,1746	0,998	670 A	-61	45,94	721 B	-52	38,23
E-2019		384			28,82	135	675	540				260 D		38,23	349 D		38,23
R-2018	NGE	50	<0,0001	-11	15,67	31	71	40	0,99	0,3321	0,999	62 A	-26	2,74	49 C	16	2,13
E-2018		44			18,02	24	72	48				48 C		1,76	57 B		2,13
R-2019	NGE	41	<0,0001	-12	14,93	25	56	31	0,99	0,0020	0,997	47 C	-28	1,7	48 C	-4	1,41
E-2019		36			17,04	17	53	36				34 D		1,7	46 C		1,41
R-2018	NE/m ²	820	<0,0001	-15	12,2	624	1140	516	1,00	0,911	0,999	824 A	-20	80,53	757 A	-4	80,53
E-2018		693			15,41	350	1035	685				662 A-B-C		79,75	723 A-B		104,16
R-2019	NE/m ²	625	<0,0001	-20	13,75	415	870	455	0,99	0,5558	1	681 A-B	-26	39,96	559 B-C-D	-11	39,96
E-2019		498			23,66	235	810	575				560 B-C-D		61,04	500 D		39,96
R-2018	NG/m ²	40422	<0,0001	-24	19,23	22969	62746	39777	0,99	0,7684	0,997	47484 A	-27	3006,57	44284 A	-4	2365,56
E-2018		30617			21,66	13950	50938	36988				34557 B		2838,23	42513 A		2365,56
R-2019	NG/m ²	25585	<0,0001	-30	19,24	13833	42120	28287	0,99	0,527	0,998	25650 C	-28	1818,19	26046 C	-12	2341,55
E-2019		17814			29,4	6650	31200	24550				18356 D		1818,19	22859 C-D		1502,54
R-2018	PG	32	<0,0001	-12	14,36	20,58	46,96	26,38	0,99	0,3371	0,998	25,27 B	-6	2,25	36,38 A	-23	1,87
E-2018		29			21,66	17,4	43,26	25,86				26,83 B		1,87	27,99 B		1,87
R-2019	PG	32	<0,0001	-7	12,98	21,72	44,01	22,29	0,99	0,6092	0,999	26,94 B	-0,90	1,66	27,07 B	-2	1,66
E-2019		30			14,18	19,7	41,67	21,97				26,70 B		1,66	26,53 B		1,66
R-2018	Alt.	89	<0,0001	-12	14,27	50	120	70	0,99	0,0719	0,996	87 A	-14	4,19	86 A	-16	3,49
E-2018		79			12	55	105	50				75 A-B		3,49	72 B		3,49
R-2019	Alt.	111	<0,0001	-18	12,35	75	140	65	0,99	0,1913	0,994	94 A	-12	1,59	98 A	-10	1,59
E-2019		91			16,26	50	125	75				83 A		1,59	88 A		1,59

RG rendimiento del grano (g/m²), NGE número de granos por espiga, NE/m² número de espigas por unidad de superficie, NG/m² número de granos por unidad de superficie, PG peso de mil granos (g) Alt altura de la planta (cm).

E/C (%) cociente entre valores medios de estrés y Regado en forma porcentual,

CV (%) coeficiente de variación porcentual,

W* prueba de Shapiro–Wilk modificada por Mahibbur y Govindarajulu (1997).

r coeficiente de correlación lineal de la correlación entre los cuantiles observados versus los cuantiles de la distribución teórica seleccionada.

4.5.3 Heredabilidad y Correlaciones entre el RG, sus componentes y la altura

La estimación de los componentes de varianza de los BLUPs indicó que la mayor parte de la variabilidad fenotípica observada en el PG y la Alt se debió a la influencia tanto del factor Genotipo (**G**) como así también a la varianza residual (interpretada en este trabajo como interacción de **GxA**) en similar proporción. En cambio, para NE, NGE y NG/m² este análisis mostró que su variabilidad es explicada en mayor proporción por la varianza residual (más del 50%), en contraste el RG fue el rasgo que más del 90% de variabilidad fenotípica depende de la interacción GxA (Tabla 4.2). Se observó alta heredabilidad en sentido amplio (H²) en NGE, NG/m², PG y Alt, siendo el RG el rasgo con menor heredabilidad con un gran efecto de la varianza residual (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Componentes de varianza y heredabilidad en sentido amplio (H²) para los mejores predictores lineales imparciales (BLUP) de todos los rasgos evaluados. Considerando los cuatro ambientes evaluados.

Rasgo	σ_G^2	σ_A^2	σ_e^2	H ²
NE (m²)	0,11	2,30E-09	0,88	0,35
NGE	0,36	7,64E-10	0,64	0,69
NG (m²)	0,30	2,29E-09	0,70	0,63
PG (g)	0,47	4,69E-10	0,53	0,78
Alt (cm)	0,54	6,97E-10	0,46	0,82
RG (g/m²)	0,04	2,43E-09	0,96	0,15

RG rendimiento del grano (g/m²), NGE número de granos por espiga, NE/m² número de espigas por unidad de superficie, NG/m² número de granos por unidad de superficie, PG peso de mil granos (g) Alt altura de la planta (cm). σ_G^2 : varianza genotípica, σ_A^2 : varianza ambiental, σ_e^2 : varianza residual ($\sigma_e^2 = \sigma_{GxA}^2$, ya que los BLUP tienen una sola replicación por ambiente), H²= heredabilidad en sentido amplio.

En la Tabla 4.3 se observan las correlaciones establecidas entre RG y los diferentes rasgos evaluados, teniendo en cuenta el conjunto de todos los ambientes y también para cada ambiente evaluado. También se analizaron las correlaciones establecidas entre el NG/m² con el NE/m² y el NGE. En el conjunto completo de datos, el RG se correlacionó significativamente ($p < 0,005$) con casi todos los caracteres a excepción del PG y la Alt. ($p = ns$). El mayor nivel de correlación fue para el NG/m² ($r = 0.42$), seguido por NE/m² ($r = 0.34$) y por último el NGE ($r = 0.28$) (Tabla 4.3).

Cuando se analizaron las correlaciones por ambiente se pudo observar que el NE/m² solo mantuvo su correlación con el RG en ambas condiciones de déficit hídrico (E-2018 y E-2019), en tanto el NGE paso de tener una correlación significativa ($p = 0.0005$) en el análisis del conjunto completo de datos, a una correlación significativamente menor ($p < 0.05$) e incluso nula ($p \geq 0.05$) cuando se separaron los ambientes, a excepción del R-2019 con correlación significativa ($p < 0.001$) entre estos rasgos. Se detectaron correlaciones significativas para PG y Alt con el RG solo en el ambiente R-2019 ($p < 0.001$; $r = 0.49$) para el primer rasgo y para el segundo solo en el ambiente E-2018. Se destaca que el NG/m²

mantuvo su correlación significativa ($p < 0.005$), así como también su nivel de correlación en todos los ambientes (Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Correlaciones fenotípicas entre el RG, sus componentes y la Alt, y correlaciones del NG/m² con NE/m² y NGE, considerando el conjunto de datos de todos los ambientes y para cada ambiente por separado.

	Todos los datos	R-2018	R-2019	E-2018	E-2019
RG vs NE/m²	0,34 ***	0,15 ns	0,52 ns	0,41 ***	0,58 ***
RG vs NGE	0,28 ***	0,29 *	0,48 *	0,24 *	0,14 ns
RG vs NG (m²)	0,42 ***	0,36 ***	0,56 ***	0,43 ***	0,55 ***
RG vs PG (g)	0,13 ns	0,16 ns	0,49 ***	-0,14 ns	-0,16 ns
RG vs Alt (cm)	-0,50 ns	0,09 ns	-0,09 ns	-0,34 ***	-0,05 ns
NG/m² vs NE/m²	0,65 ***	0,40 **	0,64 ***	0,44 ***	0,73 ***
NG/m² vs NGE	0,67 ***	0,73 ***	0,62 ***	0,72 ***	0,49 ***

NG/m² número de granos por unidad de superficie, PG peso de mil granos (g) Alt altura de la planta (cm). ns=no significativo, * =significativo a $P < 0,05$, ** =significativo a $P < 0,01$ *** =significativo a $P < 0,0005$.

En cuanto a la relación del NG/m² con el NE/m² y el NGE se observó en todos los ambientes correlaciones significativas y positivas del NG/m² con sus componentes (Tabla 4.3).

Cuando se analizó el efecto de los rasgos evaluados utilizando el análisis de sendero y considerando todo el conjunto de datos se pudo establecer asociaciones directas e indirectas sobre el RG. El NE/m², NGE, NG/m² y PG, se asociaron de manera directa y significativamente ($p < 0.001$) con el RG (Tabla 4.4). Mientras que la Alt no se correlacionó con este rasgo ($p = 0.3874$). También se detectaron correlaciones significativas entre el NGE con NG/m² ($r = 0.14$) y con el PG ($r = -0,11$) y entre el NG/m² con el NE/m² ($r = 0.14$), indicando efectos indirectos sobre el RG (Tabla 4.4, Figura 4.2). Cuando el aporte hídrico no fue restrictivo este análisis mostró que en el ambiente R-2018 solo el NGE ($p = 0.0165$) y NG/m² ($p = 0.0021$) tuvieron efectos causales directos e indirectos sobre el RG. Las correlaciones indirectas estuvieron (en parte) determinadas por las correlaciones observadas entre NGE y NG/m² ($r = 0.19$) y entre el NGE y el PG ($r = -0.13$), coincidiendo con lo observado en el análisis completo de los datos. Mientras que la correlación directa entre NG/m² y el RG estuvo definida indirectamente por el NGE ($r = 0.17$) (Tabla 4.4 Figura 4.2). En el ambiente R-2019 los efectos causales significativos ($p < 0.0001$) estuvieron dados por todos los caracteres a excepción de la altura ($p = 0.4483$). El NE/m² ($r = 0.52$), NGE ($r = 0,53$) y PG ($r = 0,55$) establecieron correlaciones directas con el RG, mientras que los efectos causales del NG/m² fue indirecto por medio de las correlaciones con NE/m² ($r = 0,33$) y NGE ($r = 0,33$) (Tabla 4.4, Figura 4.2).

Tabla 4.4: Análisis de sendero para los BLUP del rendimiento de grano (RG) en función del NE/m², NGE, NG/m², PG granos y Alt. Los resultados corresponden tanto al conjunto total de datos como a cada condición de riego.

Efecto	Vía	Todos los datos		R-2018		R-2019		E-2018		E-2019	
		<i>r</i>	<i>p-valor</i>	<i>r</i>	<i>p-valor</i>	<i>r</i>	<i>p-valor</i>	<i>r</i>	<i>p-valor</i>	<i>R</i>	<i>p-valor</i>
NE/m ²	Directa	0,27		0,01		0,52		0,40		0,38	
NE/m ²	NGE	-0,01		-0,04		0,03		-0,02		0,00	
NE/ m ²	NG/m ²	0,1		0,11		-0,03		0,03		0,21	
NE/m ²	PG (g)	-0,03		0,05		0,00		-0,05		0,00	
NE/m ²	Alt	0,00		0,01		0,01		0,04		0,00	
r total		0,34	<0,0001	0,15	0,2228	0,52	<0,0001	0,41	0,0004	0,58	<0,0001
NGE	Directa	0,25		0,24		0,53		0,24		-0,03	
NGE	NE/m ²	-0,01		0,00		0,03		-0,03		0,02	
NGE	NG/m ²	0,14		0,19		-0,03		0,06		0,14	
NGE	PG (g)	-0,11		-0,13		-0,06		-0,09		0,00	
NGE	Alt	0,01		-0,01		0,00		0,07		0,01	
r total		0,28	<0,0001	0,29	0,0165	0,48	<0,0001	0,24	0,0428	0,14	0,2515
NG/m ²	Directa	0,21		0,26		-0,04		0,08		0,29	
NG/m ²	NE/m ²	0,14		0,01		0,33		0,18		0,27	
NG/m ²	NGE	0,17		0,17		0,33		0,17		-0,02	
NG/m ²	PG (g)	-0,1		-0,07		-0,07		-0,1		0,00	
NG/m ²	Alt	0,00		-0,01		0,01		0,1		0,00	
r total		0,42	<0,0001	0,36	0,0021	0,56	<0,0001	0,43	0,0002	0,55	<0,0001
PG (g)	Directa	0,32		0,30		0,55		0,19		0,01	
PG (g)	NE/m ²	-0,03		0,00		0,00		-0,1		-0,07	
PG (g)	NGE	-0,09		-0,1		-0,05		-0,12		0,01	
PG (g)	NG/m ²	-0,07		-0,06		0,01		-0,04		-0,1	
PG (g)	Alt	-0,01		0,02		-0,01		-0,07		-0,01	
r total		0,13	0,0265	0,16	0,1831	0,49	<0,0001	-0,14	0,2364	-0,16	0,1997
Alt	Directa	-0,02		0,08		-0,03		-0,21		-0,03	
Alt	NE/m ²	-0,02		0,00		-0,1		-0,08		0,01	
Alt	NGE	-0,05		-0,04		-0,08		-0,08		0,01	
Alt	NG/m ²	-0,04		-0,02		0,01		-0,04		-0,04	
Alt	PG (g)	0,08		0,07		0,1		0,07		0,00	
r total		-0,05	0,3874	0,09	0,4579	-0,09	0,4483	-0,34	0,0045	-0,05	0,6946

Comparando el análisis de sendero de ambos ambientes con estrés hídrico se observó que los caracteres no se relacionaron de igual manera para explicar el RG. Se pudo observar que el NE/m² y NG/m² causaron efectos directos sobre el RG en ambos ambientes, en el E-2019 el rasgo NE/m² también modificó los el RG indirectamente resultado de la interacción con el NG/m² ($r= 0,21$). A demás, se observó en el ambiente E-2018 que el rasgo NGE mantuvo el efecto causal directo ($p=0,0428$) como en los análisis anteriores, sin embargo, en el ambiente E-2019 no afectó significativamente al RG ($p= 0,2515$). Por último, se destaca que el rasgo Alt solo en el ambiente E-2018 mantuvo efecto significativo ($p=0,0045$) sobre el RG (Tabla 4.4).

4.6 Discusión

Rasgos de desarrollo

En el trigo harinero (*Triticum aestivum* L. em Thell., genomas AABBDD), como en otros cereales de clima templado, el tiempo de floración es un evento crucial que define la producción de semillas y la supervivencia de las plantas en diferentes ambientes (Lombardo et al., 2019). La temperatura es el factor universal que induce el desarrollo de la planta a través de sus fases, desde la emergencia pasando por la doble arruga, hasta la floración y la madurez (Rawson y Macpherson, 2001). Los dos años de evaluación de la población de DH fueron muy diferentes en cuanto a la variabilidad de los factores climáticos (Figura 2.2). En este estudio se detectó en el año 2019, previo a la ocurrencia del período de antesis, la acumulación de hasta 9 horas de temperaturas inferiores a 7°C pudiendo ser este factor el responsable del retraso de la antesis en dicho año en ambos tratamientos de riego, tanto para los parentales como para la población de dobles haploides resultante de su cruzamiento.

Rendimiento y componentes

Un fenotipado detallado y preciso del mapeo de poblaciones es un “cuello de botella” importante no solo para identificar rasgos simples vinculados funcionalmente al rendimiento, sino también para comprender sus bases genéticas (Furber y Tester, 2011; Fiorani y Schurr, 2013; García et al., 2014). Resulta de gran utilidad implementar el fenotipado a campo de un conjunto de genotipos en diferentes ambientes a los fines de poder obtener variabilidad fenotípica deseada para poder detectar posibles genotipos que se adapten a esa variabilidad climática. En este estudio la caracterización fenotípica de la población de dobles haploides junto con los parentales evaluados en los cuatro ambientes evidenció el impacto de las restricciones hídricas impuestas desde pre- antesis en ambos años, reduciendo los valores fenotípicos de todos los rasgos evaluados. Además, las diferentes condiciones climáticas probablemente también influyeron en los valores fenotípicos observándose una disminución de los valores máximos y mínimos, lo que se tradujo en una disminución de los valores medios y de los rangos de variabilidad fenotípica en los ambientes evaluados en el año 2019 (Tabla 4.1).

En ambos ambientes, R-2019 y E-2019 los valores fenotípicos del RG fueron más bajos cuando se los compara con los ambientes de año 2018. A pesar de estas diferencias entre años agrícolas se destaca que el parental BIOINTA 2002 fue el genotipo con los mayores rendimientos tanto en los ambientes de Regado como los de estrés hídrico, y en contraste Baguette Premium 11 demostrando ser un genotipo susceptible al estrés hídrico aplicado en este estudio.

Los diferentes ambientes generaron suficiente variabilidad fenotípica en las líneas de la población de dobles haploides facilitando la identificación de líneas a ambos extremos de los valores fenotípicos de sus progenitores comprobando herencia transgresiva dentro de la población, tal como

se planteó en la hipótesis de trabajo, aun cuando la variabilidad observada en el ambiente E-2019 fue menor (Figura 4.2). La distribución de frecuencias de los rasgos evaluados tuvo forma acampanada de la distribución normal como se esperaba dado que son variables cuantitativas (Falconer y Mackay, 1996).

En este estudio es importante destacar la transgresividad observada en el RG y sus componentes en los ambientes de estrés hídrico, ya que, tal como se comenta en la introducción general, hasta el momento en Argentina solo hay estudios en condiciones de secano. En los ambientes E-2018 y E-2019 se observó el mismo patrón hereditario con la ocurrencia de líneas que presentaron mayores valores de los caracteres evaluados que el progenitor tolerante a la sequía B2002, lo que sugiere el aporte de alelos favorables por parte de ambos progenitores. Por lo tanto, se supone que la selección de las mejores líneas en las condiciones de estrés hídrico sería exitosa para los programas de mejoramiento.

4.6.3 Heredabilidad y correlaciones entre rasgos

En este estudio se observó una jerarquía de heredabilidades ubicando al RG como el carácter menos heredable (0,15) seguido por el NE/m² (0,35), NG/m² (0,63), NGE (0,69), PG (0,78) y por último como el rasgo con mayor heredabilidad la Alt (0,82).

En general los cambios del RG dependen de una suma de cambios del peso final de los granos y del NG/m² (Slafer y Savin, 2006). En este sentido, existe una compleja relación entre los componentes de RG que definen el RG final del cultivo de trigo (Slafer y Savin, 2006). Se observó que la relación entre los componentes del RG y el RG en los cuatro ambientes evaluados indicó alta variabilidad o plasticidad fenotípica de estos caracteres cuando el cultivo se desarrolló en diferentes ambientes (Tabla 4.4; Figura 4.3). Por lo que también se evidenció que la capacidad de respuesta del RG frente a diferentes condiciones ambientales depende de las relaciones establecidas entre el RG y sus componentes.

El PG en este estudio solo se relacionó y tuvo efecto directo sobre el RG en el ambiente R-2019, en los demás ambientes no se detectó relación directa de este con el RG (Tabla 4.4). En cambio, el NG/m² se relacionó significativamente con el RG en todos los ambientes evaluados coincidiendo con los resultados de Terrile et al. (2017) en ensayos realizados en Pergamino (Tabla 4.3), además los efectos directos e indirectos también fueron consistentes en todos los ambientes, confirmando ser el componente que más explica las variaciones del RG en todos los ambientes.

Engledow y Wadham (1923) establecieron que el NG/m² es el resultado de las variaciones del NE/m² y del NGE (Tabla 4.4; Figura 4.3). En el presente estudio se observó que la capacidad de respuesta del NG/m² en general se relacionó con sus dos componentes (NE/m², NGE), coincidiendo con Slafer et al., (2014) (Tabla 4.3).

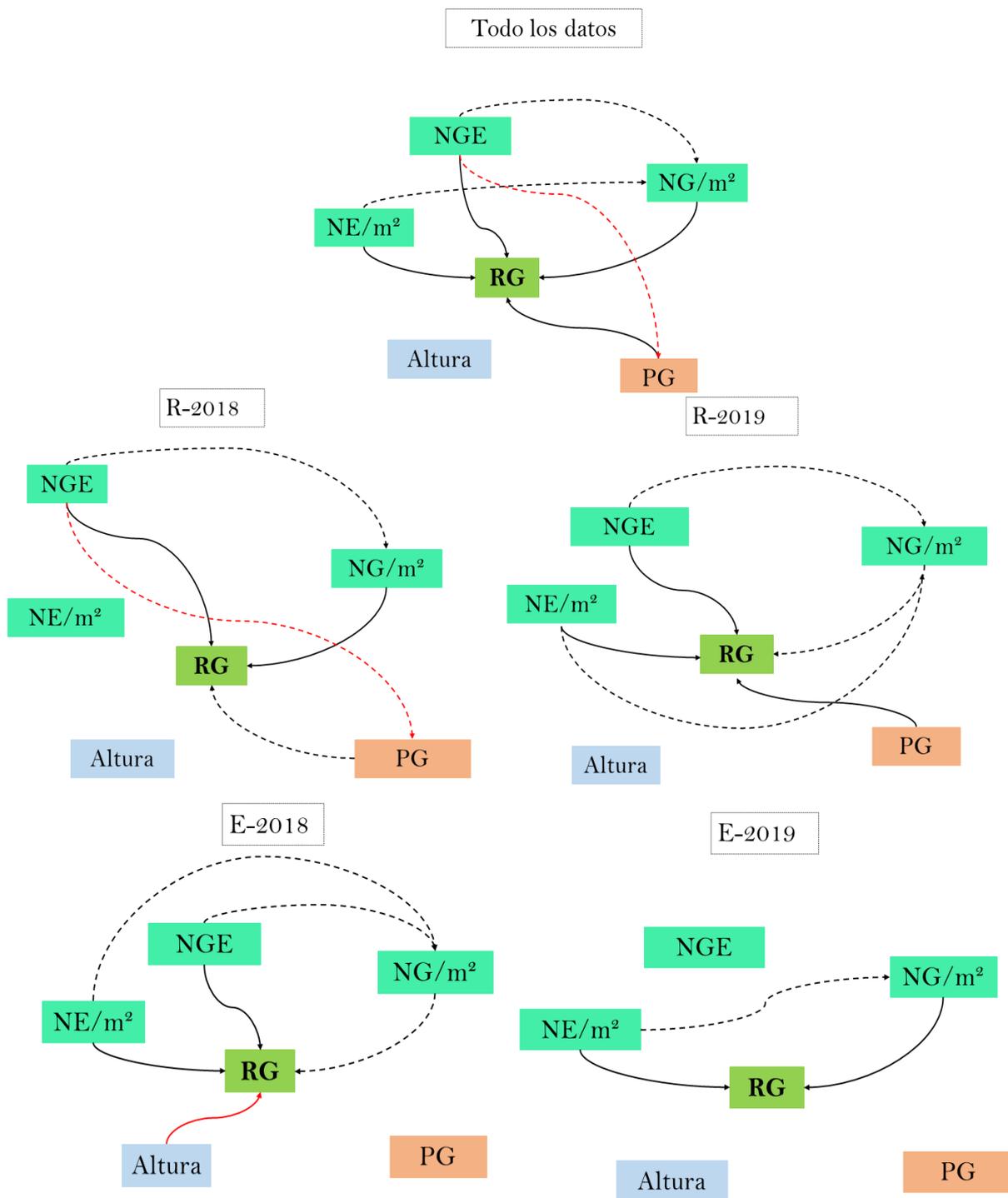


Figura 4.3: Síntesis de efectos directos (línea llena) e indirectos (línea cortada), positivos (líneas negras continuas) y negativos (líneas rojas discontinuas) de los BLUP de variables evaluadas sobre el RG, considerando distintos agrupamientos de datos

Aunque hubo inconsistencias en los coeficientes de correlación observados en los diferentes ambientes, por ejemplo, en el ambiente R-2019 los coeficientes fueron relativamente similares para ambos componentes en cambio en el ambiente R-2018 el coeficiente fue ligeramente mayor con el NGE (Tabla 4.3). En los ambientes de estrés hídrico se observó que el coeficiente de correlación fue ligeramente mayor con el NGE ($r=0.72$) y NE/m^2 ($r=0.44$) en el ambiente E-2018, en cambio en el ambiente E-2019 el NG/m^2 se observó una correlación más fuerte con NE/m^2 ($r=0.73$) que con NGE ($r=0.49$). Estas relaciones quedaron reflejadas también en la Figura 4.3, en la que se muestran los efectos directos e indirectos de los componentes de rendimiento sobre el RG, así como también las relaciones entre ellos. Por lo tanto, el NG/m^2 es el rasgo que mejor explicó las variaciones del RG en todos los ambientes de este estudio y se puede afirmar que tanto el NE/m^2 como el NGE son los responsables de la expresión fenotípica del NG/m^2 (Slafer et al., 2014). Pero cuando las líneas se sometieron a condiciones hídricas estresantes más severas (E-2019) se observó que el NE/m^2 fue el único responsable de las variaciones del NG/m^2 . Esto indica que las espigas/ m^2 podrían adaptarse a grandes cambios ambientales más que el NGE (Slafer et al., 2014). Otro elemento a tener en cuenta en este estudio es que probablemente la contribución del PG al RG se dé en ambientes de mejor calidad donde hay mejores posibilidades de explorar el llenado de grano (caso de R-2018 y C2019) lo cual es penalizado en ambientes de sequía.

En este estudio se observaron dos jerarquías de plasticidades, la primera hace referencia a los componentes del RG donde el NG/m^2 presenta mayor plasticidad fenotípica que el PG ($NG/m^2 > PG$) pero reflejándose una heredabilidad inversa, el PG con mayor heredabilidad que el NG/m^2 ($NG/m^2 < PG$). La segunda jerarquía, corresponde a los componentes del NG/m^2 , donde el NE/m^2 presenta mayor plasticidad fenotípica que el carácter NGE ($NE/m^2 > NGE$) y una heredabilidad inversa a lo observado en el NE/m^2 ($NE/m^2 < PG$) (Sadras y Slafer, 2012; Slafer et al., 2014).

4.7 CONCLUSIÓN

Los resultados de este trabajo permiten confirmar que la estrategia de evaluación y fenotipado a campo en cuatro ambientes de la población de DHs derivada del cruzamiento de Baguette Premium 11 y BIOINTA 2002, generó la variabilidad fenotípica suficiente para mostrar la existencia de líneas superiores a sus padres en tolerancia y susceptibilidad a la sequía, demostrando la existencia de herencia transgresiva confirmándose la hipótesis planteada en este capítulo.

A demás, de los cinco rasgos evaluados, el NG/m^2 fue el que se relacionó con el RG (g/m^2) en todos los ambientes, por lo que es considerado el componente principal que regula las variaciones en el rendimiento del grano, con una heredabilidad media ($H^2= 0.63$) y con herencia transgresiva en todos los ambientes.

CAPÍTULO 5

Asociación de regiones genómicas a la tolerancia a estrés hídrico utilizando una población biparental.

5.1 INTRODUCCIÓN

Considerando el aumento en la demanda mundial de trigo, la disminución en la superficie de suelos aptos para cultivarlo y la variabilidad climática, es necesario aumentar la producción de granos por unidad de superficie. La sequía es un estrés abiótico importante que reduce el rendimiento y la producción de trigo en el mundo. Como resultado del cambio climático, es probable que aumente la frecuencia y la gravedad de los episodios de sequía (Shahinnia et al., 2016). Comprender las bases genéticas del rendimiento del grano y sus componentes en condiciones ambientales cambiantes es una estrategia útil para descubrir alelos de importancia que permitan mejorar estos caracteres y que conduzcan al desarrollo de nuevos cultivares. Las tecnologías genómicas más recientes han acelerado el mejoramiento y el desarrollo de rasgos para aumentar la resiliencia ambiental y la productividad (Bailey-Serres et al., 2019). Detectar la ubicación de los genes que controlan estos caracteres complejos, mediante el análisis e identificación de QTL en poblaciones segregantes, es una herramienta útil en el proceso del mejoramiento genético (Snape et al., 2007). La identificación de loci que contribuyen a los caracteres, junto con el mejoramiento asistido por marcadores moleculares, permite la rápida selección de nuevas combinaciones genéticas en variedades de élite (Bailey-Serres et al., 2019).

La tolerancia a la sequía es un rasgo muy complejo que requiere de la realización de ensayos con periodos de déficit hídrico que coincida con la etapa del cultivo que generalmente ocurre la sequía en condiciones de campo (Sallam et al., 2019). La gran mayoría de los rasgos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a la sequía de las plantas de cultivo son cuantitativos más que cualitativos (Blum 1988). Es decir, la complejidad de la tolerancia a la sequía se debe a la herencia poligénica, existe un pequeño efecto de QTL y una alta interacción GxA, por lo tanto, una baja heredabilidad (Sallam et al., 2019). Para un análisis preciso de QTL se requiere de un fenotipado preciso, por lo que la recopilación de datos de diversos ambientes es una metodología adecuada para poder obtener la mayor variabilidad fenotípica de la población en estudio (Snape et al., 2017). Además, mejoradores y fisiólogos sugieren la evaluación de múltiples caracteres si es posible, ya que cada uno proporcionará información útil y complementaria sobre la tolerancia a la sequía (Sallam et al., 2019).

El conocimiento limitado sobre las bases genéticas y fisiológicas de los caracteres morfofisiológicos asociados con la productividad en condiciones de déficit hídrico o sequía, ha dificultado la mejora genética destinada a mejorar la adaptación de los cultivos a tales condiciones (Passioura 2002). En tanto en Argentina, la identificación de genes o marcadores moleculares asociados a caracteres de interés agronómico en condiciones de sequía sigue siendo un gran desafío para fisiólogos y mejoradores. El rendimiento y sus componentes son rasgos muy complejos e influenciados por factores genéticos y ambientales por lo que se caracterizan por una baja heredabilidad (Fischer y

Maurer, 1978 y capítulo anterior). En otras regiones del mundo se han identificado QTL para el rendimiento y sus componentes bajo diferentes tratamientos de estreses abióticos. Recientemente se han identificado 12 regiones genómicas principales con QTL estables que controlan los rasgos relacionados con el rendimiento en ensayos de campo aplicando estrés por calor (Guan et al., 2018). En tanto, dos QTL principales fueron identificados en los cromosomas 5D y 7D, los cuales resultaron ser favorables en los programas de mejoramiento ya que aumentan el rendimiento del grano y sus componentes relacionados, además, mantienen la temperatura de la hoja lo más bajo posible bajo regímenes de estrés, una estrategia adaptativa para hacer frente a la sequía (Said et al., 2022).

En el capítulo previo de esta tesis hemos descripto una población de líneas doble haploides con herencia transgresiva en lo que se refiere rendimiento en condiciones óptimas y de sequía, así como sus componentes de rendimiento. En este capítulo se propone identificar QTL estables para la tolerancia a la sequía utilizando la misma población.

5.2 OBJETIVO

Identificar regiones genómicas (y genes) determinantes de características ecofisiológicas asociadas a la tolerancia a estrés hídrico, en la población evaluada.

5.3 HIPÓTESIS

Existen regiones del genoma de trigo que explican significativamente la variación observada de la población para caracteres fisiológicos determinantes del rendimiento en condiciones de estrés hídrico.

5.4 METODOLOGÍA

En este capítulo se realizó el mapeo de QTL en condiciones de Regado y estrés hídrico de una población de dobles haploides (DH) compuesta por 69 líneas derivadas del cruzamiento de dos genotipos comerciales Baguette P. 11 x BIOINTA 2002.

En el capítulo 2 se detalla la siembra y diseño experimental (2.1.2), tratamientos de riego (2.1.3) fertilización y control de plagas y malezas (2.1.4), generación de ambientes hídricos (2.1.5) y las mediciones (2.1.6)

5.4.1 Población de mapeo utilizada, genotipado y construcción de mapa genético.

La población DH para este trabajo de tesis consta de 69 líneas DH y fue desarrollada inicialmente del cruce de BIOINTA 2002 x Baguette Premium 11 para la detección de QTLs para fertilidad de espigas (Pretini et al., 2020). Ambos parentales son cultivares de trigo hexaploide, duro, semienano y están adaptadas a la zona central de producción de trigo en Argentina (norte de Buenos Aires y sur de las provincias de Córdoba) (Pretini et al., 2021). El cultivar BP11 fue lanzado por Nidera Semillas en 2006

en Argentina, mientras que B2002 (BPON/CCTP-F7-7792–122(87)) fue desarrollado por CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo) con el aporte de un cultivar argentino (BPON = Buck Poncho) y lanzado en 2006 en Argentina por el INTA. Los ciclos a antesis en fechas óptimas de siembra son similares para los dos progenitores (González et al., 2011).

A continuación, se detallan aspectos relacionados con el genotipado y construcción del mapa genético utilizado. La población DH B2002 x BP11 fue genotipada con un chip iSelect 90K SNP (Wang et al., 2014). Para la construcción del mapa genético, se descartaron los marcadores SNPs con más del 20% de datos faltantes y/o heterocigotas. Se utilizó el script de Python, `merger.py`² para agrupar todos los SNP que mostraban una segregación idéntica en la población. Finalmente, se utilizó el paquete R “Rqtl” (Broman et al., 2003) para el desarrollo del mapa genético. Además, se agregaron dos marcadores funcionales para los genes de vernalización *Vrn-A1* (Yan et al., 2004) y *Vrn-B1* (Fu et al., 2005) al mapa genético. La posición física de los SNP se determinó mediante BLAST con la base de referencia IWGSC Ref. Seq. v1.0 del genoma del trigo (Appels et al., 2018).

5.4.1 Detección y análisis de QTL

Los análisis de QTL se realizaron utilizando un mapeo de intervalo compuesto (CIM, del inglés *Composite Interval Mapping*) con regresiones forward y backward y 500 permutaciones con un $\alpha = 0.05$ utilizando el software QTL Cartographer 2.5 (Wang et al., 2012). Para el modelo estándar se utilizó un número de marcador de Regado de 5, un tamaño de ventana de 10 cM y un método de regresión hacia adelante y hacia atrás con 500 permutaciones en $\dot{\gamma}=0.05$. Se seleccionó un valor LOD de 2,5 como umbral uniforme para todos los análisis. El análisis de QTL se realizó sobre los BLUPs, (del inglés *Best Linear Unbiased Predictors*) calculados para cada una de las variables fenotípicas utilizando todos los ambientes dentro cada uno de los tratamientos por separado, BLUP_R (Regado) y BLUP_E (Estrés hídrico). También se calcularon los BLUP para cada línea DH utilizando todos ambientes como variable aleatoria, considerando este último un tercer tratamiento. Los QTL se consideraron “estables” si se detectaron en un mínimo de dos tratamientos y se definieron como “mayores estables” si presentaban un $R^2 > 10\%$ en al menos un ambiente.

Para cada uno de los rasgos evaluados en la población DHs se realizó un ANAVA factorial con modelos lineales mixtos (GLMM) utilizando el marcador pico del QTL como efecto fijo en el modelo, junto con las posibles interacciones en primer grado para determinar las posibles interacciones entre los QTL y los tratamientos (QTLxTrat). Los factores tratamientos y años se incluyeron como variables aleatorias. Los datos que violaban los supuestos de ANAVA (normalidad de los residuos según las pruebas de Shapiro-Wilk y homogeneidad de las varianzas según las pruebas de Levene) se corrigieron

² <https://github.com/juancrescente/lmap>.

mediante transformaciones de potencia. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando Infostat/P (Di Rienzo et al., 2020).

5.5 RESULTADOS

Un total de 39 QTL se fueron mapeados distribuidos en 18 de los 21 cromosomas de trigo en la población de haploides duplicados en los diferentes tratamientos planteados en este capítulo (Tabla 5.1S). Sin embargo, solo 18 resultaron estables, es decir presentes en al menos dos de los tres tratamientos (BLUP, BLUP-R, BLUP-E) y con $R^2 > 10\%$ (Tabla 5.1).

QTL para rendimiento en grano

Se detectaron en total 7 QTL para rendimiento ($LOD > 2.5$), uno en los cromosomas 1B, 2B, 4B, 5D y tres en el cromosoma 3A (Tabla 1S).

De estos QTL detectados, dos resultaron de interés superando el umbral para el LOD establecido. Se mapearon en los cromosomas 2B y 5D (Tabla 5.1), siendo ambos considerados estables y muy estables, respectivamente, por identificarse en al menos dos tratamientos y con un $R^2 > 10\%$. El primero se mapeó en el cromosoma 2B (*QRG.pocito-2B*) tanto en los BLUP como en tratamiento BLUP-R, cuyo marcador pico es RAC875_s109189_188 (79.01cM) y explicó entre el 7.83 y el 12.38% de la variación observada en el RG siendo el alelo que incrementó los valores fenotípicos aquel aportado por el padre B2002.

El segundo QTL ubicado en el cromosoma 5D, cuyo marcador pico es IAAV8572 (48.11cM) se mapeó en los tratamientos BLUP y BLUP-R. Este QTL, denominado *QRG.pocito-5D* explicó aproximadamente el 19% de la variación fenotípica de este carácter, siendo el padre donador B2002 el responsable de sus aumentos en los valores fenotípicos.

El análisis ANAVA evidenció efectos con interacciones significativas (QTLxTrat) de ambos QTL mapeados para el RG en los cromosomas 2B (*QRG.pocito-2B*) y 5D (*QRG.pocito-5D*). En ambos el alelo del parental B2002 aumentó los valores fenotípicos del RG solo en el tratamiento Regado, siendo de 44.79 g/m² (5.31%) y de 87.69 g/m² (10.15%) respectivamente (Figura 5.1, Tabla 2S). Se detectaron efectos positivos de ambos QTL sobre el PG con interacciones QTLxTrat significativas ($p < 0.05$). En el QTL *QRG.pocito-2B* el alelo de BP11 aumentó 2.1 g (7%) los valores fenotípicos en el tratamiento estrés hídrico, sin modificaciones en el tratamiento Regado. En contraste para el *QRG.pocito-5D* el que aumenta los valores fenotípicos es el alelo donado por el parental B2002, pero en el tratamiento Regado sin modificaciones en el tratamiento estrés hídrico (Tabla 2S).

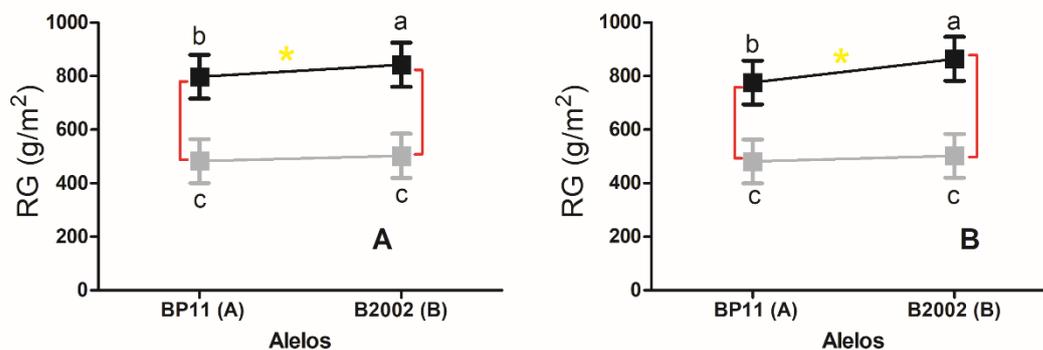


Figura 5.1: **A**-efectos de la interacción *QRG.pocito-2B* x Trat sobre RG (g/m²) y **B**- efectos de la interacción *QRG.pocito-5D* sobre RG (g/m²). Color gris indica el tratamiento estrés hídrico y color el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de RG (g/m²). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas.

Identificación de QTL en componentes de rendimiento.

Número de espigas por unidad de superficie

Para el carácter NE se detectaron un total de 5 QTL distribuidos uno en los cromosomas 1B, 2B, 2D y dos en el cromosoma 6A (Tabla 1S).

Solo el QTL mapeado en el cromosoma 6A (*QNE.pocito-6A*) fue estable identificándose en los tratamientos BLUP y tratamiento BLUP-Regado, explicando el 32.97% y el 16.63%, respectivamente, la variación fenotípica observada para el carácter NE. El marcador más cercano (141.91 cM) fue BS00062757_51 siendo en esta ocasión el alelo que aumenta los valores fenotípicos el padre donador B2002 (Tabla 5.1).

En el análisis ANAVA se detectó que el *QNE.pocito-6A* causó efectos significativos en el NE/m² ($P = 0.0004$), siendo el alelo donado por el parental B2002 quien genera un aumento del 4% de esta variable (31 espigas/m²). Para ninguno de los caracteres fenotípicos evaluados se detectó efecto que aumenten o disminuyan, por lo tanto, este gen no modifica los valores fenotípicos de las variables evaluadas (Tabla 2S).

Número de granos por espiga

Un total de 7 QTL se detectaron para el NGE, tres en el cromosoma 2B, y uno en los cromosomas 4D, 5A, 5B y 7B. (Tabla 1S).

El primer QTL estable fue mapeado tanto en el tratamiento BLUP como en el tratamiento BLUP-Regado y explicó el 10.14% y 16.14% respectivamente de la variación fenotípica para el NGE. Se localizó

en el cromosoma 2B (*QNGE.pocito-2B*), siendo el marcador pico Excalibur_c11125_1525 (84.81cM). Un segundo QTL se mapeo en los tres tratamientos por lo que fue considerado un QTL muy estable. Este se localizó en el cromosoma 4D a 3.61cM (*QNGE.pocito-4D*), explicando entre 9.14% y 21.66% la variación fenotípica del carácter NGE. Por último, en el cromosoma 5A a una distancia de 98.81 cM, se mapeo el QTL *QNGE.pocito-5A* también considerado muy estable (3 tratamientos), explicando entre el 12.58% y el 20.27% de la variación fenotípica de este carácter, cuyo marcador más ligado a este QTL es Kukri_rep_c102608_599. En todos los QTL que se mapearon el incremento de los valores fenotípicos es constituido por el parental donante B2002 (Tabla 5.1).

El análisis ANAVA evidenció que los tres QTL mapeados para el carácter NGE identificados en los cromosomas 2B (*QNGE.pocito-2B*), 4D (*QNGE.pocito-4D*) y 5A (*QNGE.pocito-5A*) generaron diferencias significativas en el NGE ($P \leq 0.0001$) donde el alelo del parental donante B2002 incrementó entre un 6.60% (2.98 granos/espiga) y 8.48% (3.94 granos/espiga) el NGE respecto del alelo BP11. Se detectaron modificaciones muy similares de los QTL en el NG ($P < 0.0001$), en todos los casos el alelo que aumentó los valores fenotípicos fue el parental B2002. Para el carácter PG se observó interacción significativa QTLxTrat de los QTL *QNGE.pocito-2B* ($P = 0.0280$) y *QNGE.pocito-4D* ($P = 0.0509$) siendo el alelo del parental BP11 el que provoca un aumento de 2.22 g y de 0.46 g respectivamente en condiciones de estrés hídrico y no detectando el mismo efecto en el Regado (Figura 5.2, Tabla 2S).

Además, el QTL *QNGE.pocito-4D*, también modificó significativamente los valores de la Alt (cm), el alelo responsable de aumentar un 5.45 cm los valores de este rasgo fue el alelo donado por BP11 (Tabla 2S).

Tabla 5.1: QTL estables y principales identificados para los caracteres rendimiento del grano, componentes y altura.

Carácter	Cr	QTL	Tratamiento	Marcador Pico	Posición	LOD	Donor	Efecto aditivo	R ² (%)
RG (g/m²)	2B	<i>QRG.pocito-2B</i>	BLUP	RAC875_s109189_188	79,01	1,90	B2002	-0,50	12,38
			BLUP-R	RAC875_s109189_188	79,01	2,08	B2002	-17,65	7,83
	5D	<i>QRG.pocito-5D</i>	BLUP	IAAV8572	46,01	3,83	B2002	-0,24	19,13
			BLUP-R	IAAV8572	48,11	5,10	B2002	-26,27	19,67
NE/m²	6A	<i>QNE.pocito-6A</i>	BLUP-R	BS00062757_51	140,91	2,67	B2002	-0,14	12,63
			BLUP	BS00062757_51	141,91	7,04	B2002	-0,25	32,97
NGE	2B	<i>QNGE.pocito-2B</i>	BLUP-R	Excalibur_c11125_1525	84,81	5,19	B2002	-0,03	16,14
			BLUP	Excalibur_c11125_1525	86,11	3,22	B2002	-0,43	10,14
	4D	<i>QNGE.pocito-4D</i>	BLUP-E	Excalibur_rep_c108030_260	0,01	2,55	B2002	-0,03	9,14
			BLUP	Excalibur_rep_c108030_260	1,01	5,03	B2002	-0,57	18,38
			BLUP-R	Excalibur_rep_c108030_260	3,61	6,56	B2002	-0,04	21,66
	5A	<i>QNGE.pocito-5A</i>	BLUP-R	Kukri_rep_c102608_599	98,81	5,97	B2002	-0,03	20,27
			BLUP	Kukri_rep_c102608_599	102,81	3,42	B2002	-0,44	12,58
			BLUP-E	Kukri_rep_c102608_599	106,51	4,51	B2002	-0,04	18,30
NG/m²	1A	<i>QNG.pocito-1A</i>	BLUP	BobWhite_c22134_398	42,61	3,74	BP11	16,96	12,22
			BLUP-R	BobWhite_c22134_398	42,61	2,92	BP11	16,77	10,14
	4D	<i>QNG.pocito-4D</i>	BLUP-R	wsnp_Ex_c42133_48794975	3,61	7,86	B2002	-31,22	32,50
			BLUP	wsnp_Ex_c42133_48794975	5,61	8,36	B2002	-26,38	32,32
			BLUP-	wsnp_Ex_c42133_48794975	5,81	5,12	B2002	-22,80	18,44
	7D	<i>QNG.pocito-7D</i>	BLUP-	tplb0024a09_2369	37,31	2,51	B2002	-25,95	27,62
			BLUP	tplb0024a09_2369	38,31	3,89	B2002	-24,20	28,68
			BLUP-R	tplb0024a09_2369	42,31	2,76	B2002	-21,55	17,69
	PG (g)	3D	<i>QPG.pocito-3D</i>	BLUP-R	Ex_c12557_401	73,81	3,45	B2002	-0,54
BLUP				Ex_c12557_401	86,51	2,55	B2002	-0,48	10,71
4D		<i>QPG.pocito-4D</i>	BLUP-E	BS00036421_51	1,41	6,54	BP11	0,51	23,84

			BLUP	BS00036421_51	6,81	3,30	BP11	0,56	14,82
	6A	QPG.pocito-6A	BLUP-E	IAAV7168	100,01	3,67	B2002	-0,43	12,72
			BLUP	IAAV7168	113,31	4,59	B2002	-0,79	25,93
Alt	3D	QAlt.pocito-3D	BLUP	GENE.1919_120	27,11	6,20	BP11	0,50	17,76
			BLUP-E	GENE.1919_120	27,11	4,21	BP11	0,89	13,00
			BLUP-R	GENE.1919_120	32,81	4,39	BP11	1,08	15,23
	4A	QAlt.pocito-4A	BLUP-E	Kukri_c50736_53	87,21	3,63	B2002	-0,75	8,94
			BLUP	Kukri_c50736_53	90,61	3,42	B2002	-0,33	7,07
	4D	QAlt.pocito-4D	BLUP	wsnp_Ex_rep_c107564_91144523	0,01	7,16	BP11	0,55	21,22
			BLUP-R	wsnp_Ex_rep_c107564_91144523	0,01	4,31	BP11	1,05	13,69
			BLUP-E	wsnp_Ex_rep_c107564_91144523	0,01	5,66	BP11	1,08	18,42
	5A	QAlt.pocito-5A	BLUP	BobWhite_c13238_386	51,41	6,58	B2002	-0,54	18,59
			BLUP-E	BobWhite_c13238_386	51,41	6,37	B2002	-1,21	21,61
	6B	QAlt.pocito-6B	BLUP-REGADO	Excalibur_s111897_126	29,41	2,95	BP11	0,82	8,75
			BLUP	Excalibur_s111897_126	41,31	3,71	BP11	0,38	9,73
			BLUP-E	Excalibur_s111897_126	41,31	3,17	BP11	0,78	9,44
	7B	QAlt.pocito-7B	BLUP	BobWhite_c3541_152	57,21	3,17	B2002	-0,37	9,77
			BLUP-R	BobWhite_c3541_152	59,21	6,33	B2002	-1,45	28,12

Nota: RG (g/m²) rendimiento del grano por unidad de superficie, NE/m² número de espigas por unidad de superficie, NGE número de granos por espigas, NG/m² número de granos por unidad de superficie, PG (g) peso de mil granos, Alt (cm) altura de la planta.

Tratamientos: BLUP calculados para cada variable con el set completo de datos, BLUP_C calculados para cada variable en Regado y BLUP_E calculados para cada variable en estrés hídrico.

Efectos aditivos: contribución de los alelos de los padres a los valores más grandes. El valor positivo del efecto aditivo indica que el alelo Baguette aumenta la correlación rasgo correspondiente. El valor negativo del efecto aditivo indica que el alelo BIOINTA2002 aumenta el rasgo correspondiente.

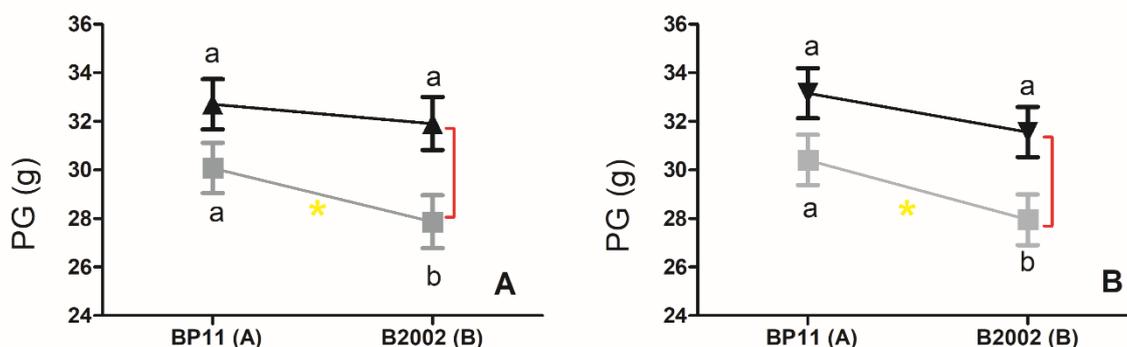


Figura 5.2: efectos de la interacción QTLxTrat sobre el PG. **A-** efectos de la interacción *QNGE.pocito-2B* x Trat, **B-** efectos de la interacción *QNGE.pocito-4D* x Trat. Color gris indican el tratamiento estrés hídrico y color negro el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de PG (g). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas.

Número de granos por unidad de superficie (m^2)

Se detectaron 5 QTL para el número de granos, uno en los cromosomas 1A, 1B, 4D, 7B y 7D (Tabla 1S).

Del total de QTL más estables uno fue mapeado en el cromosoma 1A a 42.61 cM, en los tratamientos BLUP y BLUP-Regado el marcador pico es BobWhite_c22134_398, y explica el 10% al 12% la variabilidad fenotípica del carácter NG y fue denominado *QNG.pocito-1A*, siendo el alelo que aumentó los valores fenotípicos es aportado por el parental BP11. Dos QTL considerados muy estables con un LOD que supera el umbral establecido ($LOD > 2.5$) fueron identificados en los cromosomas 4D y 7D para los tres tratamientos. En relación al primero, denominado *QNG.pocito-4D* se ubicó a 5.61 cM con un LOD de 8.36, siendo el marcador pico wsnp_Ex_c42133_48794975 el que explicó entre un 18.44% a 32.5% la variación del carácter NG. El segundo QTL se detectó en el cromosoma 7D a una distancia de 38.31cM denominado *QNG.pocito-7D*, siendo el marcador pico tplb0024a09_2369 ubicado a 50.05 cM siendo el responsable de la variación fenotípica del carácter (17.69% a 27.62%). En ambos QTL el alelo responsable del aumento en los valores fenotípicos es aportado por el parental B2002 (Tabla 5.1).

En el análisis ANAVA se observó que los tres QTL modificaron significativamente ($P < 0.05$) los valores fenotípicos del carácter NG/m^2 . El QTL *QNG.pocito-1A* provocó un aumento del 5.31% (1633 NG/m^2) de los valores fenotípicos de este rasgo, siendo alelo de BP11 el responsable del efecto positivo. Para los *QNG.pocito-4D* y *QNG.pocito-7D* el ANAVA indicó que aumentaron un 11.3% (3747 NG/m^2) y un 6.6% (1939 NG/m^2) respectivamente siendo el alelo del parental B2002 el responsable de este aumento (Tabla 2S).

Estos genes modificaron de manera diferencial los caracteres evaluados. Los QTL mapeados en los cromosomas 4D y 7D modificaron significativamente ($p < 0.05$) el NE/m^2 aumentando alrededor de

3.3% sus valores fenotípicos, siendo el alelo de B2002 el responsable del aumento. El carácter NGE fue modificado significativamente por *QNG.pocito-1A* y *QNG.pocito-4D*, pero el QTL *QNG.pocito-4D* cuyo alelo es donado por el parental B2002 provocó un aumento de 9% (4 NGE) en contraste con el *QNG.pocito-1A* que aumentó 4% (2 NGE) sus valores fenotípicos. También se observó efecto modificaciones de la Alt. por efecto de estos dos QTLs, donde el *QNG.pocito-4D* aumenta un 7% (7 cm) el carácter en contraste con un aumento de 4% (4 cm) ocasionado por el *QNG.pocito-1A*. El PG aumentó sus valores fenotípicos por el efecto positivo de *QNG.pocito-4D*, siendo el alelo de BP11 el responsable de un aumento significativo ($P < 0.0001$) general de 6.47% (2.08 g), sin embargo, también se pudo observar que en condiciones de estrés hídrico este alelo (BP11) provocó un aumento mayor (8%, 3.53 g) en contraste con el tratamiento Regado (5.65%, 1.88g). Con respecto al RG tanto el *QNG.pocito-1A* como *QNG.pocito-4D* modificaron los valores fenotípicos este rasgo, en el análisis ANAVA se observó un efecto significativo general ($P = 0.0294$) del *QNG.pocito-1A* con interacción significativa ($P = 0.0096$) donde en el tratamiento BLUP-Regado el alelo de BP11 aumenta 99.67 g/m² RG en contraste con el alelo de B2002 (Figura 5.3A, Tabla 2S). Para *QNG.pocito-4D* también se observó interacción significativa con el tratamiento ($P = 0.0065$), donde el alelo de B2002 aumentó los valores fenotípicos del RG un 8.5% (43.76 g/m²) en el tratamiento estrés hídrico (Figura 5.3B, Tabla 2S).

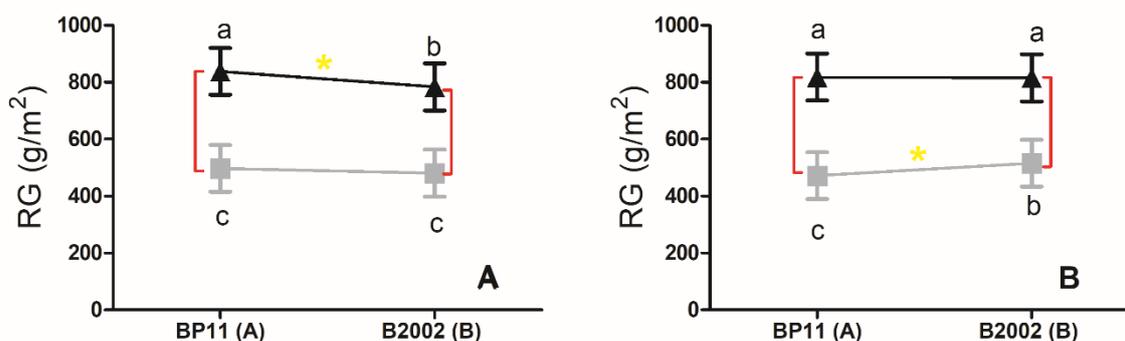


Figura 5.3: Efectos de las interacciones QTLxTrat sobre el RG. **A-** efectos de la interacción *QNG.pocito-1A* x Trat. **B-** efecto de la interacción *QNG.pocito-4D* x Trat. Color gris indican RG (g/m²) en el tratamiento estrés hídrico y color negro RG en el tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de RG (g/m²). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas.

Peso de mil granos (g)

Se detectaron un total de 8 QTL, dos en el cromosoma 2B y uno en los cromosomas 3B, 3D, 4D, 5B, 5D y 6A para la variable PG (Tabla 5.1S)

Del total de QTL destacados, tres fueron considerados estables ya que se mapearon en al menos dos de los tres tratamientos. El primer QTL se mapeó en el cromosoma 3D a una distancia de 86.52 cM (LOD= 2.55) siendo el marcador pico más cercano Ex_c12557_401 y se lo denominó *QPG.pocito-3D*.

Está asociado al tratamiento BLUP y al tratamiento BLUP-Regado, explicando el 11% y el 30% respectivamente de la variación fenotípica del carácter. El alelo que incrementa el valor fenotípico del carácter PG es del parental donante B2002. Un segundo marcador se ubicó en el cromosoma 4D a 1.41 cM (LOD=6.54) se lo nombro como *QPG.pocito-4D* siendo el marcador pico BS00036421_51 y el alelo del parental BP11 el que incrementa los valores fenotípicos. *QPG.pocito-4D* se asoció a los tratamientos BLUP y BLUP-Estrés hídrico y explican el 15% y el 24% de la variación fenotípica del PG respectivamente. Por último, en el cromosoma 6A a una distancia de 113.31 cM (LOD=4.59) se identificó el *QTLP100.pocito-6A* asociado al tratamiento BLUP y el tratamiento BLUP-Estrés cuyo marcador más cercano es IAAV7168, se encontró a una distancia de 112.26 cM. El alelo que aumento este rasgo fue donado por parental B2002 y explico entre el 13% y 26% la variación fenotípica de este rasgo (Tabla 5.1).

Los resultados del análisis ANAVA mostraron que dos de los tres QTLs identificados (*QPG.pocito-3D*, *QPG.pocito-6A*) modificaron significativamente ($P < 0.05$) los valores fenotípicos del carácter PG. En ambos casos el alelo responsable de aumentar los valores fue donado por B2002, correspondiendo un aumento de 6.33% (2.04g) por efecto de *QPG.pocito-3D* y de 7.28% (7.28g) por efecto de *QPG.pocito-6A*. Para el *QPG.pocito-4D* se observó efecto significativo ($P < 0.0001$), así como también interacción significativa entre los tratamientos y QTL ($P = 0.0219$) evidenciando efecto positivo del alelo BP11 sobre el PG en el tratamiento estrés hídrico (Figura 5.4, Tabla 2S).

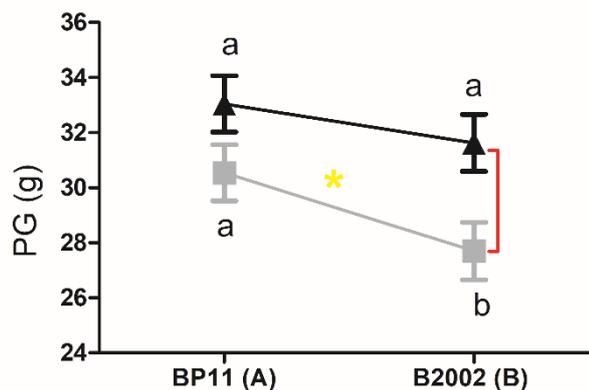


Figura 5.4: Efectos de la interacción *QPG.pocito-4D* x Trat sobre el PG (g). Color gris el tratamiento estrés hídrico y color negro tratamiento Regado. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre los valores de PG (g). Asterisco amarillo indica el efecto de la interacción entre cada uno de los QTLs y ambos tratamientos y corchetes rojos indican el efecto de la interacción entre un mismo QTL en ambas condiciones hídricas.

Se observó efecto significativo ($P < 0.05$) de dos QTL (*QPG.pocito-4D*, *QPG.pocito-6A*) sobre el rasgo NG/m^2 . El *QPG.pocito-4D* cuyo alelo tuvo un efecto positivo sobre el PG fue donado por B2002 aumentando un 11% los valores fenotípicos del carácter, en contraste el *QPG.pocito-6A* aumento un 4.5% los valores fenotípicos del PG siendo el alelo donado por BP11 el responsable de dicho aumento.

Para el rasgo NGE también se observó que tres QTL considerados estables modificaron significativamente ($P < 0.05$) los valores fenotípicos. El *QPG.pocito-3D* y *QPG.pocito-6A* aumentaron 3.48% (2 NGE) y 3.29 (1 NGE) los valores fenotípicos del carácter NGE, en ambos casos el alelo fue donado por el parental BP11. En contraste el *QPG.pocito-4D* aumentó un 8% (4 NGE) los valores fenotípicos del NGE, siendo el alelo donado por B2002 el responsable del efecto positivo. En relación a los efectos que modificaron los valores fenotípicos del carácter RG se observó para los tres QTL interacción significativa QTLxTrat, en todos los casos fueron resultado de diferencias entre tratamientos para un mismo alelo y no por diferencias entre alelos en un mismo tratamiento. En tanto, para la variable Alt solo se detectó que el *QPG.pocito-4A* generó efectos positivos aumentando un 5.64% (5.5 cm), cuyo alelo responsable del aumento fue B2002.

Altura (cm)

En este rasgo fenotípico se detectaron 7 QTL en total ($LOD > 2.5$), distribuidos individualmente en los cromosomas 3D, 4A, 4D, 5A, 6B, 6D y 7B (Tabla 1S).

Todos, a excepción del que se mapeo en el cromosoma 6D, se consideraron estables ya que se mapearon en al menos dos tratamientos. Se destacan tres QTL considerados muy estables ya que fueron identificados en el tratamiento BLUP, BLUP-Regado y BLUP-Estrés, ubicados en los cromosomas 3D, 4D y 6B. El primero fue denominado *QAlt.pocito-3D*, se ubicó 27.11 cM y el marcador pico más próximo (27.14 cM) es GENE.1919_120. El alelo responsable de aumentar los valores fenotípicos es donado por el parental BP11 y explica entre el 13% y el 18% la variabilidad fenotípica. El segundo se detectó a 0.001 cM en el cromosoma 4D, fue denominado *QAlt.pocito-4D* y cuyo marcador próximo es *wsnp_Ex_rep_c107564_91144523*, siendo el alelo del parental BP11 el causante del aumento de los valores fenotípicos y explica entre un 18% y 21% la variabilidad fenotípica de la Alt. Por último, se mapeo en el cromosoma 6B se ubicó a 41.31 cM y cuyo marcador pico fue *Excalibur_s111897_126* fue denominado *QAlt.pocito-6B* y en coincidencia con el anterior el alelo que incrementa los valores fenotípicos es donado por BP11, sin embargo, presentaron un $R^2 < 10\%$ (Tabla 5.1).

Por otro lado, dos QTLs fueron detectados tanto en el tratamiento BLUP como en el tratamiento BLUP-Estrés hídrico. Uno se mapeó en el cromosoma 4A en la posición 90.61 cM y se lo nombró *QAlt.pocito-4A*. El marcador pico máximo es *Kukri_c50736_53*, siendo en esta oportunidad el parental B2002 quien dono el alelo que incrementa los valores fenotípicos y explicando entre el 7% y 9%. El segundo de este grupo, denominado *QAlt.pocito-5A* se identificó en el cromosoma 5A a 51.41 cM ($LOD = 6.58$), explico el 19% a 22% de la variabilidad fenotípica y el alelo del parental B2002 el que incrementa los valores fenotípicos y cuyo marcador pico fue *BobWhite_c13238_386*. Se identificó un QTL en el cromosoma 7B (57.21cM) el cual se denominó *QAlt.pocito-7B*. y se mapeo tanto en el

tratamiento BLUP como en el tratamiento-Regado y cuyo marcador pico es BobWhite_c3541_152, siendo en esta oportunidad el alelo del parental B2002 con el 10% y el 28% el responsable de las variaciones en los valores fenotípicos (Tabla 5.1).

El análisis ANAVA se observó que los QTL mapeados en los cromosomas 3D, 4D y 6B en los tres tratamientos modificaron significativamente ($P < 0.0001$) los valores fenotípicos del carácter Alt. *QAlt.pocito-3D*, *QAlt.pocito-4D* y *QAlt.pocito-6B*, aumentaron sus valores un 7.21% (7.14 cm), 8.47% (8.35 cm) y 3.45% (3.45 cm) respectivamente, siendo el alelo responsable del aumento fue donado por BP11. Los efectos de *QAlt.pocito-3D* fueron detectado en los rasgos de PG ($P = 0.0163$) y Ant ($P = 0.0332$) aumentando un 3.27% (1.08g) y 0.59%, siendo el alelo proviene del parental BP11 en ambos casos el responsable del efecto. Fue posible la detección de efectos significativos ($P < 0.05$) causados por *QAlt.pocito-4D* en los rasgos NG (NG/m^2), PG (g), NGE y Ant, (Tabla 2S). En los caracteres NG/m^2 , NGE y la Ant se observó un aumento del 11.25%, 8.4% y de 0.58% siendo el alelo del parental B2002 el causante de este incremento. En contraste, siendo el alelo de BP11, el responsable de un aumento del 5.45% del rasgo PG (g) (Tabla 2S). El *QAlt.pocito-6B* aumentó significativamente ($p = 0.0190$) los valores fenotípicos de la variable Alt (cm) un 3.45% cuando el alelo es donado por el parental BP11. A demás generó efectos pleiotrópicos significativos en los rasgos NGE ($p = 0.0130$) y Ant ($p < 0.0001$) siendo el parental B2002 el donador del alelo (Tabla 2S). En el rasgo RG (g/m^2) se detectó una interacción significativa entre el QTL y los tratamientos ($p = 0.0191$), donde el alelo del parental B2002 aumenta los valores de este rasgo (Tabla 2S).

Los QTLs mapeados en los tratamientos BLUP y BLUP-Estrés, *QAlt.pocito-4A* y *QAlt.pocito-5A*, tuvieron efectos significativos ($P < 0.05$) y modificaron los valores fenotípicos del carácter Alt. entre un 5% (4.83 cm) y 6% (5.8 cm) respectivamente. En ambos el alelo que tuvo efectos positivos fue donado por el parental B2002. El efecto de *QAlt.pocito-4A* sobre los rasgos evaluados fue significativo para el PG ($P = 0.0225$) y Ant ($P = 0.0197$), aumentando sus valores un 3.27% (1.04 g) y un 0.60% respectivamente. Siendo para el primer rasgo el responsable el alelo del parental B2002 y para el segundo donado por BP11 (Tabla 2S). Para *QAlt.pocito-5A* no se observaron efectos significativos sobre ninguno de los caracteres evaluados.

En tanto el *QAlt.pocito-7B* origino diferencias significativas ($P = 0.0002$) en la altura de las plantas (5.7cm) siendo el alelo del parental B2002 el responsable de este aumento. Por otro lado, también se evidencio que este QTL no causo efectos que modifiquen los valores en los rasgos evaluados.

En los resultados del análisis ANAVA se destaca que todos los QTLs mapeados para el carácter Alt. mostraron interacción significativa con los tratamientos ($P < 0.05$) en el carácter RG, donde se puede observar que no existe diferencias entre los alelos dentro de un mismo tratamiento (Tabla 2S).

QTL consolidados

Para este estudio se consideraron estables los QTLs presentes en al menos dos tratamientos con un LOD >2.5 y como QTL mayores con $R^2 > 10\%$ en al menos un tratamiento. Además, considerando el modelo lineal mixto en el cual se pueden observar efecto sinérgicos o antagónicos de los QTLs sobre los caracteres que se evaluaron en los diferentes ambientes, resulta importante destacar las interacciones QTLxTrat observadas para determinar si la expresión de un determinado alelo contribuye o no a aumentar los valores fenotípicos en los diferentes tratamientos. En análisis de modelo lineal mixto evidencio que nueve QTL (letras rojas en la tabla 5.2S) presentaron interacción significativa con los tratamientos (QTLxTrat) modificando los valores fenotípicos de RG y el PG. En general se identificaron dos grupos de interés el primero, conformado por *QRG.pocito-2B*, *QNGE.pocito-2B*, *QNGE.pocito-4D*, *QPG.pocito-4D* y *QAlt.pocito-4D*, con efectos (y directo en el caso de *QPG.pocito-4D*) e interacciones significativas QTLxTrat que aumentaron los valores fenotípicos solo del PG en condiciones de estrés hídrico. Un segundo grupo que aumentó los valores fenotípicos del RG y del PG en el tratamiento estrés hídrico y solo está representado por *QNG.pocito-4D* (Tabla 2S).

Se identificaron 13 regiones genómicas (R1A, R2B, R3D.1, R3D.2, R4A, R4D, R5A.1, R5A.2, R5D, R6A, R6B, R7D, R7B) distribuidos en 11 cromosomas de las cuales dos (R2B, R4D) contienen los seis QTLs estables y mayores y que además cuando presentaron interacción significativa con los tratamientos modificaron los valores fenotípicos (Tabla 5.1S; Figura 5.5). Los alelos crecientes para las regiones R1A, R3D.2 y R6B siempre fueron aportados por el parental BP11 (Figura 5.5). Todas estas regiones albergaron solo un QTL, donde la región R6B albergó el *QAlt.pocito-6B* considerado en este estudio como QTL mayor y estable. En tanto para las regiones R2B, R3D.1, R4A R5A.1, R5A2, R5D, R6A, R7B y R7D el alelo creciente fue donado por B2002. Las regiones R2B y R6A albergaron dos QTL cada una, *QRG.pocito-2B* y *QNGE.pocito-2B* para la primera región y *QNE.pocito-6A* y *QPG.pocito-6A*, todos considerados QTL mayores y estables en este estudio, destacándose *QNGE.pocito-2B* por modificar los valores fenotípicos en interacción con los tratamientos. Las demás regiones albergaron un solo QTL, todos de considerados mayores y estable a excepción de la R4A que resulto un QTL sin importancia en este estudio (Figura 5.5). Por otro lado, diferentes progenitores tuvieron efectos crecientes en la región 4D (R4D) dependiendo del carácter evaluado. Para *QNGE.pocito-4D* y *QNG.pocito-4D* el alelo creciente proviene B2002 y para *QPG.pocito-4D* y *QAlt.pocito-4D* el alelo creciente fue donado por BP11. Todos resultaron ser estadísticamente mayores y estables, destacándose *QNG.pocito-4D* por modificar los valores fenotípicos cuando interacciona con los tratamientos.

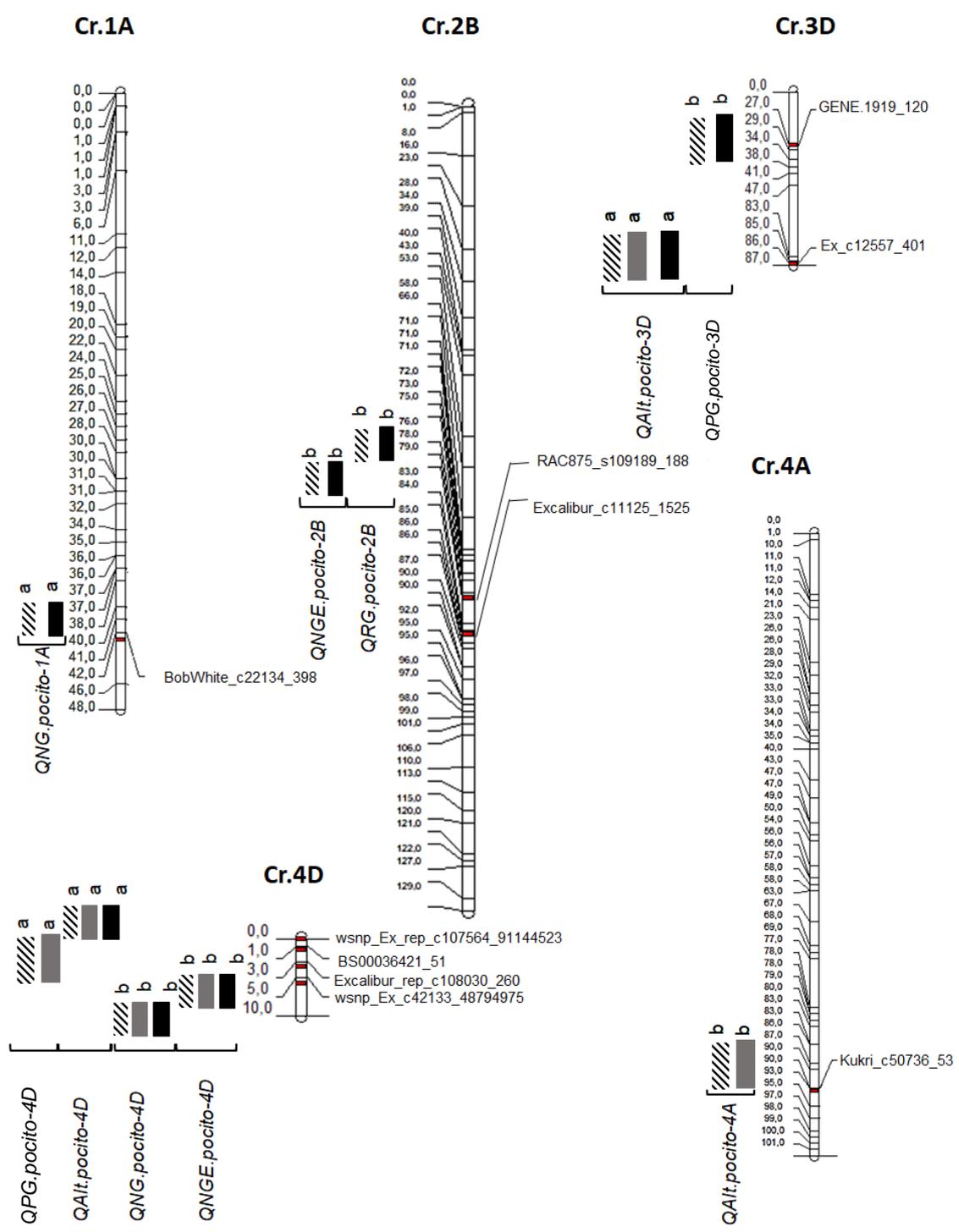
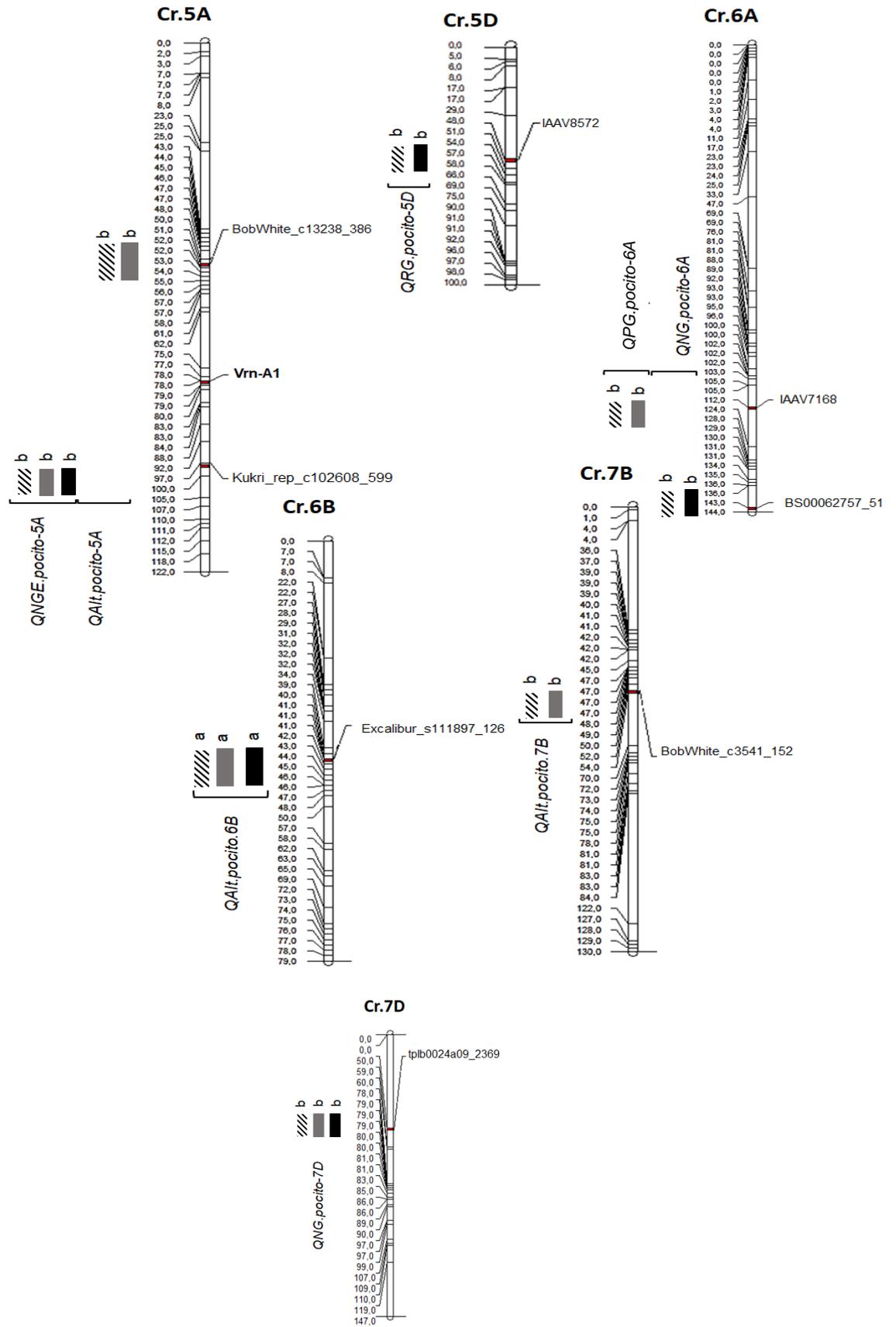


Figura 5.5: Regiones genómicas representadas en los cromosomas con marcadores y su posición de referencia. La "a" indica que el alelo BP11 aumenta el rasgo correspondiente y la "b" indica que el alelo B2002 aumenta el rasgo correspondiente. Rectángulo relleno con líneas en diagonal indican tratamiento BLUP, Rectángulos color gris indican tratamientos BLUP-estrés hídrico y BLUP-Regado respectivamente.

Continuación figura 5.5



5.6 DISCUSIÓN

La variabilidad de las condiciones climáticas con frecuentes episodios de sequía durante el periodo crítico del cultivo de trigo es un tema central del que durante el desarrollo del presente trabajo se viene hablando, siendo el principal factor responsable de las variaciones de rendimiento del grano en trigo en todo el mundo. En Argentina las probabilidades de ocurrencia de sequía en trigo alrededor de la antesis en la Región Pampeana varían entre más de 60% y hasta menos de 10% y desde el suroeste/oeste hacia noreste/este (www.ora.go.ar). Esta situación es crítica para el desarrollo económico de Argentina por lo que motivado a los mejorados a evaluar y seleccionar líneas avanzadas de cultivo de trigo que sean tolerantes a la sequía, así como también comprender las bases ecofisiológicas y genéticas que gobiernan los rasgos de rendimientos y sus componentes.

Hasta el momento en Argentina los avances en el área de mejoramiento genético del cultivo de trigo han sido en base a la caracterización fenotípica en la región de la pampa húmeda. En contraste, en el presente estudio se caracterizó una población de dobles haploides en condiciones de sequía con el objetivo de identificar genes o regiones genómicas asociados a la tolerancia a estrés hídrico para que luego puedan ser aplicados en tecnologías de selección por marcadores moleculares. Se identificaron dos regiones cromosómicas que resultaron de gran importancia dado que contenían QTLs con efectos pleiotrópicos y directos sobre las variables PG y RG, además de presentar interacciones significativas con los tratamientos provocando respuestas diferenciales de los alelos dentro de los tratamientos. Para Falconer, 1952 los efectos de las interacciones QTL x AMBIENTE puede limitar o facilitar las respuestas a la selección artificial, pues los QTL puede tener efectos pleiotrópicos sinérgicos, es decir, un QTL con efectos positivos sobre dos o más rasgos, o efectos pleiotrópicos antagónicos, es decir, un QTL con efectos opuestos sobre dos o más rasgos. Además, pueden mostrar efectos condicionalmente neutrales, es decir, un QTL con un efecto significativo sobre un rasgo en un entorno, pero sin efectos en otros entornos.

En la región cromosómica R2B se identificaron dos QTLs, *QRG.pocito-2B* y *QNGE.pocito-2B*, en ambos el alelo responsable de las variaciones fenotípicas es de B2002. El *QRG.pocito-2B* fue reportado previamente en la misma posición y en la misma población de dobles haploides (BP11xB2002) para el carácter longitud de espiga por Pretini et al. (2021) y Pretini et al. (2020). En coincidencia con ambos estudios, el alelo es donado por B2002 y, además, en el presente estudio, este QTL se identificó en dos tratamientos BLUP y BLUP- Regado, es decir en condiciones óptimas de crecimiento al igual que Pretini et al (2021) por lo que sugiere que podría ser un gen candidato para explicar las variaciones (y contribuir al) del RG en esas condiciones. Se destaca que en interacción con los tratamientos el alelo de BP11 en condiciones de estrés hídrico afecta de manera positiva el PG manteniendo valores similares al tratamiento Regado. En contraste, para el RG el alelo de B2002 aumenta los valores fenotípicos en el

tratamiento Regado. Un segundo QTL, no mapeado hasta el momento, que resultó interesante en este estudio fue mapeado en la misma región cromosómica, para la variable NGE (*QNGE.pocito-2B*), que en coincidencia con el anterior es el mismo alelo el que afecta positivamente valores fenotípicos del PG en el tratamiento estrés hídrico cuando se observa interacción QTLxTrat.

Una segunda región cromosómica (R4D) contiene cuatro de los 18 QTLs considerados mayores y estables por identificarse en al menos dos tratamientos y explicar más del 10% de la variabilidad fenotípica del carácter. Todos los QTLs identificados en esta región se mapearon en los tres tratamientos (BLUP, BLUP-R, BLUP- E) a excepción *QPG.pocito-4D* que no se identificó en tratamiento BLUP-R. Se destaca que estos QTLs explican entre el 9 y el 32% la variación fenotípica de los caracteres evaluados. El alelo de B2002 es el responsable de las disminuciones de los valores fenotípicos de los QTLs identificados para le NGE y NG/m², y de los QTL identificados para las variables PG y Alt el alelo que responsable de aumentar sus valores fenotípicos es donado por el parental BP11. Los dos últimos QTL ya se mapearon en trabajos anteriores, Chen et al. (2017) y Li et al. (2018) curiosamente identificaron QTL para el PG y Alt. en coincidencia con los resultados del presente estudio. Ambos QTLs tuvieron efectos directos y pleiotrópicos sinérgicos respectivamente sobre el PG manteniendo los valores fenotípicos en tratamiento de estrés hídrico igual que en tratamiento Regado. En otro estudio con tratamientos por diferentes estreses abióticos, Bennett et al. (2012) identificaron previamente en la misma región dos QTL para las variables rendimiento y spad que se asociaron con un mayor rendimiento en los tratamientos de estrés por calor y sequía.

En este estudio los QTL mapeados para NGE y NG/m² en el cromosoma 4D, ambos resultan ser novedosos, ya que hasta el momento no han sido identificados en estudios previos. Algunos autores como Börner et al. (2002), Gao et al. (2015), Li et al. (2018), Pretini et al. (2021) entre otros, mapearon QTL para estos rasgos en los cromosomas 1B, 3A, 4A, 4B, 5A y 7A, pero ninguno coincide con la región identificada en este estudio QTLs para NGE y NG/m².

Se pudo detectar que los cuatro QTLs identificados en el cromosoma 4D todos tuvieron efectos positivos sobre el PG en condiciones de estrés hídrico. Sin embargo, el *QNG.pocito-4D* se destacó por afectar de manera general a todos los caracteres evaluados y además aumentar el RG un 8.5% (44.76 g/m²) en condiciones de estrés hídrico.

5.7 CONCLUSIÓN

Independientemente de los efectos individuales de los seis QTLs estables y mayores, en todos se identificó efecto positivo del alelo de BIOINTA 2002, aumentando entre un 5.3% y un 11% los valores fenotípicos del carácter NG/m², como consecuencia de un aumento del 8% aproximadamente los valores fenotípicos del carácter NGE. También se identificó un aumento entre el 7% y el 9% de los valores

fenotípicos del PG en el tratamiento estrés hídrico como consecuencia del efecto positivo de alelo de Baguette Premium 11.

Se destaca el *QNG.pocito-4D* como promisorio para detectar genes que aumenten el RG (g/m^2) ya que tuvo efectos positivos general sobre los componentes NGE (+9%) y NE/m^2 (+3.55%) además de efectos positivos sobre el PG (+8.31%) en el tratamiento de estrés hídrico y que en conjunto contribuyeron a un aumento del RG (8.5%) el tratamiento de estrés hídrico sin modificaciones en Regado (Figura 5.6).

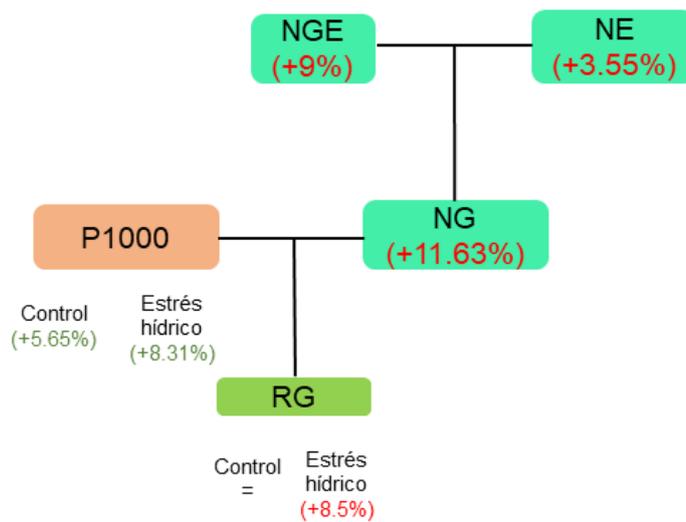


Figura 5.6: Relaciones fisiológicas establecidas entre los componentes que determinan el rendimiento del grano (g/m^2) y efectos principales de QNG.pocito-4D. Los números entre paréntesis indican el porcentaje de aumento por efecto de QNG.pocito-4D, color rojo cuando el alelo responsable del aumento proviene de BIOINTA 2002 y color verde cuando el alelo responsable del aumento proviene de Baguette Premium 11.

CAPITULO 6

Conclusiones finales

6.1 CONCLUSIONES FINALES

La comprensión de las bases genéticas y moleculares del rendimiento y de los caracteres asociados al rendimiento en condiciones de sequía es de gran importancia para el desarrollo de estrategias de selección y mejoramiento. Aunque se han logrado importantes avances, la acumulación de alelos útiles en las variedades cultivadas está lejos de concluirse, más bien existe un interés creciente por buscar alelos y caracteres útiles en el germoplasma disponible e introducirlos en variedades élite (Borrelli et al., 2015).

De acuerdo con los resultados de esta tesis y considerando las hipótesis enunciadas, las cuales proponen que i) Algunos de los índices de tolerancia a la sequía propuestos permiten identificar genotipos con niveles contrastantes de tolerancia, ii) que la población de dobles haploides (resultante del cruce entre Baguette P. 11 –susceptible- y BIOINTA 2002-tolerante), presenta herencia transgresiva para los caracteres evaluados en los diferentes ambientes evaluados , iii) que existen regiones del genoma de trigo que explican significativamente la variación observada de la población para caracteres fisiológicos determinantes del rendimiento (desarrollo, crecimiento, etc.) en condiciones de estrés hídrico se concluye que:

- Los índices de Productividad Media (PM), Índice de tolerancia a la Sequía (ITS) y el de Productividad media geométrica (PMG) son adecuados para identificar genotipos con buena respuesta tanto en condiciones de Regado como en condiciones de estrés hídrico, es decir pertenecientes al Grupo A y además genotipos susceptibles al estrés hídrico (Grupo C).
- En la población de dobles haploides se observó herencia transgresiva en ambos tratamientos de riego para todos los caracteres evaluados, donde entre el 10% (E-2018) y el 65% (E-2019) de las líneas tuvieron mayores rendimientos del grano que el parental B2002 y entre el 7% (E-2019) y el 15% (E-2018) de las líneas tuvieron menores rendimientos del grano que el parental BP11.
- Existe una jerarquía de las plasticidades de los rasgos evaluados que es inversa a la heredabilidad, es decir mientras que observamos que la plasticidad disminuye según el siguiente orden $RG > NE/m^2 > NGE > PG > Alt$, la heredabilidad aumenta el mismo sentido ($RG < NE/m^2 < NGE < PG < Alt$).
- Existe al menos una región cromosómica importantes en la cual se identificaron tres QTLs asociados al Número de granos por espigas, número de granos por m^2 y el PG que aumentan el rendimiento del grano en condiciones de estrés hídrico.

6.2 IMPLICACIONES EN INVESTIGACIONES FUTURAS

Curiosamente, estudios previos han descrito patrones fenológicos contrastantes para B2002 y BP11 para los componentes de rendimiento, FEm, definida como la cantidad de granos producidos por unidad de peso seco (Fischer y Rebetzke 2018), y FE, que es la eficiencia de establecimiento de granos por unidad de peso seco en la antesis (Fischer 1983), con BIOINTA 2002 mostrando valores bajos de FEm y FE, y valores altos de BP11 para estas características (Gonzalez et al. 2011; Terrile et al. 2017). Dada la alta correlación entre NG y FE (Abbate et al. 1998; González et al. 2011), la FE es un rasgo candidato para mejorar el NG. Por lo tanto, se desarrollaron dos poblaciones dobles haploides (DH) basadas en parentales con FE contrastante para una mejor comprensión de la base genética de FE, una de ellas B2002 x BP11 (Pretini et al. 2019). La población de DHs B2002 x BP11 ha tenido éxito en la búsqueda de QTL principales para FE, FEm y componentes de rendimiento adicionales (Pretini et al. 2020; Pretini et al. 2021).

Esta población derivada del cruce de B2002 x BP11 es una valiosa herramienta genética para diseccionar la base genética de las respuestas contrastantes en el rendimiento en sequía y en condiciones óptimas de disponibilidad de agua. Los resultados de esta tesis sugieren que en esta población el rasgo número de granos por m² es el principal componente numérico que explica las variaciones observadas en el rendimiento del grano tanto en ambientes de restricción hídrica como en los de Regado, tal como se menciona en la literatura (Terrille et al., 2017; Garcia et al., 2013; Fischer 2008). Además de la herencia transgresiva observada para el número de granos por m², la heredabilidad de este rasgo resulto intermedia ($H^2=0.63$) e interesante considerando que todos los rasgos se evaluaron en dos tratamientos hídricos contrastantes durante dos años. Adicionalmente la identificación de un QTL para el número de granos por m², no mapeado anteriormente, y que modifica los valores fenotípicos del rendimiento del grano contribuyen significativamente al entendimiento de las bases ecofisiológicas y genéticas de la tolerancia a estrés hídrico en trigo pan, medido como su impacto en el rendimiento.

Dado que los resultados de este estudio sugieren un efecto positivo de QTL sobre el rendimiento del grano en condiciones de déficit hídrico sería interesante continuar con esta línea de investigación. La validación de los QTL identificados utilizando marcadores moleculares en diferentes poblaciones e identificar marcadores asociados al rendimiento del grano y número de granos de trigo sería un avance para los programas de mejoramiento en condiciones de estrés hídrico.

TABLAS SUPLEMENTARIAS

Tabla suplementaria 3.1S: Medias de las variables evaluadas (considerando la interacción ambiente x genotipo) de 10 genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) en los cuatro ambientes. RG/m² rendimiento del grano por unidad de superficie, NE/m² número de espigas por unidad de superficie, NGE número de granos por espiga, NG/m² número de granos por unidad de superficie, PG (g) peso de mil granos, Alt. (cm) altura de la planta de los genotipos afectados por la interacción ambiente x genotipos (AxG).

Tratamiento	Genotipos	R-2017	E-2017	R-2018	E-2018	
Alt. (cm)	BP11	86 HIJKL	61 S	87 FGHIJK	72 KR	
	B9	92 BCDEFG	79 LMNOPQ	93 CDEFGH	83 IJKLM	
	B1005	98 ABC	86 GHIJK	90 DEFGHI	72 PKR	
	B2002	97 ABCD	83 IJKL	86 GHIJK	73 PQR	
	B2004	88 EFGHIJK	82 JKLMN	80 KLMNOP	76 MNOPQ	
	B2001	92 CDEFGH	76 MNOPQR	75 NOPQR	63 S	
	Chajá	94 BCDEF	81 KLMN	94 BCDEF	68 RS	
	Proteo	96 ABCDE	86 GHIJK	80 KLMNOP	76 MNOPQR	
	Pam	102 A	89 EFGHIJ	100 AB	81 KLMNO	
	Granar	89 ABCDE	79 LMNOPQ	95 OPQR	74 EFGHIJ	
	Mean		93	80	88	74
	SD		5.64	8.82	8.26	7.02
	CV (%)		6	11	9	9
BT (g/m²)	BP11	798 KGHIJK	588 O	1256 A	707 JKMN	
	B9	847 CDEF	733 JKLMN	961 BC	814 FGHIJK	
	B1005	729 JKLM	783 FGHIJKL	811 LMNO	683 EFGHIJ	
	B2002	802 FGHIJK	738 JKLM	870 CDEFG	840 DEFGH	
	B2004	927 CD	777 GHIJKL	1020 B	875 CDEF	
	B2001	1032 B	842 DEFGH	919 CDE	830 DEFGHI	
	Chajá	673 LMNO	737 IJKLM	682 MNO	717 KLMN	
	Proteo	842 DEFGH	867 CDEF	669 MNO	863 CDEFG	
	Pam	733 JKLM	615 NO	669 LMNO	1031 B	
	Granar	829 EI	747 HIJKLM	913 CD	798 FGHIJKL	
	Mean		824	741	877	815
	SD		114.57	112.68	208.83	116
	CV (%)		14	15	24	14
RG (g/m²)	BP11	667 DEFG	274 O	755 ABCDE	497 JKLM	
	B9	820 AB	579 GHIJKL	856 A	724 BCDE	
	B1005	577 GHIJK	349 O	627 EFGHIJ	360 NO	
	B2002	713 BCDEF	567 GHIJK	858 A	724 BCDE	
	B2004	843 A	682 CDEFG	850 A	605 GHIJK	
	B2001	791 ABC	591 GHIJK	876 A	418 MNO	
	Chajá	680 CDEFG	550 HIJKL	851 A	652 EFGHI	
	Proteo	650 DEFGH	536 IJKLD	611 FGHIJ	494 KLM	
	Pam	651 DEFGH	472 LMN	692 CDEFG	280 O	
	Granar	752 ABCD	498 JKLM	674 CD	528 IJKLM	
	Mean		715	508	764	521

	SD	94.6	126.43	122.15	150.6
	CV (%)	13	25	16	29
NE/m2	BP11	762 EFGHIJ	814 DEFGHI	851 CDEF	669 IJKLM
	B9	857 DEF	950 CD	560 LM	698 GHIJKLM
	B1005	596 LM	659 JKLM	561 M	543 M
	B2002	706 FGHIJKL	809 DEFGH	776 EFGHIJ	730 EFGHIJKL
	B2004	1240 A	1135 AB	945 CD	890 CDE
	B2001	1018 BC	873 CDE	825 DEFG	637 JKLM
	Chajá	672 JKLM	731 EFGHIJK	866 CDE	625 KLM
	Proteo	927 CD	1006 BC	790 EFGHIJ	815 DEFGH
	Pam	711 FGHIJKL	634 JKLM	685 HIJKLM	382 N
	Granar	861 DEF	815 DEFGH	646 JKLM	819 DEFGH
	Mean	835	844	752	679
	SD	837.5	166	844.85	153
	CV (%)	23	20	21	23
NGE	BP11	37 JKLMNOP	22 T	64 A	49 DEF
	B9	31 PQRS	26 RST	48 CDEFG	36 KLMNOPQ
	B1005	44 EFGHIJK	38 HIJKLMNOP	62 A	59 AB
	B2002	42 GHIJKL	39 GHIJKLM	47 CDEFG	54 BC
	B2004	28 QRST	29 QRST	47 CDEFG	39 HIJKLMNO
	B2001	34 MNOPQ	34 KLMNOP	52 BCD	46 DEFGHI
	Chajá	41 GHIJKLM	40 GHIJKLM	50 BCDE	59 AB
	Proteo	32 OPQRST	25 ST	38 IJKLMNOP	39 HIJKLMN
	Pam	39 GHIJKLMN	35 LMNOPQ	46 DEFGHIJ	49 CDEF
	Granar	43 EFGHIJK	33 NOPQR	54 BC	46 CDEFGH
	Mean	37	33	51	48
	SD	6.5	7.36	8.34	8.96
	CV (%)	17	23	16	19
NG/m2	BP11	28531 EFGHIJ	17703 L	47098 AB	35395 BCDEFG
	B9	33470 DEFGH	23521 JKL	19387 HIJKL	25047 FGHIJKL
	B1005	24448 GHIJKL	25203 FGHIJKL	33071 DEFGH	22136 IJKL
	B2002	29302 EFGHI	32615 EFGH	44526 ABC	42755 ABCD
	B2004	34485 CDEFG	32191 EFGH	47170 A	33727 CDEFGH
	B2001	37117 ABCDE	33217 DEFGH	42991 ABCD	31541 EFGHI
	Chajá	25577 FGHIJKL	30763 EFGHI	43031 ABCD	32472 EFGH
	Proteo	29226 EFGHI	24971 GHIJKL	27889 GHIJKL	31982 EFGH
	Pam	28748 EFGHIJ	22371 IJKL	35648 BCDEF	18422 KL
	Granar	37180 ABCDE	26203 FGHIJKL	37331 ABCDE	47147,94 A
	Mean	30809	26876	37814	32062
	SD	5545	6745	11637	9973
	CV (%)	18	25	31	31
PG (g)	BP11	34.24 EFGHIJK	38.72 CDE	25.47 P	26.83 NOP
	B9	47.59 A	37.23 DEFG	46.93 A	44.32 AB
	B1005	42.77 ABC	36.79 DEFGH	37.76 CDEFG	28.99 LMNOP

B2002	39.4 BCD	36.85 DEFGH	36.38 DEFGHI	27.99 MNOP
B2004	29.71 KLMNOP	32.69 GHIJKLM	33.7 FGHIJKL	26.11 OP
B2001	31.65 IJKLMN	31 JKLMNO	27.93 MNOP	26.66 NOP
Chajá	40.03 BCD	28.56 LMNOP	38.37 CDEF	31.98 HIJKLM
Proteo	35.36 DEFGHIJ	29.95 KLMNOP	33.25 GHIJKL	28.07 MNOP
Pam	35.9 DEFGHIJ	25.69 P	32.89 GHIJKLM	31.16 JKLMN
Granar	38.29 CDEF	27.81 MNOP	32.35 GHIJKLM	27.82 MNOP
Mean	37.46	32.5	34.45	30
SD	5.22	5.68	6.02	6.15
CV (%)	14	17	17	20

Tabla 3.2S: Autovalores del análisis multivariado de componentes principales

Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum
1	10,420	0,870	0,870
2	1,450	0,120	0,990
3	0,060	0,010	0,990
4	0,040	0,003	1,000
5	0,020	0,002	1,000
6	0,010	0,001	1,000
7	0,004	0,000	1,000
8	0,001	0,000	1,000
9	0,000	0,000	1,000
10	0,000	0,000	1,000
11	0,000	0,000	1,000
12	0,000	0,000	1,000

Tabla suplementaria 5.1S: QTL identificado para rendimiento del grano (RG/m²), número de espigas por unidad de superficie (NE/m²), número de granos por espiga (NGE), número de granos por unidad de superficie (NG/m²), peso de mil granos (PG, g), altura de la planta (Alt, cm). Cr. Cromosoma

Carácter	Cr.	Tratamiento	Marcador Pico	Posición	LOD (LR/4.61)	Alelo	Additive (BLUP)	R2	
RG (g/m ²)	1B	BLUP	RAC875_c32874_1101	67,71	2,69	BP11	0,21	0,11	1
		BLUP	RAC875_s109189_188	79,01	1,90	B2002	-0,50	0,12	2
	2B	BLUP-REGADO	RAC875_s109189_188	79,01	2,08	B2002	-17,65	0,08	2
		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Kukri_c80974_619	32,71	5,12	BP11	21,31	0,22	3
	3A	BLUP-REGADO	BS00067940_51	142,71	2,87	BP11	20,92	0,10	4
		BLUP-REGADO	Kukri_c51666_401	177,81	2,99	B2002	-19,25	0,11	5
	4B	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	BS00009274_51	152,20	3,64	B2002			6
	5D	BLUP	IAAV8572	46,01	3,83	B2002	-0,24	0,19	7
		BLUP-REGADO	IAAV8572	48,11	5,10	B2002	-26,27	0,20	7
	NE/m ²	1B	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	IAAV6133	224,31	2,91	B2002	-0,23	0,10
BLUP-REGADO			BS00041585_51	28,61	4,24	BP11	0,18	0,19	2
2D		BLUP	Tdurum_contig17626_210	54,51	3,43	BP11	0,18	0,24	3
		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	BS00046046_51	100,81	4,04	BP11	0,31	0,15	4
6A		BLUP-REGADO	BS00062757_51	140,91	2,67	B2002	-0,14	0,13	5
		BLUP	BS00062757_51	141,91	7,04	B2002	-0,25	0,33	5
NGE	2B	BLUP-REGADO	Excalibur_c11125_152_5	84,81	5,19	B2002	-0,03	0,16	1
		BLUP	Excalibur_c11125_152_5	86,11	3,22	B2002	-0,43	0,10	1
	2B	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	RAC875_c22463_494	106,31	5,41	B2002	-0,05	0,21	2
		BLUP-REGADO	BS00011236_51	127,51	2,89	BP11	0,02	0,07	3
	4D	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Excalibur_rep_c108030_260	0,01	2,55	B2002	-0,03	0,09	4
		BLUP	Excalibur_rep_c108030_260	1,01	5,03	B2002	-0,57	0,18	4
	4D	BLUP-REGADO	Excalibur_rep_c108030_260	3,61	6,56	B2002	-0,04	0,22	4
		BLUP-REGADO	Kukri_rep_c102608_59_9	98,81	5,97	B2002	-0,03	0,20	5
	5A	BLUP	Kukri_rep_c102608_59_9	102,81	3,42	B2002	-0,44	0,13	5

		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Kukri_rep_c102608_59 9	106,51	4,51	B2002	-0,04	0,18	5	
	5B	BLUP- REGADO	BS00070507_51	16,41	3,08	BP11	0,02	0,09	6	
	7B	BLUP- REGADO	Tdurum_contig66398_ 976	23,81	3,08	BP11	0,03	0,17	7	
NG/m ²	1A	BLUP	BobWhite_c22134_398	42,61	3,74	BP11	16,96	0,12	1	
		BLUP- REGADO	BobWhite_c22134_398	42,61	2,92	BP11	16,77	0,10	1	
	1B	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Excalibur_c21898_142 3	0,01	2,61	BP11	14,89	0,09	2	
	4D	BLUP- REGADO	wsnp_Ex_c42133_4879 4975	3,61	7,86	B2002	-31,22	0,33	3	
		BLUP	wsnp_Ex_c42133_4879 4975	5,61	8,36	B2002	-26,38	0,32	3	
		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	wsnp_Ex_c42133_4879 4975	5,81	5,12	B2002	-22,80	0,18	3	
	7B	BLUP- REGADO	RAC875_c27939_335	52,11	4,18	BP11	20,32	0,15	4	
	7D	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	tplb0024a09_2369	37,31	2,51	B2002	-25,95	0,28	5	
		BLUP	tplb0024a09_2369	38,31	3,89	B2002	-24,20	0,29	5	
			BLUP- REGADO	tplb0024a09_2369	42,31	2,76	B2002	-21,55	0,18	5
	PG (g)	2B	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Ex_c525_1401	0,01	3,01	B2002	-0,33	0,10	1
			BLUP-ESTRÉS HIDRICO	BS00070104_51	99,41	2,94	BP11	0,33	0,09	2
3B		BLUP- REGADO	IAAV211	86,11	4,90	BP11	0,37	0,16	3	
3D		BLUP- REGADO	Ex_c12557_401	73,81	3,45	B2002	-0,54	0,30	4	
		BLUP	Ex_c12557_401	86,51	2,55	B2002	-0,48	0,11	4	
4D		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	BS00036421_51	1,41	6,54	BP11	0,51	0,24	5	
		BLUP_PG	BS00036421_51	6,81	3,30	BP11	0,56	0,15	5	
5B		BLUP_PG	RAC875_c60758_623	70,31	2,70	B2002	-0,56	0,14	6	
5D		BLUP- REGADO	IAAV2323	52,91	2,81	B2002	-0,29	0,09	7	
6A		BLUP-ESTRÉS HIDRICO	IAAV7168	100,01	3,67	B2002	-0,43	0,13	8	
		BLUP	IAAV7168	113,31	4,59	B2002	-0,79	0,26	8	
Alt (cm)		3D	BLUP	GENE.1919_120	27,11	6,20	BP11	0,50	0,18	1
	BLUP-ESTRÉS HIDRICO		GENE.1919_120	27,11	4,21	BP11	0,89	0,13	1	
	BLUP- REGADO		GENE.1919_120	32,81	4,39	BP11	1,08	0,15	1	
	4A	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Kukri_c50736_53	87,21	3,63	B2002	-0,75	0,09	2	

	BLUP	Kukri_c50736_53	90,61	3,42	B2002	-0,33	0,07	2
		w SNP_ Ex_ rep_ c107564						
	BLUP	_91144523	0,01	7,16	BP11	0,55	0,21	3
4D	BLUP- REGADO	w SNP_ Ex_ rep_ c107564						
		_91144523	0,01	4,31	BP11	1,05	0,14	3
	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	w SNP_ Ex_ rep_ c107564						
		_91144523	0,01	5,66	BP11	1,08	0,18	3
5A	BLUP	BobWhite_c13238_386	51,41	6,58	B2002	-0,54	0,19	4
	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	BobWhite_c13238_386	51,41	6,37	B2002	-1,21	0,22	4
	BLUP- REGADO	Excalibur_s111897_126	29,41	2,95	BP11	0,82	0,09	5
6B	BLUP	Excalibur_s111897_126	41,31	3,71	BP11	0,38	0,10	5
	BLUP-ESTRÉS HIDRICO	Excalibur_s111897_126	41,31	3,17	BP11	0,78	0,09	5
6D	BLUP	Excalibur_s114066_247	44,81	2,59	B2002	-0,59	0,25	6
	BLUP	BobWhite_c3541_152	57,21	3,17	B2002	-0,37	0,10	7
7B	BLUP- REGADO	BobWhite_c3541_152	59,21	6,33	B2002	-1,45	0,28	7

Tabla suplementaria 5.2S: resultado de análisis ANAVA e interacciones entre los QTL identificados y los tratamientos hídricos para cada carácter evaluado. NE/m2 número de espigas por unidad de superficie, NG/m2 número de granos por unidad de superficie, PG peso de mil granos (g), NGE número de granos por espiga, RG (g/m2) rendimiento del grano por unidad de superficie, Alt altura de la planta (cm), Ant. estadio fenológico de antesis, Trat. tratamiento. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05).

QTL	Marcador pico	Alelo	NE/m2	P-valor	NG/m2	P-valor	PG	P-valor	NGE	P-valor	RG	P-valor	Alt.	P-valor	Ant.	P-valor
<i>QRG-pocito-2B</i>	RAC875_s109189_188	A (BP11)	6823 a	0,222	29244 b	0,0051	31,79 a	0,0063	42 a	<0,0001	693 a	0,0416	963 a	0,0873	128 a	0,4387
		B (B2002)	671 a		31274 a		30,85 b		46 b		729 b		93,63 a		128 a	
	Reducción (uni.de variable)	-	2029	-	3,85	-	-	-	-							
	Reducción (%)	-	6,48	-	8,37	-	-	-	-							
	RAC875_s109189_188 X Trat.	A-Regado	723 a	0,6377	32167 a	0,6224	32,58 a	0,0138	44 a	0,6712	798 b	0,014	102 a	0,4094	128 a	0,9996
		B-Regado	714 a		34369 a		32,23 a		49 a		843 a		98 a		128 a	
		A-Estrés	602 a		23399 a		30,19 a		39 a		483 c		86 a		128 a	
		B-Estrés	585 a		25082 a		28,09 b		43 a		502 c		84 a		128 a	
	Reducción en Regado (uni. de variable)	-	-	-	-	45	-	-	-							
	Reducción en Estrés (uni. de variable)	-	-	-	2,1	-	-	-	-							
Reducción Regado (%)	-	-	-	-	5,31	-	-	-								
Reducción Estrés (%)	-	-	-	7	-	-	-	-								
<i>QRG-pocito-5D</i>	IAAV8572	A (BP11)	671 b	0,1133	29451 a	0,0221	30,71 b	0,0052	44 a	0,4874	678 b	0,0004	96,34 a	0,0469	128,17 a	0,4785
		B (B2002)	686 a		30844 a		32,18 a		44 a		743 a		93,86 a		127,91 a	
	Reducción (uni.de variable)	-	-	-	-	-	-	-	-							
	Reducción (%)	-	-	-	-	-	-	-	-							
	IAAV8572 X Trat.	A-Regado	713 a	0,6649	32614 a	0,4885	31,56 b	0,0318	45 a	0,6136	776 b	0,0018	101 a	0,4053	128 a	0,9995
		B-Regado	727 a		33646 a		33,45 a		45 a		864 a		99 a		128 a	
		A-Estrés	586 a		23125 a		29,03 b		40 a		481 c		87 a		128 a	
		B-Estrés	606 a		25246 a		29,63 b		41 a		502 c		83 a		128 a	
	Reducción en Regado (uni. de variable)	-	-	1,89	-	88	-	-	-							
	Reducción en Estrés (uni. de variable)	-	-	-	-	-	-	-	-							
Reducción Regado (%)	-	-	-	-	10,15	-	-	-								
Reducción Estrés (%)	-	-	-	5,65	-	-	-	-								
<i>QN E.p acil</i>	Tdurum_contig17626_210	A (BP11)	700 a	0,0011	30211 a	0,2557	31,36 a	0,9545	43 a	0,3688	707 a	0,8855	95 a	0,7097	128 a	0,1471

		B (B2002)	668 b		29909 a		31,49 a		44 a		707 a		95 a		128 a		
	Reducción (uni.de variable)		32		-		-		-		-		-		-		
	Reducción (%)		4,6		-		-		-		-		-		-		
	Tdurum_contig17626_210 X Trat	A-Regado	734 a		32386 a		32,59 a-b		44 a		813 a		101 a		128 a		
		B-Regado	713 a	0,2161	33213 a	0,0579	32,26 a	0,0819	46 a	0,4012	819 a	0,0153	100 a	0,4043	128 a	0,7726	
		A-Estrés	634 a		25862 a		29,55 a-b		40 a		496 b		85 a		128 a		
		B-Estrés	578 a		23300 a		29,29 b		40 a		485 b		84 a		128 a		
	Variación en Regado (uni. de variable)		-		-		-		-		6		-		-		
	Variación en Estrés (uni. de variable)		-		-		-		-		11		-		-		
	Variación Regado (%)		-		-		-		-		0,75		-		-		
	Variación Estrés (%)		-		-		-		-		2,26		-		-		
QNE.pocito-6A	BS00062757_51	A (BP11)	660 b	0,0004	29158 a	0,0227	31,26 a	0,7643	44 a	0,9914	705,56 a	0,4341	97 a	0,1072	128 a	0,9199	
		B (B2002)	690 a		30738 a		31,48 a		43 a		709,94 a		94 a		128 a		
		Reducción (uni.de variable)	30		-		-		-		-		-		-		
		Reducción (%)	4,45		-		-		-		-		-		-		
		BS00062757_51 X Trat	A-Regado	709 a		32169 a		32,21 a-b		45 a		824 a		103 a		128 a	
			B-Regado	730 a	0,1387	33723 a	0,6672	32,59 a	0,0841	46 a	0,5322	812 a	0,0063	99 a	0,2082	128 a	0,9712
			A-Estrés	583 a		24769 a		29,36 b		41 a		469 b		85 a		128 a	
			B-Estrés	609 a		23137 a		29,27 b		40 a		506 b		85 a		129 a	
		Reducción en Regado (uni. de variable)	-		-		-		-		12		-		-		
		Reducción en Estrés (uni. de variable)	-		-		-		-		37		-		-		
	Reducción Regado (%)	-		-		-		-		1,33		-		-			
	Reducción Estrés (%)	-		-		-		-		7,22		-		-			
QNGE.pocito-2B	Excalibur_c11125_1525	A (BP11)	683 a	0,1504	29515 b	0,0250	31,84 a	0,0011	42 b	<0,0001	698 a	0,1058	96 a	0,1348	128 a	0,0699	
		B (B2002)	669 a		31188 a		30,56 b		46 a		727 a		94 a		128 a		
		Variación (uni.de variable)	-		1673		-		3,93		-		-		-		
		Variación (%)	-		5,36		-		8,48		-		-		-		
	Excalibur_c11125_1525 X Trat.	A-Regado	723 a	0,6021	32471 a	0,6500	32,71 a	0,0280	44 a	0,6835	805 a	0,0177	101 a	0,4878	128 a	0,9040	

		B-Regado	713 a		34257 a		31,91 a		48 a		838 a		99 a		129 a	
		A-Estrés	603 a		23603 a		30,08 a		39 a		484 b		86 a		128 a	
		B-Estrés	581 a		25050 a		27,86 b		43 a		504 b		84 a		128 a	
		Variación en Regado (uni. de variable)	-		-		-		-		-		-		-	
		Variación en Estrés (uni. de variable)	-		-		2,22		-		-		-		-	
		Variación Regado (%)	-		-		-		-		-		-		-	
		Variación Estrés (%)	-		-		7,38		-		-		-		-	
QNGE.pocito-4D	Excalibur_rep_c108030_260	A (BP11)	670 a	0,0502	28502 b	<0,0001	32,24 a	<0,0001	42 b	<0,0001	701 a	0,1594	98 a	<0,0001	128 a	0,5335
		B (B2002)	688 a		32052 a		30,36 b		46 a		717 a		92 b		128 a	
		Variación (uni.de variable)	-		3550		-		4		-		6		-	
		Variación (%)	-		11		-		7,40		-		6		-	
	Excalibur_rep_c108030_260 X Trat	A-Regado	713 a		31474 a		32,15 a		44 a		815 a		103 a		128 a	
		B-Regado	727 a	0,5919	35077 a	0,6627	31,56 a	0,0509	48 a	0,5287	819 a	0,0089	97 a	0,4429	128 a	0,9858
		A-Estrés	683 a		22560 a		30,41 a		39 a		514 b		87 a		128 a	
		B-Estrés	610 a		26006 a		29,95 b		42 a		572 b		82 a		128 a	
		Variación en Regado (uni. de variable)	-		-		-		-		-		-		-	
		Variación en Estrés (uni. de variable)	-		-		0,46		-		-		-		-	
	Variación Regado (%)	-		-		-		-		-		-		-		
	Variación Estrés (%)	-		-		1,15		-		-		-		-		
QNGE.pocito-5A	Kukri_rep_c102608_599	A (BP11)	679 a	0,9143	29004 b	0,0036	31,77 a	0,0969	42,16 b	0,0001	708 a	0,9470	96 a	0,1331	128	0,4338
		B (B2002)	677 a		31042 a		31,06 a		45,14 a		708 a		94 a		128	
		Variación (uni.de variable)	-		2038		-		2,98		-		-		-	
		Variación (%)	-		6,56		-		6,60%		-		-		-	
	Kukri_rep_c102608_599 X Trat.	A-Regado	721 a		31956 a		32,78 a		43,75 a		818 a		102 a		128 a	
		B-Regado	718 a	0,6813	34075 a	0,6577	32,14 a-b	0,0920	47,01 a	0,5905	816 a	0,0189	99 a	0,4886	128 a	0,9191
		A-Estrés	595 a		23111 a		29,76 b-c		38,97 a		488 b		86 a		128 a	
	B-Estrés	595 a		24977 a		28,91 c		41,4 a		493 b		84 a		128 a		

		B (B2002)	692 a		31277 a		31,14 a		45 a		726 a		97 a		128	
	Reducción (uni.de variable)		23		1939		-						-		-	
	Reducción (%)		3,30		6.6		-						-		-	
	tplb0024a09_2369 X Trat.	A-Regado	709 a		32233 a		32,64 a		45 a		804 a		99 a		128 a	
		B-Regado	737 a	0,5382	34429 a	0,5735	32,12 a-b	0,0899	46 a	0,5672	837 a	0,0179	102 a	0,3056	128 a	0,746
		A-Estrés	590 a		23550 a		29,39 b		40 a		482 b		85 a		128 a	
		B-Estrés	603 a		24973 a		29,19 b		41 a		504 b		85 a		128 a	
	Reducción en Regado (uni. de variable)		-		-		-		-		-		-		-	
	Reducción en Estrés (uni. de variable)		-		-		-		-		-		-		-	
	Reducción Regado (%)		-		-		-		-		-		-		-	
	Reducción Estrés (%)		-		-		-		-		-		-		-	
QPG.pocito-3D	Ex_c12557_401	A (BP11)	674 a	0,7569	30852 a	0,0500	30,15 b	<0,0001	45 a	0,0320	694 b	0,3416	95 a	0,9571	128 a	0,7064
		B (B2002)	681 a		29612 a		32,19 a		43 b		717 a		95 a		128 a	
	Variación (uni.de variable)		-		-		2,04		2		-		-		-	
	Variación (%)		-		-		6,33		3,48		-		-		-	
	Ex_c12557_401 X Trat.	A-Regado	7110 a		33678 a		31,11 b		46 a		793 a		101 a		128 a	
		B-Regado	725 a	0,4163	32716 a	0,5604	33,29 a	0,0764	45 a	0,6875	833 a	0,0060	99 a	0,2293	128 a	0,9961
		A-Estrés	600 a		25200 a		28,24 b		41 a		496 b		86 a		128 a	
		B-Estrés	592 a		23404 a		29,99 b		40 a		487 b		84 a		128 a	
	Variación en Regado (uni. de variable)		-		-		-		-		-		-		-	
	Variación en Estrés (uni. de variable)		-		-		-		-		-		-		-	
Variación Regado (%)		-		-		-		-		-		-		-		
Variación Estrés (%)		-		-		-		-		-		-		-		
QPG.pocito-4D	BS00036421_51	A (BP11)	671 a	0,1108	28505 b	<0,0001	32,21 a	<0,0001	42 b	<0,0001	695 a	0,0358	98 a	<0,0001	128 a	0,0717
		B (B2002)	687 a		32167 a		30,32 b		46 a		727 a		91 b		128 a	
	Variación (uni.de variable)		-		3661		-		4		-		7		-	
	Variación (%)		-		11,38		-		8,15		-		7,61		-	
	BS00036421_51 X Trat.	A-Regado	712 a	0,6879	31265 a	0,6304	33,05 a	0,0219	44 a	0,6841	805 a	0,0105	104 a	0,4734	128 a	0,9979
	B-Regado	729 a		35078 a		31,63 a		48 a		832 a		96 a		128 a		

		A-Estrés	588 a		22386 a		30,54 a	39 a		474 b	88 a	128 a					
		B-Estrés	605 a		26344 a		27,70 b	42 a		513 b	81 a	128 a					
		Variación en Regado (uni. de variable)	-		-			-			-	-					
		Variación en Estrés (uni. de variable)	-		-		2,84	-			-	-					
		Variación Regado (%)	-		-			-			-	-					
		Variación Estrés (%)	-		-		9,29	-			-	-					
<i>QFC-pocito-6A</i>	IAAV7168	A (BP11)	681 a	0,136	30908 a	0,0124	30,02 b	<0,0001	45 a	0,0329	711 a	0,4374	92 b	0,0002	128 a	0,1959	
		B (B2002)	676 a		29510 a		32,38 a		43 a		706 a		97 a		128 b		
		Variación (uni.de variable)	-		-		2,36		2		-		5		-		
		Variación (%)	-		-		7,28		3,29		-		5,64		-		
		IAAV7168 X Trat.	A-Regado	711 a		33517 a		31,18 b		46 a		812 a		97 a		128 a	
			B-Regado	725 a	0,0125	32784 a	0,2350	33,34 a	0,0625	45 a	0,6333	821 a	0,0079	103 a	0,3661	128 a	0,9938
			A-Estrés	621 a		25688 a		27,71 c		41 a		510 b		87 a		128 a	
			B-Estrés	576 a		22960 a		30,47 b		39 a		477 b		82 a		128 a	
			Variación en Regado (uni. de variable)	-		-		2,13		-		-		-		-	
			Variación en Estrés (uni. de variable)	-		-		2,76		-		-		-		-	
		Variación Regado (%)	-		-		3,47		-		-		-		-		
		Variación Estrés (%)	-		-		9,05		-		-		-		-		
<i>QAl-pocito-3D</i>	GENE.1919_120	A (BP11)	672 a	0,1128	29394 a	0,0554	32 a	0,0163	43 a	0,0641	702 a	0,4005	99 a	<0,0001	129 b	0,0332	
		B (B2002)	683 a		30706 a		31 b		45 a		714 a		92 b		128 a		
		Variación (uni.de variable)	-		-		1		-		-		7		1		
		Variación (%)	-		-		3,37		-		-		7,21		0,59		
		GENE.1919_120 X Trat.	A-Regado	718 a		32398 a		33 a		45 a		812 a		105 a		128 a	
			B-Regado	720 a	0,2477	33693 a	0,6679	32 a-b	0,0927	46 a	0,5134	821 a	0,0186	97 a	0,3540	128 a	0,9987
			A-Estrés	578 a		23384 a		30 b-c		40 a		481 b		88 a		127 a	
		B-Estrés	610 a		24732 a		29 c		41 a		499 b		82 a		128 a		
		Variación en Regado (uni. de variable)	-		-		-		-		-		-		-		
		Variación en Estrés (uni. de variable)	-		-		-		-		-		-		-		

		Variación (uni.de variable)	-	-	-	-	-	-	6	-
		Variación (%)	-	-	-	-	-	-	6,1	-
	BobWhite_c13238_386 X Trat.	A-Regado	723 a	33878 a	32,82 a	46 a	817 a	103 a	128 a	
		B-Regado	716 a	32329 a	32,06 a-b	45 a	817 a	97 a	128 a	
		A-Estrés	602 a	24439,23 a	29,14 b	40 a	492 a	81 a	128 a	
		B-Estrés	588 a	23783,66 a	29,47 b	41 a	490 a	88 a	128 a	
		Variación en Regado (uni. de variable)	-	-	-	-	-	-	-	
		Variación en Estrés (uni. de variable)	-	-	-	-	-	-	-	
		Variación Regado (%)	-	-	-	-	-	-	-	
		Variación Estrés (%)	-	-	-	-	-	-	-	
<i>QAlt.pocito-6B</i>	Excalibur_s111897_126	A (BP11)	681 a	29861 a	31,82 a	43 b	701 a	97 a	127 b	
		B (B2002)	675 a	30340 a	30,96 a	44 a	715 a	93 b	129 a	
			Variación (uni.de variable)	-	-	-	1	-	4	
			Variación (%)	-	-	-	3,32	-	3,45	
	Excalibur_s111897_126 X Trat.	A-Regado	726 a	33140 a	32,95 a	45 a	811 a	102 a	127 a	
		B-Regado	712 a	33043 a	31,91 a-b	46 a	823 a	99 a	129 a	
		A-Estrés	590 a	23304 a	29,55 b	39 a	482 b	86 a	127 a	
		B-Estrés	601 a	24933 a	29,06 b	42 a	499 b	83 a	129 a	
			Variación en Regado (uni. de variable)	-	-	-	-	-	-	
			Variación en Estrés (uni. de variable)	-	-	-	-	-	-	
		Variación Regado (%)	-	-	-	-	-	-		
		Variación Estrés (%)	-	-	-	-	-	-		
<i>QAlt.pocito-7B</i>	BobWhite_c3541_152	A (BP11)	683 a	30832 a	31,49 a	44 a	720 a	92 b	128 a	
		B (B2002)	673 a	29424 a	31,3 a	43 a	697 a	98 a	128 a	
			Variación (uni.de variable)	-	-	-	-	6	-	
			Variación (%)	-	-	-	-	2,26	-	
	BobWhite_c3541_152 X Trat.	A-Regado	725 a	34015 a	32,51 a	46 a	830 a	97 a	128 a	
		B-Regado	714 a	32246 a	32,36 a-b	45 a	805 a	104 a	128 a	
A-Estrés		598 a	24464 a	29,43 b-c	41 a	501 b	83 a	128 a		

	B-Estrés	592 a	23779 a	29,19 c	40 a	481 b	86 a	128 a
Variación en Regado (uni. de variable)		-	-	-	-	25	-	-
Variación en Estrés (uni. de variable)		-	-	-	-	19,19	-	-
Variación Regado (%)		-	-	-	-	3,03	-	-
Variación Estrés (%)		-	-	-	-	3,83	-	-

BIBLIOGRAFÍA

- Abbate, P. (2017) Bases ecofisiológicas del manejo del cultivo de trigo en la región pampeana. En libro: Manual del Cultivo de Trigo (pp.33-52) Capítulo: 3. Primera edición.
- Abbate, P. (2023) Pérdida de rendimiento de trigo por departamento y partido en la campaña 2022-23. Informe Técnico. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/15211>.
- Abbate, P., Andrade, F., & Culot, J. (1995). The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 124(3), 351-360. doi:10.1017/S0021859600073317.
- Abbate, P. E., Andrade, F. H., Lazaro, L., Bariffi, J. H., Berardocco, H. G., Inza, V. H., & Marturano, F. (1998) Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop Science*, 38(5), 1203-1209.
- Abbate P., Cardós M., Campaña L. (2017) El trigo, su difusión, importancia como alimento y consumo. pp. 7-21.
- Abeledo L.G., Alvarez Prado S., Puhl L.E., Zhou Y., Costa J.M., Miralles D.J. (2019) Phenotypic and genetic analysis to identify secondary physiological traits for improving grain yield in wheat considering anthesis time variability. *Euphytica* 215:1-18.
- Acevedo, E. (1991) Morphophysiological traits of adaptation of cereals to Mediterranean environments. En E. Acevedo, E. Fereres, C. Giménez & J.P. Srivastava, eds. *Improvement and Management of Winter Cereals under Temperature, Drought and Salinity Stress. Proc. ICARDA-INIA Symp.*, Cordoba, Spain, 26-29 Oct. 1987, p. 85-96.
- Acevedo, E., Silva, P., & Silva, H. (2002). Wheat growth and physiology. Bread wheat, improvement and production, 30, 39-70.
- Acreche M. M. y Slafer G. A. (2011) Lodging yield penalties as affected by breeding in Mediterranean wheats. *Field Crops Research*, 122(1), 40-48. DOI:10.1016/j.fcr.2011.02.004
- Allison J., Daynard T. (1976) Effect of photoperiod on development and number of spikelets of a temperate and some low-latitude wheats. *Annals of Applied Biology* 83:93-102.
- Appels R., Eversole K., Stein N., Feuillet C., Keller B., Rogers J., Pozniak C.J., Choulet F., Distelfeld A., Poland J., Ronen G., Sharpe A.G., Barad O., Baruch K., Keeble-Gagnère G., Mascher M., Ben-Zvi G., Josselin A.-A., Himmelbach A., Balfourier F., Gutierrez-Gonzalez J., Hayden M., Koh C., Muehlbauer G., Pasam R.K., Paux E., Rigault P., Tibbits J., Tiwari V., Spannagl M., Lang D., Gundlach H., Haberer G., Mayer K.F.X., Ormanbekova D., Prade V., Šimková H., Wicker T., Swarbreck D., Rimbart H., Felder M., Guilhot N., Kaithakottil G., Keilwagen J., Leroy P., Lux T., Twardziok S., Venturini L., Juhász A., Abrouk M., Fischer I., Uauy C., Borrill P., Ramirez-Gonzalez R.H., Arnaud D., Chalabi S., Chalhoub B., Cory A., Datla R., Davey M.W., Jacobs J., Robinson S.J., Steuernagel B., van Ex F., Wulff B.B.H., Benhamed M., Bendahmane A., Concia L., Latrasse D., Bartoš J., Bellec A., Berges H., Doležel J., Frenkel Z., Gill B., Korol A., Letellier T., Olsen O.-A., Singh K., Valárik M., van der Vossen E., Vautrin S., Weining S., Fahima T., Glikson V., Raats D., Číhalíková J., Toegelová H., Vrána J., Sourdille P., Darrier B., Barabaschi D., Cattivelli L., Hernandez P., Galvez S., Budak H., Jones J.D.G., Witek K., Yu G., Small I., *et al.* (2018) Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science* 361:eaar7191. DOI: doi:10.1126/science.aar7191.
- Ashraf A., El-Mohsen A., Abd El-Shafi M., Gheith E., Suleiman H. (2015) Using different statistical procedures for evaluating drought tolerance indices of bread wheat genotypes. *Advance in Agriculture and Biology* 4:19-30. DOI: <https://doi.org/10.15192/PSCP.AAB.2015.4.1.1930>.
- Ashraf M., Athar H., Harris P., Kwon T. (2008) Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Advances in agronomy* 97:45-110.
- Babelis, G. C., Vita Serman A. F., Sierra E. M. (2013) Adaptación agroclimática del olivo y otras especies frutales en el Valle del Tulum. 1ª ed. - Buenos Aires: Consejo Federal de Inversiones.
- Bailey-Serres J., Parker J.E., Ainsworth E.A., Oldroyd G.E.D., Schroeder J.I. (2019) Genetic strategies for improving crop yields. *Nature* 575:109-118. DOI: 10.1038/s41586-019-1679-0.

- Bainotti C.; Frascina J.; Salines J.H.; Nisi J.E.; Dubcovsky J.; Lewis S.M, Bullrich L., Vanzetti L., Cuniberti M., Campos P, Formica M.B., Masiero B, Alberione D. y Helguera M. (2009). Registration of 'BIOINTA 2004' Wheat. *Journal of Plant Registrations*, 3(2), 165-169. <http://dx.doi.org/10.3198/jpr2008.12.0713crc> Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/1cn671m6>
- Bainotti C.T., Lewis S., Campos P., Alberione E., Salines N., Gomez D., Frascina J., Salines J., Formica M.B., Donaire G. (2017) MS INTA 416: A new Argentinean wheat cultivar carrying Fhb1 and Lr47 resistance genes. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 17:280-286.
- Bálint A., Kovács G., Sutka J. (2000) Origin and taxonomy of wheat in the light of recent research. *Acta Agronomica Hungarica* 48:301-313.
- Bennett D., Reynolds M., Mullan D., Izanloo A., Kuchel H., Langridge P., Schnurbusch T. (2012) Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments. *Theoretical and Applied genetics* 125:1473-1485.
- Börner A., Schumann E., Fürste A., Cöster H., Leithold B., Röder M., Weber W. (2002) Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied genetics* 105:921-936.
- Borrelli, G. M., Orrù, L., De Vita, P., Barabaschi, D., Mastrangelo, A. M., & Cattivelli, L. (2015). Integrated views in plant breeding: from the perspective of biotechnology. In *Crop Physiology* (pp. 467-486). Academic Press.
- Bousslama M., Schapaugh Jr W. (1984) Smtress tolerance in soybeans. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance 1. *Crop science* 24:933-937.
- Broman K.W., Wu H., Sen S., Churchill G.A. (2003) R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *bioinformatics* 19:889-890.
- Cantarero M., Abbate P. y Balzarini M. (2016). Effect of Water Stress during the Spike Growth Period on Wheat Yield in Contrasting Weather. *International Journal of Environmental and Agriculture Research*.
- Cantoni M. (2006) La memoria del trigo en el texto cultural andino.
- Calderini D., Reynolds M., Slafer G. (1999) Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*. 351-377.
- Chen D., Wu X.-y., Kuo W., Zhang J.-p., Liu W.-h., Yang X.-m., Li X.-q., Lu Y.-q., Li L.-h. (2017) Novel and favorable genomic regions for spike related traits in a wheat germplasm Pubing 3504 with high grain number per spike under varying environments. *Journal of integrative agriculture* 16:2386-2401.
- Curin, F., Otegui, M. E., y Gonzalez, F. G. (2021). Wheat yield progress and stability during the last five decades in Argentina. *Field Crops Research*, 269, 108183.
- Departamento Hidráulica. (2007). Relevamiento agrícola en la provincia de San Juan, ciclo 2006- 2007. San Juan: Gobierno de la Provincia de San Juan.
- Demichelis M., Vanzetti L.S., Crescente J.M., Nisi M.M., Pflüger L., Bainotti C.T., Cuniberti M.B., Mir L.R., Helguera M. (2019) Significant effects in bread-making quality associated with the gene cluster Glu-D3/Gli-D1 from the bread wheat cultivar Prointa Guazú. *Cereal Research Communications* 47:111-122. DOI: 10.1556/0806.46.2018.055.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2020) InfoStat versión 2020, Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dreccer M.F., Chapman S.C., Rattey A.R., Neal J., Song Y., Christopher J.T., Reynolds M. (2013) Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: can we dissect them? *Journal of experimental botany* 64:143-160.

- Dreccer M.F., van Herwaarden A.F., Chapman S.C. (2009) Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research* 112:43-54.
- Edmeades G., McMaster G., White J., Campos H. (2004) Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Research* 90:5-18.
- El Baidouri M., Murat F., Veyssiere M., Molinier M., Flores R., Burlot L., Alaux M., Quesneville H., Pont C., Salse J. (2017) Reconciling the evolutionary origin of bread wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytologist* 213:1477-1486.
- Escolar D., Saldi L. (2013) Canales fantasmas en el " desierto huarpe": Riego legal, discursos ecológicos y apropiación del agua en Cuyo, Argentina, siglos XIX-XX.
- Engledow, F. L. y S. M. Wadham (1923) "Investigations on Yield in the Cereals. I." *The Journal of Agricultural Science* 13(4): 390–439. doi: 10.1017/S0021859600003828.
- Faiz M.A., Zhang Y., Zhang X., Ma N., Aryal S.K., Ha T.T.V., Baig F., Naz F. (2022) A composite drought index developed for detecting large-scale drought characteristics. *Journal of Hydrology* 605:127308.
- Falconer D.S. (1952) The problem of environment and selection. *The American Naturalist* 86:293-298.
- FAO. (2016) Estado Mundial del Recurso Suelo (EMRS) – Resumen Técnico. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura y Grupo Técnico Intergubernamental del Suelo, Roma, Italia.
- Falconer D, Mackay T. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Ed. New York: Longman.
- FAO. (2016) "Database on Arable Land." 13 September. <http://data.worldbank.org/indicator/AG.LND.ARBL.HA.PC?end=2013&start=1961&view=chart>
- FAO. (2020) El estado mundial de la agricultura y la alimentación 2020. Superar los desafíos relacionados con el agua en la agricultura:236 p.
- FAO F., OMS, PMA y UNICEF. (2022) Versión resumida de El estado de la seguridad alimentaria y la nutrición en el mundo 2022. Adaptación de las políticas alimentarias y agrícolas para hacer las dietas saludables más asequibles:40. DOI: <https://doi.org/10.4060/cc0640es>.
- Fernandez G.C. (1992) Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance, *Proceeding of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Temperature and Water Stress*, Aug. 13-16, Shanhua, Taiwan. pp. 257-270.
- Fernández M.A. (2013) Estrés hídrico: sus efectos sobre el rendimiento de grano y la eficiencia de uso del agua de trigo pan (*Triticum aestivum* L.), trigo fideos (*Triticum durum* Desf.) y triticale (X *Triticosecale*, Wittmack). *Semiárida* 23.
- Fischer R. (2008) The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105:15-21.
- Fischer R. (1973) Effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat, *Plant Response to Climatic Factors Proceedings of the uppsala Symposium*.
- Fischer R. (1975) Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading 1. *Crop science* 15:607-613.
- Fischer R. (1983) *Wehat*. Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments. Los Banos, Phillipines: International Rice Research Institute. pp 129-155.
- Fischer R. (1985) Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science* 105:447-461.
- Fischer R. (2011) Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science* 62:95-114.
- Fischer, R., Lindt, J., & Glave, A. (1977). Irrigation of Dwarf Wheats in the Yaqui Valley of Mexico. *Experimental Agriculture*, 13(4), 353-367. doi:10.1017/S0014479700008115
- Fischer R. y Maurer R. (1978) Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:897-912. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9780897>.

- Fischer, R. A., & Rebetzke, G. J. (2018). Indirect selection for potential yield in early-generation, spaced plantings of wheat and other small-grain cereals: a review. *Crop and Pasture Science*, 69(5), 439-459.
- Fiorani F., y Schurr U. (2013) Future scenarios for plant phenotyping. *Annu. Rev. Plant Biol* 64:267-291.
- Fleury D.J., Stephen; Kuchel, Haydn; Langridge, Peter. (2010) Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of experimental botany* 61:3211-3222.
- Fu D., Szűcs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., Von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. (2005) Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular genetics and genomics* 273:54-65.
- Furbank R.T. y Tester M. (2011) Phenomics—technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science* 16:635-644.
- Gahlaut V., Jaiswal V., Singh S., Balyan H. S. y Grupa P.K. (2019) Multi-Locus Genome Wide Association Mapping for Yield and Its Contributing Traits in Hexaploid Wheat under Different Water Regimes. *Sci Rep* 9, 19486. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55520-0>
- García G.A., Serrago R.A., Appendino M.L., Lombardo L.A., Vanzetti L.S., Helguera M., Miralles D.J. (2011) Variability of duration of pre-anthesis phases as a strategy for increasing wheat grain yield. *Field Crops Research* 124:408-416.
- Gastaldi A., Alvarez Prado S., Arduini J.A, Miralles D. J. (2020) Optimizing wheat (*Triticum aestivum* L.) management under dry environments: A case study in the West Pampas of Argentina, *Agricultural Water Management*, Volume 233. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106092>. (<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378377419304950>)
- Gao, F., Wen, W., Liu, J., Rasheed, A., Yin, G., Xia, X., ... & He, Z. (2015). Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1099.-
- García G.A., Serrago R.A., González F.G., Slafer G.A., Reynolds M.P., Miralles D.J. (2014) Wheat grain number: identification of favourable physiological traits in an elite doubled-haploid population. *Field Crops Research* 168:126-134
- Gavuzzi P., Rizza F., Palumbo M., Campanile R., Ricciardi G., Borghi B. (1997) Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals. *Canadian Journal of plant science* 77:523-531. DOI: <https://doi.org/10.4141/P96-130>.
- Golestani Araghi S., Assad M. (1998) Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat. *Euphytica* 103:293-299.
- González, F. G., Terrile, I. I., & Falcón, M. O. (2011). 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.
- Grafius, J. E. (1964). *A Geometry for Plant Breeding*. *Crop Science*, 4(3), 241. doi:10.2135/cropsci1964.0011183x000400030001x10.2135/cropsci1964.0011183x0004000.
- Guan P., Lu L., Jia L., Kabir M.R., Zhang J., Lan T., Zhao Y., Xin M., Hu Z., Yao Y., Ni Z., Sun Q., Peng H. (2018) Global QTL Analysis Identifies Genomic Regions on Chromosomes 4A and 4B Harboring Stable Loci for Yield-Related Traits Across Different Environments in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science* 9. DOI: 10.3389/fpls.2018.00529.
- Gupta, N. K., Gupta, S., & Kumar, A. (2001). Effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186(1), 55-62. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2001.00457.x>
- Gutiérrez-Moya E., Adenso-Díaz B., Lozano S. (2021) Analysis and vulnerability of the international wheat trade network. *Food Security* 13:113-128.
- Hager A.-S., Wolter A., Jacob F., Zannini E., Arendt E.K. (2012) Nutritional properties and ultra-structure of commercial gluten free flours from different botanical sources compared to wheat flours. *Journal of Cereal Science* 56:239-247.

- Heiba S.A., Osman S.A., Eldessouky S.E., Haiba A.A., Ali R.T. (2021) Genetic and biochemical studies on some Egyptian wheat genotypes under drought stress. *Bulletin of the National Research Centre* 45:1-15.
- INDEC. (2021). Censo Nacional Agropecuario 2018: resultados definitivos (Vol. Primera Edición). Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Ministerio de Economía de la Nación.
- Jafari A., Paknejad F., Jami AL- Ahmadi M. (2009) Evaluation of selection indices for drought tolerance of corn (*Zea mays* L.) hybrids 3:33-38.
- Jagtap S., Trollman H., Trollman F., Garcia-Garcia G., Parra-López C., Duong L., Martindale W., Munekata P.E.S., Lorenzo J.M., Hdaifeh A., Hassoun A., Salonitis K., Afy-Shararah M. (2022) The Russia-Ukraine Conflict: Its Implications for the Global Food Supply Chains. *Foods* 11:2098.
- Kopittke P.M., Menzies N.W., Wang P., McKenna B.A., Lombi E. (2019) Soil and the intensification of agriculture for global food security. *Environment international* 132:105078.
- Kuzay S., Xu Y., Zhang J., Katz A., Pearce S., Su Z., Fraser M., Anderson J.A., Brown-Guedira G., DeWitt N., Peters Haugrud A., Faris J.D., Akhunov E., Bai G., Dubcovsky J. (2019) Identification of a candidate gene for a QTL for spikelet number per spike on wheat chromosome arm 7AL by high-resolution genetic mapping. *Theoretical and Applied genetics* 132:2689-2705. DOI: 10.1007/s00122-019-03382-5.
- Lara-Arévalo J., Vega A. (2022) Alternativas ante el impacto del conflicto entre Rusia y Ucrania en la seguridad alimentaria de Honduras. *INNOVARE Ciencia y Tecnología* 11:52-54.
- Li F., Wen W., He Z., Liu J., Jin H., Cao S., Geng H., Yan J., Zhang P., Wan Y., Xia X. (2018) Genome-wide linkage mapping of yield-related traits in three Chinese bread wheat populations using high-density SNP markers. *Theoretical and Applied genetics* 131:1903-1924. DOI: 10.1007/s00122-018-3122-6.
- Lin M., Huybers P. (2012) Reckoning wheat yield trends. *Environmental Research Letters* 7:024016.
- Liu Y., Jiang Q., Wang Q., Jin Y., Yue Q., Yu J., Zheng Y., Jiang W., Yao X. (2022) The divergence between potential and actual evapotranspiration: An insight from climate, water, and vegetation change. *Science of The Total Environment* 807:150648. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150648>.
- Lo Valvo P.J., Miralles D.J., Serrago R.A. (2018) Genetic progress in Argentine bread wheat varieties released between 1918 and 2011: Changes in physiological and numerical yield components. *Field Crops Research* 221:314-321.
- Lombardo L.A., Ghione C.E., Nisi M.M., Tranquilli G.E., Helguera M. (2019) Earliness per se variation in Argentine bread wheat varieties and mapping of QTLs in a recombinant inbred line population. *Euphytica* 215:1-17.
- Luján Basile S.M., Ramírez I.A., Crescente J.M., Conde M.B., Demichelis M., Abbate P., Rogers W.J., Pontaroli A.C., Helguera M., Vanzetti L.S. (2019) Haplotype block analysis of an Argentinean hexaploid wheat collection and GWAS for yield components and adaptation. *BMC plant biology* 19:553. DOI: 10.1186/s12870-019-2015-4.
- Magrin G., Hall A., Baldy C., Grondona M. (1993) Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. *Agricultural and Forest Meteorology* 67:29-41.
- Mahajan S., Tuteja N. (2005) Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics* 444:139-158.
- Manchanda G., Garg N. (2008) Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiologiae Plantarum* 30:595-618.
- Mardeh A., Rafeie H., Poustini K., Mohammadi V. (2006) Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research* 98:222-229. DOI: 10.1016/j.fcr.2006.02.001.
- MAGyP (2022) Serie historica del trigo. Datos abietos <https://www.argentina.gob.ar/agricultura/datos-abiertos-0>.

- Merlos, F. A., Monzon, J. P., Mercau, J. L., Taboada, M., Andrade, F. H., Hall, A. J., ... & Grassini, P. (2015). Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *Field Crops Research*, 184, 145-154.
- ME (2022) Infomes de trigo campaña 21/22. <https://www.argentina.gob.ar/inase/sisa/informes>.
- MPyDE (2023) San Juan evalúa ampliar las hetareas de cultivo de trigo. <https://sisanjuan.gob.ar/produccion-y-desarrollo-economico/2023-01-24/46752-san-juan-continua-diversificando-su-matriz-productiva-ahora-alientan-la-siembra-de-trigo>
- Meena R.P., Karnam V., Sendhil R., Sharma R., Tripathi S., Singh G.P. (2019) Identification of water use efficient wheat genotypes with high yield for regions of depleting water resources in India. *Agricultural Water Management* 223:105709.
- Miralles, D., Otegui, M., & Savin, R. (2004). Producción de granos: Bases funcionales para su manejo. Facultad de Agronomía–Universidad de Buenos Aires. Editorial facultad de agronomía. Buenos Aires–Argentina.
- Mo Y., Vanzetti L.S., Hale I., Spagnolo E.J., Guidobaldi F., Al-Oboudi J., Odle N., Pearce S., Helguera M., Dubcovsky J. (2018) Identification and characterization of Rht25, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development. *Theoretical and Applied genetics* 131:2021-2035. DOI: 10.1007/s00122-018-3130-6.
- Ndehedehe C.E., Ferreira V.G., Agutu N.O., Onojeghuo A.O., Okwuashi O., Kassahun H.T., Dewan A. (2021) What if the rains do not come? *Journal of Hydrology* 595:126040. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.126040>.
- Patel J., Patel A., Patel C., Pansuria A., Patel R., Vanapariya L. (2017) Evaluation of selection indices for drought tolerance in some bread wheat genotypes. *Electronic Journal of Plant Breeding* 8:834-841. DOI: <http://dx.doi.org/10.5958/0975-928X.2017.00133.8>.
- Passioura J.B. (2002) Review: Environmental biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29:537-546. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP02020>.
- Pellegrini P., Alvarez Prado S., Monzon J.P., Oesterheld M., Sadras V.O. (2022) Spatial and temporal variation in drought types for wheat in Argentina and its association with actual yield and fertilization rate. *Field Crops Research* 280:108469. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108469>.
- Peltonen-Sainio P., Kangas A., Salo Y., Jauhiainen L. (2007) Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research* 100:179-188.
- Poudel P.B., Poudel M.R., Puri R.R. (2021) Evaluation of heat stress tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes using stress tolerance indices in western region of Nepal. *Journal of Agriculture and Food Research* 5:100179.
- Pretini N., Terrile I.I., Gazaba L.N., Donaire G.M., Arisnabarreta S., Vanzetti L.S., González F.G. (2020a) A comprehensive study of spike fruiting efficiency in wheat. *Crop science* 60:1541-1555. DOI: <https://doi.org/10.1002/csc2.20143>.
- Pretini N., Vanzetti L.S., Terrile I.I., Börner A., Plieske J., Ganal M., Röder M., González F.G. (2020b) Identification and validation of QTL for spike fertile floret and fruiting efficiencies in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied genetics* 133:2655-2671. DOI: 10.1007/s00122-020-03623-y.
- Pretini N., Vanzetti L.S., Terrile I.I., Donaire G., González F.G. (2021) Mapping QTL for spike fertility and related traits in two doubled haploid wheat (*Triticum aestivum* L.) populations. *BMC plant biology* 21:353. DOI: 10.1186/s12870-021-03061-y.
- Rawson H.M., Macpherson H.G. (2001) Trigo regado: manejo del cultivo FAO.
- Rasheed A., Takumi S., Hassan M.A., Imtiaz M., Ali M., Morgunov A.I., Mahmood T., He Z. (2020) Appraisal of wheat genomics for gene discovery and breeding applications: a special emphasis on advances in Asia. *Theoretical and Applied genetics* 133:1503-1520. DOI: 10.1007/s00122-019-03523-w.

- Rebetzke G., Richards R., Holland J. (2017) Population extremes for assessing trait value and correlated response of genetically complex traits. *Field Crops Research* 201:122-132.
- Rengasamy P. (2006) World salinization with emphasis on Australia. *Journal of experimental botany* 57:1017-1023.
- Ray D.K., Mueller N.D., West P.C., Foley J.A. (2013) Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLoS ONE* 8(6): e66428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
- Reynolds M., Foulkes M.J., Slafer G.A., Berry P., Parry M.A., Snape J.W., Angus W.J. (2009) Raising yield potential in wheat. *Journal of experimental botany* 60:1899-1918.
- Rieseberg L.H., Archer M.A., Wayne R.K. (1999) Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* 83:363-372
- Richard Jorba R. (2003) Transformaciones en la región centro-oeste de la Argentina. De un espacio económico binacional a la formación de la economía regional vitiviníco. *Andes:0*.
- Rodríguez-González R., Paz Hernández J., Iñiguez Monroy C., Rueda Puente E., Avendaño-Reyes L., Cruz-Villegas M., Ail-Catzim C., Stoycheva M., Koytchev Zlatev R., Renganathan P. (2014) Estabilidad de rendimiento en trigo en Valle de Mexicali, México. *Phyton (Buenos Aires)* 83:65-70.
- Rosielle A., Hamblin J. (1981) Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environment 1. *Crop science* 21:943-946. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1981.0011183X002100060033x>.
- Ruiz M.B., D'Andrea K.E., Otegui M.E. (2019) Phenotypic plasticity of maize grain yield and related secondary traits: Differences between inbreds and hybrids in response to contrasting water and nitrogen regimes. *Field Crops Research* 239:19-29.
- Sadras V.O., Slafer G.A. (2012) Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research* 127:215-224.
- Said A.A., MacQueen A.H., Shawky H., Reynolds M., Juenger T.E., El-Soda M. (2022) Genome-wide association mapping of genotype-environment interactions affecting yield-related traits of spring wheat grown in three watering regimes. *Environmental and Experimental Botany* 194:104740. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104740>.
- Saeedipour, S., & Moradi, F. (2011). Effect of drought at the post-anthesis stage on remobilization of carbon reserves and some physiological changes in the flag leaf of two wheat cultivars differing in drought resistance. *Journal of Agricultural Science*, 3(3), 81.
- Sanad M.N.M.E., Campbell K.G., Gill K.S. (2016) Developmental program impacts phenological plasticity of spring wheat under drought. *Botanical Studies* 57:35. DOI: 10.1186/s40529-016-0149-3.
- Sapkota A.R. (2019) Water reuse, food production and public health: Adopting transdisciplinary, systems-based approaches to achieve water and food security in a changing climate, Elsevier. pp. 576-580.
- Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F.A., Baenziger P.S., Börner A. (2019) Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research. *International Journal of Molecular Sciences* 20:3137.
- Serrago, R. A., Carretero, R., Bancal, M. O., & Miralles, D. J. (2011). Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 120(3), 352-359.
- Serrago, R. A., Alzueta, I., Savin, R., & Slafer, G. A. (2013). Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150, 42-51.
- Schneider K.A., Rosales-Serna R., Ibarra-Perez F., Cazares-Enriquez B., Acosta-Gallegos J.A., Ramirez-Vallejo P., Wassimi N., Kelly J.D. (1997) Improving common bean performance under drought stress. *Crop science* 37:43-50.
- Sgroi L.C., Lovino M.A., Berbery E.H., Müller G.V. (2021) Characteristics of droughts in Argentina's core crop region. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 25:2475-2490. DOI: <https://doi.org/10.5194/hess-25-2475-2021>.

- Shahinnia F., Le Roy J., Laborde B., Sznajder B., Kalambettu P., Mahjourimajd S., Tilbrook J., Fleury D. (2016) Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments. *BMC plant biology* 16:150. DOI: 10.1186/s12870-016-0838-9.
- Shi R.-y., Liu Z.-d., Li Y., Jiang T., Xu M., Li J.-y., Xu R.-k. (2019) Mechanisms for increasing soil resistance to acidification by long-term manure application. *Soil and Tillage Research* 185:77-84.
- Shiferaw B., Smale M., Braun H.-J., Duveiller E., Reynolds M., Muricho G. (2013) Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Security* 5:291-317.
- Slafer G. (2003) Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology* 142:117-128.
- Slafer G., Rawson H. (1994) Sensitivity of Wheat Phasic Development to Major Environmental Factors: a Re-Examination of Some Assumptions Made by Physiologists and Modellers. *Functional Plant Biology* 21:393-426. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP9940393>.
- Slafer G.A., Andrade F.H., Satorre E.H. (1990) Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Research* 23:255-263.
- Slafer G.A., Savin R. (2006) Physiology of crop yield. *Encyclopedia of plant and crop science*.
- Slafer G.A., Savin R., Sadras V.O. (2014) Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* 157:71-83.
- Snape J., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A. (2001) Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat, *Wheat in a global environment*, Springer. pp. 67-74.
- Snape, J. W., Foulkes, M. J., Simmonds, J., Leverington, M., Fish, L. J., Wang, Y., & Ciavarrella, M. (2007). Dissecting genex environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis. *Euphytica*, 154, 401-408.
- Šramková Z., Gregová E., Šturdík E. (2009) Genetic improvement of wheat-a review. *Nova Biotech* 9:27-51.
- Tadesse W., Inagaki M., Tawkaz S., Baum M., Van Ginkel M. (2012) Recent advances and application of doubled haploids in wheat breeding. *African Journal of Biotechnology* 11:15484-15492.
- Thapa S., Xue Q., Jessup K.E., Rudd J.C., Liu S., Marek T.H., Devkota R.N., Baker J.A., Baker S. (2019) Yield determination in winter wheat under different water regimes. *Field Crops Research* 233:80-87.
- Terrile, I. I., Miralles, D. J., & González, F. G. (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 Research*, 201, 86-96.
- Wadan, A., Abd el Shafi, M., Gheith, E., & Suleiman, S. (2015). Advance in Agriculture and Biology Using Different Statistical Procedures for Evaluating Drought Tolerance Indices of Bread Wheat Genotypes. 4, 19-30.
- Wang S., Wong D., Forrest K., Allen A., Chao S., Huang B.E., Maccaferri M., Salvi S., Milner S.G., Cattivelli L. (2014) Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array. *Plant biotechnology journal* 12:787-796.
- Walkowiak S., Gao L., Monat C., Haberer G., Kassa M.T., Brinton J., Ramirez-Gonzalez R.H., Kolodziej M.C., Delorean E., Thambugala D., Klymiuk V., Byrns B., Gundlach H., Bandi V., Siri J.N., Nilsen K., Aquino C., Himmelbach A., Copetti D., Ban T., Venturini L., Bevan M., Clavijo B., Koo D.-H., Ens J., Wiebe K., N'Diaye A., Fritz A.K., Gutwin C., Fiebig A., Fosker C., Fu B.X., Accinelli G.G., Gardner K.A., Fradgley N., Gutierrez-Gonzalez J., Halstead-Nussloch G., Hatakeyama M., Koh C.S., Deek J., Costamagna A.C., Fobert P., Heavens D., Kanamori H., Kawaura K., Kobayashi F., Krasileva K., Kuo T., McKenzie N., Murata K., Nabeka Y., Paape T., Padmarasu S., Percival-Alwyn L., Kagale S., Scholz U., Sese J., Juliana P., Singh R., Shimizu-Inatsugi R., Swarbreck D., Cockram J., Budak H., Tameshige T., Tanaka T., Tsuji H., Wright J., Wu J., Steuernagel B., Small I., Cloutier S., Keeble-Gagnère G., Muehlbauer G., Tibbets J., Nasuda S., Melonek J., Hucl P.J., Sharpe A.G., Clark M., Legg E., Bharti A., Langridge P., Hall A., Uauy C., Mascher M., Krattinger S.G., Handa H., Shimizu K.K., Distelfeld A., Chalmers K., Keller B., Mayer K.F.X., Poland J., Stein N., McCartney

- C.A., Spannagl M., Wicker T., Pozniak C.J. (2020) Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature* 588:277-283. DOI: 10.1038/s41586-020-2961-x.
- Wieser H., Koehler P., Scherf K.A. (2020) Chapter 6 - Nutritional value of wheat, in: H. Wieser, et al. (Eds.), *Wheat - An Exceptional Crop*, Woodhead Publishing. pp. 133-148.
- Würschum T., Longin C.F.H., Hahn V., Tucker M.R., Leiser W.L. (2017) Copy number variations of CBF genes at the Fr-A2 locus are essential components of winter hardiness in wheat. *The Plant Journal* 89:764-773.
- Zadoks J.C., Chang T.T., Konzank C.F. (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14:415-421. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>.
- Zandalinas S.I., Fritschi F.B., Mittler R. (2021) Global warming, climate change, and environmental pollution: recipe for a multifactorial stress combination disaster. *Trends in Plant Science* 26:588-599. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.02.011>.
- Zhai H., Feng Z., Du X., Song Y., Liu X., Qi Z., Song L., Li J., Li L., Peng H., Hu Z., Yao Y., Xin M., Xiao S., Sun Q., Ni Z. (2018) A novel allele of TaGW2-A1 is located in a finely mapped QTL that increases grain weight but decreases grain number in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied genetics* 131:539-553. DOI: 10.1007/s00122-017-3017-y.