



Universidad Nacional
de Córdoba

ÁREA DE CONSOLIDACIÓN:
SISTEMAS AGRÍCOLAS DE
PRODUCCIÓN EXTENSIVOS



Heterosis, heredabilidad y transgresividad en trigo cultivado en secano

Autor: Vicentin, Lucas.

Tutor: Dr. (Ing. Agr., Esp.) Ricardo Héctor Maich.

MAYO 2020



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

RESUMEN

Para afrontar la demanda de alimentos estimada para el año 2050, la producción mundial de trigo debería incrementar a una tasa del 2% al 3% anual. Para alcanzar dicho objetivo, las estrategias de mejoramiento genético en la actualidad deben reorientarse a obtener genotipos que se adapten a sistemas de producción localizados. El objetivo del presente trabajo fue obtener sendas estimaciones de heterosis y heredabilidad para la altura de la planta y número de granos por espiga, e identificar la ocurrencia de segregación transgresiva para una serie de caracteres cuantitativos en trigo para pan cultivado en seco. Las generaciones parentales y filiales evaluadas se sembraron durante las campañas agrícolas 2018-2019 y 2019-2020 en el Área Experimental del Campo Escuela de la Facultad de Ciencias Agropecuarias (UNC). Los porcentajes de heterosis observados para el número de granos por espiga muestran que la obtención de híbridos en trigo puede apuntalar aún más la ganancia genética en cuanto a la producción de grano. Sin embargo, para que los híbridos de trigo resulten comercialmente viables se deberán reducir los costos de producción de la semilla híbrida. Por otra parte, y bajo condiciones de cultivo en seco, el progreso genético obtenido al seleccionar de forma directa caracteres de herencia compleja frecuentemente está condicionado por bajas heredabilidades y efectos de interacción genotipo x ambiente. La heredabilidad realizada calculada para el número de granos por espiga fue cercana a cero. No obstante, la selección por un mayor número de granos por espiga se asoció positivamente con altos rendimientos en grano. Si bien no se identificaron segregantes transgresivos para el rendimiento en grano, si se obtuvieron familias transgresivas en cuanto a la duración de la etapa emergencia-antesis, las cuales presentaron a su vez los más altos rendimientos en grano. En la región central semiárida de la provincia de Córdoba las condiciones de estrés hídrico en trigo se suelen acentuar hacia la salida del invierno, por lo que se debería propender a la obtención de materiales segregantes que combinen altos rendimientos con un ciclo de cultivo más corto.

Palabras clave: *trigo – heterosis – heredabilidad – transgresividad – rendimiento en grano*

INTRODUCCIÓN

El trigo, junto con el maíz y el arroz, apuntalan el suministro mundial de alimentos, proveyendo el 40% de la energía consumida por los países en vías de desarrollo. El trigo provee el 20% de las calorías y la proteína para la población mundial (Braun *et al.*, 2010). Según la FAO (2009) el mundo requerirá alrededor de 840 millones de Tn de trigo para el año 2050, siendo el nivel de producción actual de 642 millones de Tn. Para afrontar dicha demanda, la producción mundial de trigo debería incrementar a una tasa del 2% al 3% anual.

En tal sentido, el mejoramiento genético impacta en la productividad permitiendo aumentar los rendimientos sin modificar la cantidad de recursos empleados, moldeando genotípicamente los cultivos en la dirección deseada (Acquaah, 2012). Esta aproximación genera mejoras casi permanentes. Por otra parte, el impacto de las innovaciones genéticas es aditivo, en la medida que cada cultivar además de aumentar la producción, se constituye en el piso a partir del cual se desarrollarán nuevos cultivares agrónomicamente superiores (Arizu *et al.*, 2008).

Con respecto al trigo, entre las décadas del 1960 y del 2000 los rendimientos casi se duplicaron impulsados por el intercambio generalizado de materiales, los cuales fueron sembrados en alrededor del 95% del área cultivada con trigo en el mundo (Lantican *et al.*, 2005). Por su parte, Evenson y Gollin (2003) estimaron que entre 1961 y 1981, 1% de cada 3% del incremento anual de la

producción de alimentos en Asia fue atribuible a cultivares de trigo y arroz genéticamente mejorados.

Como contrapartida a los logros obtenidos, las perspectivas a futuro son menos alentadoras. Según Ray *et al.* (2013), el ritmo de incremento de los rendimientos de nuevos cultivares de trigo se redujo al 0.9% anual. Dicha disminución puede deberse, por un lado, a que la variabilidad genética disponible para realizar cruzamientos y posterior selección se encuentra reducida, y por el otro a la falta de cultivares adaptados a regiones con limitaciones agroclimáticas. En tal sentido, las estrategias de mejoramiento en la actualidad deben reorientarse a obtener genotipos que se adapten a sistemas de producción localizados, permitiendo aprovechar interacciones genotipo x ambiente favorables (Sharma *et al.*, 2015).

La heterosis o vigor híbrido puede definirse como el incremento en vigor, tamaño, fertilidad o productividad de la progenie híbrida en relación a sus padres (Acquaah, 2012) y generalmente se expresa como porcentaje. Existen dos formas de expresar la heterosis: la heterosis media (comportamiento del híbrido en relación al comportamiento promedio de sus padres) y la heterosis respecto al comportamiento del mejor padre, también denominada heterobeltiosis (Biasutti y Nazar, 2016).

De acuerdo con la revisión bibliográfica llevada a cabo por Whitford *et al.* (2013) los híbridos de trigo presentan un potencial agronómico mayor al de las líneas puras, el cual se mantiene estable incluso aún en ambientes con limitantes. En especies autógamas, sin embargo, el grado de heterosis comercial, es decir, el contraste entre el híbrido y el mejor cultivar disponible en el mercado, es sustancialmente menor al observado en especies alógamas, por ejemplo, el maíz. Al respecto, y en ausencia de efectos de dominancia, se obtiene una menor respuesta a la selección con la obtención de híbridos respecto a la lograda con la obtención de líneas puras (Longin *et al.*, 2012). La menor expresión de heterosis puede ser explicada por un menor grado de dominancia, expresiones alélicas similares a nivel de líneas parentales y la presencia de epistasias. En híbridos interespecíficos naturales como el trigo también estaría asociada a las interacciones favorables entre loci homeólogos de los distintos genomas, fenómeno referido a menudo como heterosis fija (Abel *et al.*, 2005).

Según Edwards (2001) otros factores que limitan el desarrollo de la producción de trigo híbrido son la baja producción de polen, bajas tasas de obtención de semilla híbrida, la baja efectividad y elevada complejidad de mecanismos de hibridación empleados, tal es el caso de la macho esterilidad citoplásmica (CMS). Todo lo antedicho se traduce en un elevado costo de la semilla híbrida, que supera el beneficio derivado del mayor rendimiento del híbrido.

Pierce (2016) define la heredabilidad como la proporción de la varianza fenotípica total atribuible a diferencias genéticas en la población. También es definida por Acquaah (2012) como el grado de confiabilidad del valor fenotípico de una planta como predictor de su valor genotípico. Existen distintas maneras de estimar la heredabilidad. La heredabilidad en sentido amplio (H^2), se estima como el cociente entre la varianza genética total (δ^2_G) y la varianza fenotípica (δ^2_F). La heredabilidad en sentido estricto (h^2) incluye en el numerador únicamente la componente aditiva de la varianza genética. Para el mismo carácter y población, la h^2 usualmente es de menor magnitud que la H^2 , y resulta de mayor utilidad práctica debido a que la varianza genética aditiva determina primariamente la similitud entre padres e hijos y, por lo tanto, la respuesta de la población a la selección (Acquaah, 2012; Pierce, 2016).

En la práctica la h^2 puede ser estimada en base al cociente entre la respuesta y el diferencial de selección. Cuando es obtenida de esta forma se la denomina heredabilidad realizada o lograda (h^2_R) (Pierce, 2016). Según Hill (1972) es posible obtener estimaciones más precisas de h^2_R a partir de un esquema de selección divergente, compensándose los desvíos ambientales e incrementándose el

valor del cuadrado medio del diferencial de selección. Isaía y Maich (2009) obtuvieron estimaciones h^2_R en trigo haciendo uso de la selección divergente.

El objetivo principal de estimar la heredabilidad, y los parámetros genéticos que la componen, es comparar estrategias de selección alternativas en cuanto a la respuesta esperada a la selección (Holland *et al.*, 2003). De esta forma, al disponer de las ganancias genéticas esperadas bajo distintos diseños experimentales, conjuntamente con el costo de cada uno de ellos, es posible escoger aquel diseño que resulte económicamente viable. Además, y según Goodman (1965), al contar con heredabilidades de distintas poblaciones el fitomejorador tendrá elementos para optar por aquella en la que la selección sea más eficiente. Por otra parte, y debido a que en una población la heredabilidad no es la misma para el rendimiento en grano y sus principales componentes, las correlaciones genéticas entre caracteres pueden ser usadas para identificar esquemas de selección indirecta que permitan lograr una mayor respuesta a la selección por unidad de tiempo que la selección directa para el carácter objeto de mejora (Rebetzke *et al.*, 2002).

En los programas de mejoramiento genético en especies autóгамas (por ejemplo, trigo y soja), el objetivo principal continúa siendo la obtención de líneas puras con altos potenciales de rendimiento, las cuales surgen a partir de la recombinación de genes deseables presentes en las líneas parentales. Sin embargo, la obtención de líneas que superen en rendimiento a los cultivares comerciales es todo un desafío. La segregación transgresiva es un fenómeno inherente a las generaciones segregantes y se refiere a la aparición de individuos con expresiones fenotípicas que superan los límites definidos por los padres (De Vicente y Tanksley, 1993; Rieseberg *et al.*, 1999). A diferencia de lo que acontece con la heterosis, los fenotipos resultantes de la segregación transgresiva no se diluyen a lo largo de las generaciones.

Varias hipótesis fueron propuestas para explicar este fenómeno, aunque la que prima se basa en la acción complementaria de alelos de efecto aditivo (De Vicente y Tanksley, 1993; Rieseberg *et al.*, 1999; Rieseberg *et al.*, 2003). Según esta hipótesis la transgresividad acontece por la recombinación entre genes con efectos aditivos en el mismo sentido. Es decir, los individuos que reúnan genes de efectos positivos o negativos a partir de ambos padres presentarán los valores fenotípicos más extremos. Estudios recientes, realizados con marcadores moleculares, confirman este supuesto (Koide *et al.*, 2019).

Kuczynska *et al.* (2007) predicen que la segregación transgresiva ocurre con mayor frecuencia en la progenie de un cruzamiento cuando la divergencia genética entre los padres es mayor, pero difieren poco en cuanto a sus respectivas expresiones fenotípicas. Por otra parte, según Snape *et al.* (1997) la frecuencia de líneas que poseen todos los genes de efecto positivo o negativo en “k” loci que segregan independientemente es 0.5^k . Si numerosos loci controlan un carácter, tal es el caso del rendimiento en grano (Zhang *et al.*, 2010; Xianshan *et al.*, 2012), la frecuencia con la que aparecerá en una población un individuo sólo con genes de efectos aditivos positivos o negativos será baja; mientras que el grueso de la población tendrá genes con efectos opuestos más o menos en las mismas proporciones, poniendo en evidencia fenotipos intermedios (Koide *et al.*, 2019). Por lo tanto, será mucho más probable obtener segregantes transgresivos para aquellos caracteres controlados por pocos genes (Matsubara *et al.*, 2008; Castro *et al.*, 2008).

Objetivos

Los objetivos del presente trabajo fueron:

1. Determinar el porcentaje de heterosis para la altura de planta y el número de granos por espiga en la progenie híbrida (F_1) producto del cruzamiento entre dos cultivares comerciales de trigo.

2. Obtener sendas estimaciones de H^2 y h^2_R para la altura de la planta y el número de granos por espiga en trigo cultivado en seco.
3. Identificar la ocurrencia de segregación transgresiva en familias F_4 de trigo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Todos los materiales empleados en el trabajo fueron sembrados y evaluados bajo condiciones de seco en el Área Experimental del Campo Escuela de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la UNC (31°28'40"S 64°00'25"O).

Para la estimación de heterosis, el 11 de mayo del 2019 se sembró un surco por cada progenitor (Baguette 13 y Onix) y un surco por cada F_1 recíproca. Cabe destacar que la elección de las líneas empleadas como progenitores se basó exclusivamente en el hecho de que diferían en cuanto al carácter cualitativo presencia o ausencia de aristas en la espiga. Los cuatro surcos estuvieron distanciados por 30 cm e intercalados entre veinte surcos (diez por cada recíproco) correspondientes a las F_2 . En el caso de las F_1 las plantas estuvieron distanciadas dentro del surco por 20 cm, mientras que en el caso de los padres por 15 cm. Luego de la cosecha individual de los padres y de las F_1 se le midió a cada planta la altura en cm desde la base del tallo hasta la base de la espiga y se contabilizó el número de granos en la espiga principal. Los caracteres medidos fueron seleccionados por la facilidad en su medición y, en el caso del número de granos por espiga, por su asociación con el rendimiento en grano.

Las estimaciones correspondientes a la heterosis media (H_{MP}) y heterosis respecto al padre de mayor valor (H_{BP}) se obtuvieron según Biasutti y Nazar, (2016):

$$H_{MP}(\%) = \frac{F_1 - \left(\frac{P_1 + P_2}{2}\right)}{\frac{P_1 + P_2}{2}} \times 100$$

$$H_{BP}(\%) = \frac{F_1 - P_M}{P_M} \times 100$$

Donde: P_1 representa el comportamiento del Padre 1. P_2 representa el comportamiento del Padre 2.

P_M representa al padre de mayor valor para el carácter.

Antes de proceder a la estimación de los porcentajes de heterosis, y con el fin de verificar que no hubiesen ocurrido autofecundaciones durante el cruzamiento, se analizó un carácter de herencia simple como lo es la ausencia (dominante) o presencia (recesivo) de aristas en las espigas en los cultivares Baguette 13 y Onix, respectivamente. Se contabilizaron en F_2 el número de plantas sin o con aristas. De ser las plantas F_1 híbridas, las poblaciones F_2 deberían segregar en una proporción 3 sin aristas: 1 con aristas. Posteriormente, se tomó una muestra al azar de plantas F_2 y se cultivaron las familias F_3 derivadas de cada planta en surcos individuales. En este caso, el análisis estuvo focalizado en el número de familias no segregantes (sin o con aristas) o segregantes (sin y con aristas). De verificarse que en F_2 las frecuencias fenotípicas se ajustasen a una distribución 3:1, del total de familias F_3 el 50 % deberían segregar ya que la planta F_2 de la cual se originaron era heterocigota, mientras que el restante 50 % no debería segregar (25 % sin aristas y 25 % con aristas). Es decir, que la hipótesis 1:2:1 en F_3 no resulta de las frecuencias fenotípicas sino más bien de las características fenotípicas de cada familia que permite clasificarlas en: no segregante sin aristas (1/4), no segregante con aristas (1/4) y segregante (2/4). Finalmente, se registró el número de plantas sin aristas y con aristas observados dentro de cada familia F_3 segregante. Es de esperar que segreguen nuevamente en una proporción 3 sin aristas: 1 con aristas.

El ajuste entre frecuencias fenotípicas observadas y esperadas en F₂ y F₃ se evaluó por medio de una prueba de bondad de ajuste de X². El software empleado fue InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2018).

Durante la campaña agrícola 2018-2019 se sembró, para la estimación de la heredabilidad realizada, una muestra de semillas F₂ resultante del cruzamiento entre los cultivares Baguette 13 y Onix. La siembra se realizó en surcos distanciados por 30 cm, mientras que las semillas estuvieron separadas a lo largo del surco por 15 cm. Sobre un total de 92 plantas F₂ se procedió a seleccionar divergentemente veinte plantas, diez plantas para cada grupo (inferior y superior), respecto a la altura de la planta y al número de granos por espiga. La intensidad de selección aplicada en cada grupo fue del 11%. En el transcurso de la campaña agrícola 2019-2020 se evaluaron las familias F₃ derivadas de los cuatro grupos. Las distintas familias F₃ se distribuyeron al azar en un lote de características homogéneas. La distancia entre surcos y la distancia entre plantas sobre el surco resultaron similares a las usadas en el año anterior. A las F₃ seleccionadas por altura se les tomó una muestra de diez tallos por familia y se estimó la altura media por grupo. De la misma manera se trabajó con los grupos seleccionados por alto y bajo número de granos por espiga, en esta ocasión se tomaron diez espigas por grupo y se les estimó el número promedio de granos por espiga.

La heredabilidad realizada se estimó en base a la siguiente ecuación:

$$h^2_R = RS/DS = \frac{\bar{x}_{1\text{ sup}} - \bar{x}_{1\text{ inf}}}{\bar{x}_{S\text{ sup}} - \bar{x}_{S\text{ inf}}} \quad (\text{Isaía y Maich, 2009}).$$

Donde: $\bar{x}_{1\text{ sup}}$ representa la media de las F₃ derivadas de las plantas F₂ con el valor promedio más alto. $\bar{x}_{1\text{ inf}}$ representa la media de las F₃ derivadas de las plantas F₂ con el valor promedio más bajo. $\bar{x}_{S\text{ sup}}$ representa la media de las plantas F₂ con el valor promedio más alto. $\bar{x}_{S\text{ inf}}$ representa la media de las plantas F₂ con el valor promedio más bajo.

Por otra parte, para estimar la heredabilidad en sentido amplio, durante la campaña agrícola 2019 – 2020 se implantaron las generaciones parentales, filiales uno y dos. Los detalles respecto a su manejo ya fueron explicitados con anterioridad. Paralelamente a la estimación de los valores medios con los cuales se estimaron los valores de heterosis, se hizo lo propio con la estimación de las correspondientes varianzas.

La H² para cada carácter se calculó como:

$$H^2 = \frac{\delta_{F_2}^2 - \frac{\delta_{P_1}^2 + \delta_{P_2}^2 + \delta_{F_1}^2}{3}}{\delta_{F_2}^2}$$

Donde: $\delta_{F_2}^2$ corresponde a la varianza de la generación filial dos, $\delta_{P_1}^2$ a la varianza del cultivar Baguette 13, $\delta_{P_2}^2$ a la varianza del cultivar Onix y $\delta_{F_1}^2$ a la varianza de la filial uno.

Para identificar la ocurrencia de segregación transgresiva, durante la campaña 2019-2020, se evaluaron agrónomicamente once familias F₄ derivadas del cruzamiento entre los cultivares Baguette 13 y Onix. Dichas familias fueron obtenidas a partir del método de selección masal modificado (Singh *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2003) el cual consiste en una selección por pedigrí en F₂, seguida por una selección masal durante las generaciones filiales F₃, F₄ y F₅, y una nueva selección de plantas dentro de las mejores familias F₆. Las F₄ junto a ambos padres fueron sembradas en un lote homogéneo con un diseño en bloques completamente aleatorios con dos repeticiones. Cada unidad experimental o parcela estuvo constituida por tres surcos de 5 m de longitud distanciados entre sí por 0.20 m. La densidad de siembra fue de 200 semillas viables m⁻². El surco central de cada repetición, el que representa una superficie de 1m², fue cosechado para medir o estimar las siguientes variables: rendimiento en grano (G) y biomasa aérea (B) expresados en kg ha⁻¹, índice de cosecha (IC) en porcentaje, peso de mil granos (P1000G) en gramos, número de granos por espiga (N°GE⁻¹), número

de granos por metro cuadrado ($N^{\circ}GM^{-2}$), altura de la planta (H) en cm y duración de la etapa emergencia-antesis (DAA) en días. El peso de mil granos fue estimado en base a una muestra al azar de 100 granos. El índice de cosecha fue estimado a partir de la ecuación $IC (\%) = G / B \times 100$. El número de granos por metro cuadrado, por su parte, fue estimado a partir de la siguiente ecuación:

$$N^{\circ}GM^{-2} = G \times 1000 / P1000G$$

Donde: **G** representa al rendimiento en grano, expresado en $g\ m^{-2}$.

La información se interpretó estadísticamente mediante un análisis de la varianza (ANOVA) para luego determinar si existían diferencias significativas entre las medias de los materiales evaluados (familias F_4 y ambos padres). El software empleado fue InfoStat (DiRienzo *et al.*, 2018).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Heterosis

Los resultados obtenidos en la prueba de bondad de ajuste de X^2 para las frecuencias fenotípicas esperadas a nivel de plantas F_2 y las características fenotípicas de las familias F_3 en función de los genotipos esperados en la F_2 se presentan en la Tabla 1.1. Los valores obtenidos para el estadístico X^2 resultaron menores al valor de tabla correspondiente a un grado de libertad (3.84) y dos grados de libertad (5.99) por lo que las diferencias entre el número de individuos observados por clase respecto al estimado en base a las hipótesis puestas en juego resultan de variaciones debidas al azar.

Por otra parte, las 31 pruebas de X^2 realizadas de forma individual para cada una de las 31 familias F_3 segregantes arrojaron, para un valor de tabla igual a 3.84, valores estimados entre 0.00 y 1.59. Estos resultados señalan que la hipótesis “3:1” se aceptó en la totalidad de las pruebas, confirmando que provenían de plantas heterocigotas para el carácter ausencia/presencia de aristas en trigo.

Tabla 1.1. Prueba de bondad de ajuste de X^2 para las frecuencias fenotípicas esperadas en plantas F_2 y las características fenotípicas de las familias F_3 para el carácter ausencia o presencia de aristas en trigo

Clases fenotípicas	Plantas F_2		Familias F_3		
	A_	aa	NFNS_{CA}	NFS	NFNS_{SA}
Hipótesis	3	1	1	2	1
Número observado	71	21	11	31	15
Número esperado	69	23	14.25	28.50	14.25
Grados de libertad		1		2	
Estadístico X^2 tabulado		3.84		5.99	
Estadístico X^2 calculado		0.23		1,00	

A_: fenotipo sin aristas

aa: fenotipo con aristas

NFNS_{SA}: número de familias no segregantes sin aristas

NFNS_{CA}: número de familias no segregantes con aristas

NFS: número de familias segregantes

La heterosis media y heterobeltiosis estimadas para la altura de planta presentaron valores de -8.8% y -9.3%, respectivamente (Tabla 1.2). Estimaciones previas de heterosis para la altura de la planta en trigo también mostraron valores negativos (Kumar *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2013), aunque de menor magnitud a los obtenidos en este trabajo. Por otra parte, valores negativos y de similar magnitud

fueron reportados por Akbar *et al.* (2010) y Çifci (2012). Según Compton (1977) y Goodnight *et al.* (1999) el efecto aditivo de los alelos en un loci puede incrementarse o disminuirse a partir de cambios en otros loci asociados al mismo carácter. Por lo tanto, un alelo con un reducido efecto negativo en una línea pura puede ocasionar efectos negativos significativos en la progenie híbrida al cambiar el entorno genético en el cual se expresa. Al respecto, Zhang *et al.* (2008) identificaron cinco pares de loci con interacciones epistáticas que redujeron la altura de la planta en trigo y en conjunto explicaron el 20% de la varianza fenotípica. Valores negativos de heterosis para altura resultan deseables, puesto que plantas más altas presentan mayor susceptibilidad al vuelco resultando en una disminución del rendimiento.

Tabla 1.2. Estimación del porcentaje de heterosis media y heterobeltiosis para los caracteres altura y número de granos por espiga

Variables analizadas	Padre 1 (Baguette 13)	Padre 2 (Onix)	F ₁ (Bag x Onix)	F ₁ (Onix x Bag)	H _{MP} [%]	H _{BP} [%]
Altura [cm]	69	68.3	61.1	64.1	-8.8	-9.3
Número de granos espiga ⁻¹	41.4	38.8	49.2	52.1	26.3	22.3

H_{MP}: heterosis media;

H_{BP}: heterobeltiosis

Bag: Baguette 13

Con respecto al número de granos por espiga, la F₁ manifestó una heterosis del 26.3% y heterobeltiosis del 22.3% (Tabla 1.2). Valores positivos de heterosis con un rango entre 0% y 50% fueron obtenidos por distintos autores (Rasul *et al.*, 2002; Kindred *et al.*, 2005; Kumar *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2013). De acuerdo con Singh *et al.* (2010) el porcentaje mínimo de heterosis en cuanto al rendimiento en grano para que un híbrido de trigo sea comercialmente viable es del 20%. Es por ello que valores de heterosis como los obtenidos en el presente trabajo son alentadores. Sin embargo, estudios recientes permiten predecir que si bien es posible lograr rendimientos en grano superiores con híbridos de trigo en el corto plazo, en el largo plazo no serán superiores agrónomicamente a las líneas puras (Longin *et al.*, 2014).

En adición, aún persiste el problema de la baja eficiencia y alto costo para producir semilla híbrida en especies autógamias (Edwards, 2001; Singh *et al.*, 2010). Por lo tanto, el desarrollo de híbridos en trigo a gran escala requerirá de una comprensión más profunda de los efectos genéticos que explican la heterosis, la modificación de la arquitectura floral hacia estructuras más abiertas que permitan una liberación y una recepción de polen más eficiente (Whitford *et al.*, 2013) y mecanismos de hibridación más simples (Mette *et al.*, 2015).

Heredabilidad

En las Tablas 2.1 y 2.2 se presentan, respectivamente, las estimaciones de la heredabilidad en sentido amplio y realizada para las variables objeto de estudio.

Con respecto a la altura, los valores de H² y h²_R obtenidos fueron de 0.52 y 0.54 respectivamente, coincidiendo con estimaciones realizadas en estudios previos (Mohsin *et al.*, 2009; Saeed *et al.*, 2017). Ahmad *et al.* (2016) afirman que la coincidencia observada entre ambos tipos de estimaciones se debe a que la altura de planta en trigo es un carácter gobernado por genes en los que predomina un efecto aditivo, sumado al bajo número de genes involucrados en su determinación (Würschum *et al.*, 2015). Por su parte, Budak *et al.* (1995) destacan que los genes mayores que controlan el carácter presentan una respuesta estable en distintos ambientes, por lo que las interacciones genotipo ×

ambiente suelen ser no significativas. Consecuentemente, la selección en base a la altura de la planta puede llevarse a cabo desde las primeras generaciones segregantes (Acquaah, 2012).

Tabla 2.1. Varianzas y heredabilidad en sentido amplio para la altura de la planta y el número de granos por espiga.

Variables analizadas	δ^2_{P1}	δ^2_{P2}	δ^2_{F1}	δ^2_{F2}	H^2
Altura [cm]	49.9	32.4	28.9	77.4	0.52
Número de granos espiga ⁻¹	57.1	49.5	69.1	100.9	0.42

δ^2_{P1} : varianza del padre 1 (Baguette 13); δ^2_{P2} : varianza del padre 2 (Onix); δ^2_{F1} : varianza de la F1; δ^2_{F2} : varianza de la F2; H^2 : heredabilidad en sentido amplio

Tabla 2.2. Valores medios y heredabilidad realizada para la altura de la planta y el número de granos por espiga

Variables analizadas	F ₂		F ₃		DS	RS	h ² _R
	$\bar{x}_{S\ inf}$	$\bar{x}_{S\ sup}$	$\bar{x}_{1\ inf}$	$\bar{x}_{1\ sup}$			
Altura [cm]	43.5	57.8	67.7	75.4	14.3	7.7	0.54
Número de granos espiga ⁻¹	16.3	49.4	33.0	35.0	33.1	2.0	0.06

$\bar{x}_{S\ inf}$: media de las plantas F₂ con el valor promedio más bajo

$\bar{x}_{S\ sup}$: media de las plantas F₂ con el valor promedio más alto

$\bar{x}_{1\ inf}$: media de las F₃ derivadas de las plantas F₂ con el valor promedio más bajo

$\bar{x}_{1\ sup}$: media de las F₃ derivadas de las plantas F₂ con el valor promedio más alto.

DS: diferencial de selección

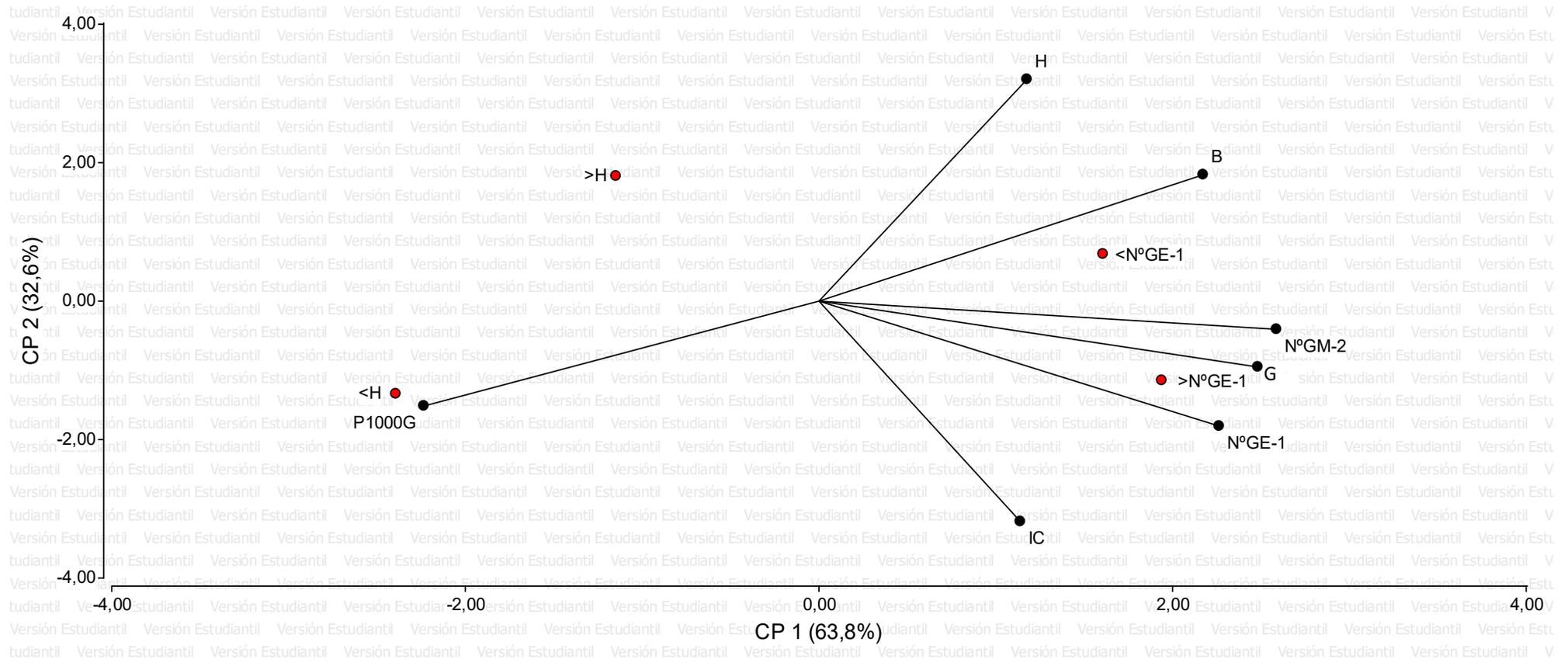
RS: respuesta a la selección

h²_R: heredabilidad realizada

Por su parte, el número de granos por espiga presentó una H^2 de 0.42 y h^2_R de 0.06. Singh *et al.* (2012) y Saeed *et al.* (2017) obtuvieron resultados semejantes en sus respectivos trabajos. La falta de concordancia en cuanto a la estimación de la heredabilidad en sentido amplio y realizada, radica en el mayor número de genes que gobiernan a este componente del rendimiento en grano (Zhang *et al.*, 2010), y a la eventual presencia de interacciones genotipo x ambiente. Al respecto, Mohammadi *et al.* (2010) y Farshadfar *et al.* (2012) observaron cómo el peso de la varianza del rendimiento en grano producto de las interacciones genotipo x ambiente fue cuatro veces mayor a la debida al efecto de los genotipos. En tal sentido, Biasutti y Nazar (2016) advierten que la selección fenotípica durante las generaciones tempranas para un carácter directamente ligado al rendimiento en grano, tal es el caso del número de granos por espiga, por lo general es ineficaz. Por su parte, Acquaah (2012) señala que es posible lograr mayores ganancias genéticas empleando estrategias de selección en base a pruebas de progenie, selección indirecta o asistida por marcadores moleculares.

A los fines estrictamente ilustrativos, en la Figura 2.1 se representa un análisis de componentes principales a través de un gráfico biplot (Di Rienzo *et al.*, 2018). En el mismo se puede observar, a partir del eje CP1, que el grupo seleccionado por mayor número de granos por espiga se asoció positiva y estrechamente con los vectores correspondientes al número de granos m⁻² y al del rendimiento en grano. Si bien el grupo seleccionado por menor altura se asoció positivamente con el vector del peso de mil granos, su asociación con el rendimiento en grano resultó negativa. En base a este tipo de análisis descriptivo, se puede inferir que a pesar de que el número de granos presentó una estimación de heredabilidad cercana a cero, se presenta como un carácter confiable toda vez que se pretenda usarlo como criterio de selección indirecta para incrementar el rendimiento en grano.

Figura 2.1: Gráfico biplot del análisis de componentes principales para los grupos de familias F₃ seleccionadas divergentemente por altura y número de granos por espiga



<H: grupo familias F₃ seleccionado por menor altura

>H: grupo familias F₃ seleccionado por mayor altura

<N°GE⁻¹: grupo familias F₃ seleccionado por menor número de granos por espiga

>N°GE⁻¹: grupo familias F₃ seleccionado por mayor número de granos por espiga

G: rendimiento en grano

B: biomasa aérea

IC: índice de cosecha

H: altura de la planta

P1000G: peso de mil granos

N°GE⁻¹: número de granos por espiga

N°GM⁻²: número de granos por metro cuadrado

Transgresividad

Los valores medios obtenidos en los caracteres analizados para los padres y cada familia se presentan en la Tabla 3.1. Se identificaron familias que superaron significativamente ($p < 0,05$) los límites marcados por los padres para los caracteres peso de mil granos, altura de la planta y duración de la etapa emergencia-antesis. Para el resto de los caracteres no se constataron expresiones transgresivas significativas. La discusión de los resultados principalmente se centrará en aquellas dos variables (peso de mil granos y duración de la etapa emergencia-antesis) que presentaron familias F₄ transgresivas en la dirección deseada.

En lo que respecta a la no aparición de familias transgresivas en cuanto al rendimiento en grano, valgan los siguientes saberes. Zhang (2010) y Wu *et al.* (2012) identificaron, respectivamente, 55 y 82 QTLs (loci de carácter cuantitativo) controlando el carácter rendimiento en grano distribuidos en todo el genoma del trigo. El elevado número de genes que gobiernan al carácter ocasiona que los efectos génicos paternos se compensen en la descendencia (Koide *et al.*, 2019), y la probabilidad de obtener individuos que posean sólo genes de efectos aditivos positivos o negativos al cabo de un cruzamiento biparental es muy baja. Los resultados obtenidos para el rendimiento en grano en el presente trabajo concuerdan con dicha hipótesis.

Para el carácter peso de mil granos se identificaron cuatro familias que superaron significativamente al padre con el mayor peso de mil granos, pero no se observaron familias que presentaran valores significativamente más bajos que el padre con menor peso de mil granos. Los resultados obtenidos en el presente trabajo concuerdan con los obtenidos en cebada, los cuales muestran que la frecuencia de líneas con segregación transgresiva hacia valores más altos es mayor a la de las líneas con valores más bajos (Kuczynska *et al.*, 2007). Sun *et al.* (2009) y Krishnappa *et al.* (2017) identificaron 4 y 5 QTLs, respectivamente, que explicaron el 30% de la varianza fenotípica observada entre líneas de trigo en cuanto al peso de mil granos. Estos resultados sugieren que si bien existen numerosos loci que controlan el peso de mil granos (Mao *et al.*, 2011), unos pocos loci de efectos mayores explican una gran proporción de la variabilidad genética, por lo que la probabilidad de que individuos segregantes acumulen alelos de efectos aditivos favorables y manifiesten valores transgresivos en generaciones tempranas es mayor.

Por otra parte, el análisis estadístico de la variable duración en días de la etapa emergencia-antesis permitió diferenciar seis grupos con diferencias significativas entre sí, con segregaciones transgresivas en ambas direcciones y con ambos padres ubicados al centro de la distribución. Este hecho sugiere que Onix y Baguette 13 portan genes con efectos aditivos que se complementan entre sí, lo cual explica su similitud fenológica y el grado de transgresividad puesta de manifiesto por su progenie a partir de la recombinación entre genes con efectos aditivos en el mismo sentido, tal cual como lo postulan Rieseberg *et al.* (1999) y Kuczynska *et al.* (2007).

Tabla 3.1. Valor medio de cada carácter analizado, para los 13 materiales de trigo evaluados

Biomasa aérea (kg ha ⁻¹)		Rendimiento en grano (kg ha ⁻¹)**		Índice de cosecha (%)	
Material	Valor medio	Material	Valor medio	Material	Valor medio
F4 - 114	14910 a*	F4 - 114	2485 a	F4 - 58	16.45 a
ONIX	16270 a	F4 - 58	2865 a	F4 - 114	16.65 a
F4 - 27	16435 a	F4 - 53	3165 a	F4 - 110	16.65 a
F4 - 48	17120 a	F4 - 27	3185 a	F4 - 52	17.05 a
F4 - 53	17235 a	F4 - 52	3195 a	F4 - 53	18.30 b
F4 - 58	17445 a	F4 - 110	3375 a	F4 - 27	19.35 b
F4 - 47	18160 a	F4 - 48	3420 a	BAGUETTE 13	19.65 b
BAGUETTE 13	18185 a	BAGUETTE 13	3585 a	F4 - 48	20.00 b
F4 - 111	18320 a	ONIX	3810 b	F4 - 45	21.15 b
F4 - 52	18705 a	F4 - 47	3920 b	F4 - 47	21.60 b
F4 - 29	18860 a	F4 - 45	4060 b	ONIX	23.60 c
F4 - 45	19125 a	F4 - 29	4475 b	F4 - 29	23.75 c
F4 - 110	20295 a	F4 - 111	4500 b	F4 - 111	24.50 c

Peso de mil granos (g)		Nº de granos por metro cuadrado		Nº de granos por espiga	
Material	Valor medio	Material	Valor medio	Material	Valor medio
ONIX	29.25 a	F4 - 114	7759 a	F4 - 27	24.0 a
F4 - 45	30.75 a	F4 - 27	8555 a	F4 - 48	30.0 b
F4 - 48	31.00 a	F4 - 58	9014 a	F4 - 58	30.0 b
F4 - 53	31.25 a	F4 - 52	9986 a	F4 - 29	30.5 b
F4 - 110	31.50 a	F4 - 53	10150 a	F4 - 114	30.5 b
F4 - 58	31.75 a	F4 - 110	10676 a	BAGUETTE 13	31.0 b
F4 - 114	31.75 a	BAGUETTE 13	10958 a	F4 - 53	31.0 b
F4 - 52	32.00 a	F4 - 48	11038 a	F4 - 111	31.5 b
BAGUETTE 13	32.75 a	F4 - 47	11481 a	F4 - 110	33.0 b
F4 - 47	34.00 b	F4 - 29	12028 a	ONIX	35.5 c
F4 - 111	35.25 b	F4 - 111	12799 a	F4 - 52	37.0 c
F4 - 27	37.25 b	ONIX	13084 a	F4 - 47	38.0 c
F4 - 29	37.25 b	F4 - 45	13331 a	F4 - 45	40.0 c

Altura (cm)		Etapa emergencia-antesis (días)	
Material	Valor medio	Material	Valor medio
F4 - 29	70.6 a	F4 - 45	106.5 a
F4 - 53	70.9 a	F4 - 29	109.5 a
F4 - 114	73.8 a	F4 - 110	112.0 b
ONIX	74.7 a	F4 - 111	112.5 b
F4 - 111	75.2 a	F4 - 47	113.5 b
F4 - 48	77.3 a	ONIX	115.0 c
F4 - 58	80.2 a	F4 - 27	116.5 c
BAGUETTE 13	80.3 a	F4 - 48	117.0 c
F4 - 47	81.1 a	F4 - 52	120.0 d
F4 - 45	81.7 a	F4 - 53	122.0 d
F4 - 27	82.8 a	BAGUETTE 13	122.0 d
F4 - 52	85.2 a	F4 - 58	128.0 e
F4 - 110	90.3 b	F4 - 114	141.5 f

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes para $p < 0,05$

**Para la variable Rendimiento en grano el valor de probabilidad fue del 10%

Con respecto al número de genes que gobiernan el carácter, la elevada frecuencia de líneas que presentaron fenotipos transgresivos, es un indicio de que pocos genes se encuentran involucrados en su determinación. En función de lo observado, se disiente con lo afirmado por Zanke *et al.* (2014) donde se identificaron 40 genes que tienen efecto sobre la duración en días desde emergencia a antesis en trigo; pero por otra parte, se coincide con Matsubara *et al.* (2008) quienes observaron en arroz la existencia de dos QTLs de efecto aditivo que explicaron el 80% de la varianza fenotípica para el carácter. En este caso, el reducido número de genes segregando para el carácter permite

identificar fácilmente individuos recombinantes que presentan fenotipos extremos en generaciones tempranas aún con un reducido número de familias evaluadas.

Los valores más altos de rendimiento en grano se correspondieron con periodos de DAA más cortos. De esta forma, la duración del período emergencia-antesis resulta de interés para el fitomejorador, ya que fue posible obtener una transgresividad explícita para DAA, producto de una transgresividad significativa, acompañada con una transgresividad implícita no significativa para mayor rendimiento en grano. Del total de once familias F₄ evaluadas, aquellas identificadas como F₄-29, F₄-45 y F₄-11, transgresivas con una menor duración de DAA, fueron las que brindaron los más altos rendimientos en grano. Las condiciones de estrés hídrico para el cultivo de trigo se suelen acentuar hacia la salida del invierno (Martellotto *et al*, 2005), por lo que se debería prestar atención a lo que la naturaleza nos señala (selecciona), es decir, un material segregante que recombine altos rendimientos con un ciclo de cultivo más bien corto.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Abel S, Mollers C, Becker H.C. (2005). Development of synthetic Brassica napus lines for the analysis of “fixed heterosis” in allopolyploid plants. *Euphytica* 146:157–163.

Acquaah, G. (2012). Breeding hybrid cultivars: Hybrid vigor. In Acquaah, G. *Principles of Plant Genetics and Breeding* (p. 355 – 373). Croydon: Wiley – Blackwell.

Acquaah, G. (2012). Introduction: What is plant breeding?. In Acquaah, G. *Principles of Plant Genetics and Breeding* (p. 3 – 21). Croydon: Wiley – Blackwell.

Acquaah, G. (2012). Introduction to quantitative genetics. In Acquaah, G. *Principles of Plant Genetics and Breeding* (p. 63 - 94). Croydon: Wiley – Blackwell.

Ahmad I., Mahmood N., Khaliq I. and Khan N. (2016). Genetic analysis for five important morphological attributes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *The Journal of Animal & Plant Sciences* 26(3), 725-730.

Akbar M., Anwar J., Hussain M., Iqbal M.M., Sabir W. (2010). Heterosis and heterobeltiosis for grain yield improvement in bread wheat. *Journal of Agricultural Research*, 48 (1).

Arizu, A., Castro, V., Gallacher, M. (2008). Impacto Económico del Conocimiento Científico: El Caso de la Genética Vegetal. *Revista de Economía y Estadística, Cuarta Época*, 46(1), 45-68.

Biasutti C.A., Nazar M.C. (2016). Endocría y Heterosis. En Biasutti C.A., Nazar M.C. *Mejoramiento Genético Vegetal: Principios y Procedimientos* (p. 32-42). Cátedra de Mejoramiento Vegetal, FCA, UNC.

Biasutti C.A., Nazar M.C. (2016). Heredabilidad. En Biasutti C.A., Nazar M.C. *Mejoramiento Genético Vegetal: Principios y Procedimientos* (p. 68-74). Cátedra de Mejoramiento Vegetal, FCA, UNC.

Braun, H. J., G. Atlin, and T. Payne. (2010). Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change. In M. P. Reynolds, ed. *Climate change and crop production. CABI Climate Change Series*. Pp. 115 – 138.

Budak N., Baenziger P.S., Eskridge K.M., Baltensperger D. and Moreno-Sevilla B. (1995). Plant Height Response of Semidwarf and Nonsemidwarf Wheats to the Environment. *Crop Science* 35, 447-451.

Castro, A.J., Hayes, P., Viega, L. and Vales, I. (2008). Transgressive segregation for phenological traits in barley explained by two major QTL alleles with additivity. *Plant Breeding*, 127: 561-568. doi:10.1111/j.1439-0523.2008.01520.x.

- Çifci E. A. (2012). Estimate of heterosis, correlation and path analysis for grain yield per spike and some agronomic traits on durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 22(3), 747-752.
- Compton, W. A. (1977) . Research Notes: Heterosis and additive X additive epistasis. *Soybean Genetics Newsletter*, 4 (23).
- de Vicente, M. C. and Tanksley, S. D. 1993. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics*, 134 (2): 585 – 596.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- Edwards IB (2001) Origin of cultivated wheat. In: Bonjean AP, Angus WJ (Ed.) *The world wheat book—a history of wheat breeding*, 1. Lavoisier publishing, Paris, pp 1019–1045.
- Evenson, R.E., Gollin D. (2003). Assessing the impact of the Green Revolution: 1960 to 2000. *Science*, 300, 758 – 761.
- FAO. (2009). “How to Feed the World in 2050” on FAO Expert Meeting. Rome.
- Farshadfar E., Mohammadi R., Aghae M. and Vaisi Z. (2012). GGE biplot analysis of genotype x environment interaction in wheat-barley disomic addition lines. *Australian Journal of Crop Science* 6(6), 1074-1079.
- Goodman M.M. (1965). Estimates of genetic variance in adapted and exotic populations of maize. *Crop Science* 5: 87-90.
- Goodnight C.J. (1999). Epistasis and Heterosis. In J.G. Coors and S. Pandey (Ed.), *Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops* (p. 59 – 68).
- Hill W.G. (1972). Estimation of Realised Heritabilities from Selection Experiments: I. Divergent Selection. *Biometrics* 28(3), 747-765.
- Holland J.B., Nyquist W.E. and Cervantes-Martínez C.T. (2003) Estimating and Interpreting Heritability for Plant Breeding: An Update.
- Isaía J.A. and R.H. Maich. (2009). Realized Heritability Estimates during a Cyclical Process of Selection and Intercrossing in Bread Wheat and Hexaploid Triticale. *Cereal Research Communications* 37(4), 559–565.
- Julio A. Di Rienzo; Fernando Casanoves; Mónica G. Balzarini; Laura González; Margot Tablada y C. W. Robledo. (2011). InfoStat version 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>.
- Kindred D.R. and Gooding M.J. (2005). Heterosis for yield and its physiological determinants in wheat. *Euphytica*, 142, 149-159. doi: 10.1007/s10681-005-1250-y.
- Koide, Y., Sakaguchi, S., Uchiyama, T., Ota, Y., Tezuka, A., Nagano, A. J., Kishima, Y. (2019). Genetic Properties Responsible for the Transgressive Segregation of Days to Heading in Rice. *G3: GENES, GENOMES, GENETICS*, 9 (5): 1655-1662. <https://doi.org/10.1534/g3.119.201011>.
- Krishnappa, G., Singh, A. M., Chaudhary, S., Ahlawat, A. K., Singh, S. K., Shukla, R. B., Jaiswal, J. P., Singh, G. P., & Solanki, I. S. (2017). Molecular mapping of the grain iron and zinc concentration, protein content and thousand kernel weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). *PloS one*, 12(4), e0174972. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174972>.
- Kuczyńska, A., Surma, M., & Adamski, T. (2007). Methods to predict transgressive segregation in barley and other self-pollinated crops. *Journal of Applied Genetics*, 48(4), 321–328. doi:10.1007/bf03195228.
- Kumar, A., Mishra V.K., Vyas R.P. and Singh V. (2011). Heterosis and combining ability analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 3(10), 209-217.

- Lantican, M.A., Dubin, M.J., Morris, M.L. (2005). Impacts of International Wheat Breeding Research in the Developing World, 1988 – 2002. CIMMYT, Mexico, DF.
- Longin, C.F.H., Mühleisen, J.M., Maurer H.P., Zhang, H., Gowda M., Reif J.C. (2012). Hybrid breeding in autogamous cereals. *Theoretical and Applied Genetics*, 125:1087–1096.
- Longin, C.F.H., Reif, J.C. and Würschum T. (2014). Long-term perspective of hybrid versus line breeding in wheat based on quantitative genetic theory. *Theoretical and Applied Genetics*, 127: 1635-1641.
- Mao, D., Liu, T., Xu, C., Li, X., & Xing, Y. (2011). Epistasis and complementary gene action adequately account for the genetic bases of transgressive segregation of kilo-grain weight in rice. *Euphytica*, 180(2), 261–271. doi:10.1007/s10681-011-0395-0.
- Martellotto, E.; Salinas, A.; Salas, P. H.; Lovera, E.; Giubergia, J. P.; Capuccino, V.; Lopez, C.; Signorile, O.; Lingua, S.; Alvarez, C.; Cantarero, M. y G. Viotti. 2005. Boletín N° 9 E.E.A. INTA Manfredi – Área Recursos Naturales y Agronomía. Proyectos Regionales de Agricultura Sustentable. *Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*.
- Matsubara, K., Kono, I., Hori, K., Y. Nonoue, N. Ono, A. Shomura, T. Mizubayashi, S. Yamamoto, U. Yamanouchi, K. Shirasawa, T. Nishio & M. Yano. (2008). Novel QTLs for photoperiodic flowering revealed by using reciprocal backcross inbred lines from crosses between japonica rice cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 117, 935–945. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0833-0>.
- Mette M.F., Gils M., C. Friedrich, H. Longin , and Reif J.C. (2015) Hybrid Breeding in Wheat. In Ogihara Y., Takumi, S., Handa H. (Ed.), *Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field. Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium* (p. 225-232). Tokyo: Springer.
- Mohammadi R., Roustaii M., Haghparast R., Roohi E., Solimani K., Ahmadi M.M., Abedi G.R. and Amri A. (2010). Genotype × Environment Interactions for Grain Yield in Rainfed Winter Wheat Multi-Environment Trials in Iran. *Agronomy Journal* 102 (5), 1500-1510.
- Mohsin T., Khan N. and Naqvi F.N. (2009). Heritability, phenotypic correlation and path coefficient studies for some agronomic characters in synthetic elite lines of wheat. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 7 (3&4): 278 – 282.
- Pierce B.A. (2016). Genética cuantitativa. En Pierce B.A. *Genética: Un enfoque conceptual* (p. 645-678). Editorial Médica Panameericana.
- Rasul I., Khan A.S. and Ali Z. (2002). Estimation of Heterosis for Yield and some Yield Components in Bread Wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 4(2), 214-216.
- Ray DK, Mueller ND, West PC, Foley JA (2013) Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLoS ONE* 8(6): e66428. doi:10.1371/journal.pone.0066428.
- Rebetzke G.J., Condon A.G., Richards R.A. and G.D. Farquhar. (2002). Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Sciences* 42: 739-745.
- Rieseberg, L. H., Archer, M. A., Wayne R. K. (1999). Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity*, 83: 363 – 372. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00617.x>.
- Rieseberg, L. H., Widmer, A., Arntz, A. M., & Burke, B. (2003). The genetic architecture necessary for transgressive segregation is common in both natural and domesticated populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1434), 1141–1147. doi:10.1098/rstb.2003.1283.
- Saeed, M., and I.H. Khalil. (2017). Combining ability and narrow-sense heritability in wheat (*Triticum aestivum* L.) under rainfed environment. *Sarhad Journal of Agriculture*, 33(1): 22-29.
- Sharma, I., Tyagi, B.S., Singh, G., Venkalesh, K., and Gupta, O.P. (2015). Enhancing wheat production – A global perspective. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 85(1), 3 – 13.

- Singh A.K., Singh S.B., Singh A.P. and Sharma A.K. (2012). Genetic variability, character association and path analysis for seed yield and its component characters in wheat (*Triticum aestivum L.*) under rainfed environment. *Indian Journal of Agricultural Research*, 46 (1), 48-53.
- Singh M., Devi E.L., Aglawe S., Kousar N. and Behera C. (2013). Estimation of Heterosis in Different Crosses of Bread Wheat (*Triticum aestivum L.*). *The Bioscan*, 8(4), 1393-1401.
- Singh, R. P., Rajaram, S., Miranda, A., Huerta-Espino, J. & Autrique E. (1998). Comparison of two crossing and four selection schemes for yield, yield traits, and slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Euphytica* 100: 35-43.
- Singh S.K., Chatrath R, Mishra B (2010). Perspective of hybrid wheat research: a review. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 80:1013–1027.
- Snape JW. (1997). Application of doubled haploid lines in plant breeding and genetical research: current issues and approaches. In: Krajewski P, Kaczmarek Z, eds. *Advances in biometrical genetics. Proceedings of the 10th Meeting of the Eucarpia Section Biometrics in Plant Breeding*, 14–16 May 1997, Poznan, Poland: 35–46.
- Sun, X.-Y., Wu, K., Zhao, Y., Kong, F.-M., Han, G.-Z., Jiang, H.-M., Li, S.-S. (2008). QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*, 165(3), 615–624. doi:10.1007/s10681-008-9794-2.
- Wang, J., van Ginkel, M., Podlich, D., Ye, G., Trethowan, R., Pfeiffer W., DeLacy, I.H., Cooper, M. and Rajaram, S. (2003). Comparison of Two Breeding Strategies by Computer Simulation. *Crop Science* 43: 1764-1773.
- Whitford R, Fleury D, Reif JC, Garcia M., Okada T., Korzun V. and Langridge P. (2013) Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production. *J Exp Bot*, 64: 5411–5428.
- Wu, X., Chang, X., & Jing, R. (2012). Genetic Insight into Yield-Associated Traits of Wheat Grown in Multiple Rain-Fed Environments. *PLoS ONE*, 7(2), e31249. doi:10.1371/journal.pone.0031249.
- Würschum T., Langer S.M. and Longin C.F. (2015). Genetic control of plant height in European winter wheat cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*. DOI: 10.1007/s00122-015-2476-2.
- Zanke C., Ling J., Plieske J., Kollers S., Ebmeyer E., Korzun V., Argillier O., Stiewe G., Hinze M., Beier S., Ganai M.W. and Röder M.S. (2014). Genetic architecture of main effect QTL for heading date in European winter wheat. *Frontiers in Plant Science*, 5 (217): 1 - 12. doi: 10.3389/fpls.2014.00217.
- Zhang K., Tian J., Zhao L., Wang S. (2008). Mapping QTLs with epistatic effects and QTL×environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *Journal of Genetics and Genomics*, 35, 119-127.
- Zhang, L.-Y., Liu, D.-C., Guo, X.-L., Yang, W.-L., Sun, J.-Z., Wang, D.-W., & Zhang, A. (2010). Genomic Distribution of Quantitative Trait Loci for Yield and Yield-related Traits in Common Wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(11), 996–1007. doi:10.1111/j.1744-7909.2010.00967.x.