



Índice Meiótico en Triticale Hexaploide. Análisis y Corrección

Ricardo Maich y Diana Manero de Zumelzú

Genética. Departamento de Fundamentación Biológica. Facultad de Ciencias Agropecuarias.

Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. CC: 509.

Correspondencia: dmanero@agro.uncor.edu

ABSTRACT

This review article on triticale comprises an investigation carried out along a period of twenty years. This cereal is a man-made species created a century ago with the purpose of joining outstanding characteristics of wheat and rye. These are basic studies on hexaploid triticale (the wheat progenitor is tetraploid) which show continuity between cytological studies and those related to the reproductive potential of this species. The review contains a chronological analysis of concatenated stages related with inter- and intra-variety cytological behaviour, environmental influence on the meiotic irregularity expression, direct (heritability) and indirect breeding of these characters, and microevolution. These aspects are important descriptors of materials with more than one genome and should be taken into account when a genetic breeding program is started.

RESUMEN

La presente revisión bibliográfica referida al triticale, una especie alopoliploide creada por el hombre con la intención de reunir características sobresalientes del trigo y del centeno hace más de un siglo, abarca un período de veinte años de investigación continua. Se trata de estudios básicos llevados a cabo sobre triticale hexaploide (progenitor trigo tetraploide) en los que se observa la continuidad entre aquéllos de índole estrictamente citológico y los relacionados al potencial reproductivo. Comprende un análisis por etapas cronológicamente concatenadas en las que se abordan aspectos relacionados al comportamiento citológico inter e intravarietal, influencia del ambiente sobre la expresión de las irregularidades meióticas, mejoramiento directo (heredabilidad) e indirecto de éstas y su microevolución. Estos aspectos que son importantes descriptores de materiales que involucran más de un genoma, deberían ser tenidos en cuenta como sólida orientación al momento de iniciarse un programa de mejora genética.

Palabras clave: triticale hexaploide; índice meiótico; variabilidad genética; influencia ambiental; heredabilidad; cambios microevolutivos

Introducción

El triticale es un alopoliploide (híbrido interespecífico cuyo número cromosómico se ha duplicado) que procede del cruzamiento entre el trigo y el centeno. Para su obtención puede utilizarse como progenitor materno tanto el trigo para pan (que cruzado por el centeno dará lugar a triticales octoploides) como

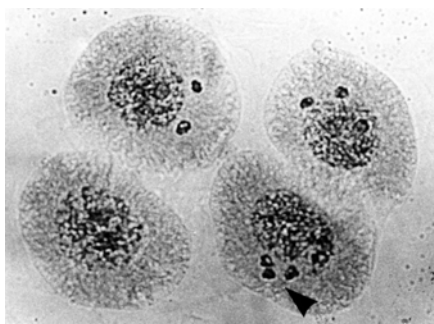
el trigo para fideos o duro (que dará lugar a triticales hexaploides). Los triticales comercializados en la actualidad proceden de cruzamientos entre trigo duro y centeno. Estos híbridos en su primera etapa de formación pasan una fuerte barrera de esterilidad debida a la ausencia de homología entre los cromosomas de los genomas que lo componen. La normalidad en el comportamiento meiótico es esperable a nivel del

alopoliploide, aunque ocurren fallas en el apareamiento cromosómico durante la profase meiótica conducentes a irregularidades diversas.

La presente revisión bibliográfica abarca un análisis por etapas cronológicamente concatenadas en las que se abordan aspectos relacionados al comportamiento citológico inter e intravarietal, influencia del ambiente sobre la expresión de las irregularidades meióticas, mejoramiento directo (heredabilidad) e indirecto de éstas y su microevolución.

Suelen considerarse distintos indicadores para medir la normalidad con la que se desarrolla la meiosis, como por ejemplo, ausencia de micronúcleos en micrósporas. Si bien Manero de Zumelzú et al. (1995) determinaron una asociación estrecha entre índice meiótico o porcentaje de tétrades normales e índices de tétrades o porcentaje de micrósporas normales a nivel de genotipos con altos porcentajes de normalidad, la presente revisión se basa fundamentalmente en el análisis del carácter índice meiótico. La figura 1 muestra una tétrade de triticale hexaploide con micronúcleos en tres de sus micrósporas.

Figura 1. Tétrade de triticale hexaploide. La flecha señala micronúcleos en una de las micrósporas



Comportamiento citológico intervarietal

Ochoa de Suárez et al. (1986) estudiaron la estabilidad citológica a través del análisis de irregularidades meióticas en cinco genotipos de triticale hexaploide. Las irregularidades meióticas analizadas fueron: univalentes en metafase I, laggards en anafase I y micronúcleos en tétrades. Focalizando nuestra atención en las aberraciones objeto de la revisión actual, porcentaje de tétrades normales o sin micronúcleos (índice meiótico), se observa un intervalo de variación entre 75.8% (cv Rosner) y 54.3% (línea experimental 0205), lo que nos indica presencia de variabilidad a nivel de genotipos. Resultados similares fueron obtenidos por Manero de Zumelzú et al. (1992) en cinco genotipos, de los cuales dos fueron comunes a los analizados por Ochoa de Suárez et al. (op cit) (Fig. 2).

Figura 2. Variabilidad en cuanto a micrósporas normales respecto a la media (= 100) en cinco genotipos evaluados durante un bienio (tomada de Manero de Zumelzú et al., 1992)

variedades	%	80	90	100	110	120
DON FRANK						
CACHIRULO						
ROSNER						
DON SANTIAGO						
JENKINS TA 203						

Comportamiento citológico intravarietal

Manero de Zumelzú et al. (1992) constataron diferencias estadísticamente significativas entre medias de líneas derivadas de selección intravarietal en sólo uno de los dos cultivares analizados (Fig. 3). Estos resultados, sumados a la variabilidad intervarietal, nos permiten ampliar el concepto de estabilidad meiótica. Tal es así que un genotipo que se distingue en cuanto a los altos valores de normalidad (estable) puede poseer variabilidad interna en cuanto a este aspecto (inestabilidad genética), es decir, presenta heterogeneidad susceptible de ser aprovechada a través de selección. Tal variabilidad genética a nivel intravarietal advierte que a pesar de haber alcanzado altos valores de normalidad (estabilidad citológica) el genotipo sigue manifestando desacoples entre los genomas constituyentes del alopoliploide (inestabilidad genética).

Figura 3. Variabilidad en cuanto a micrósporas normales respecto a la media (= 100) de diez líneas seleccionadas dentro del cultivar Don Frank al cabo de un trienio de evaluación (tomada de Manero de Zumelzú et al., 1992)

líneas	%	80	90	100	110	120
3						
5						
7						
13						
43						
45						
50						
80						
86						
87						

Influencia del ambiente sobre el comportamiento citológico

Merker (1971), citado por Ochoa de Suárez et al. (1986), señala que las irregularidades meióticas estarían determinadas poligénicamente y que serían altamente influenciadas por el ambiente. Precisamente, en el trabajo de Ochoa de Suárez et al. (op cit) se verifica cómo el porcentaje de tétrades normales en cuanto a la presencia de micronúcleos varía según el año de recolección, alcanzando en algunos casos un intervalo de variación del 40% (83,06% versus 47,45%) (Tabla I). Otro aspecto que distingue a un carácter de herencia compleja es que no solamente está influenciado por el ambiente, sino que los genotipos constituyentes de la población interactúan con él. En ese sentido, Manero de Zumelzú et al. (1992) ponen en evidencia, análisis estadístico de por medio, interacciones genotipo x año altamente significativas con respecto a la variable porcentaje de microsporas normales en cinco genotipos de triticale hexaploide.

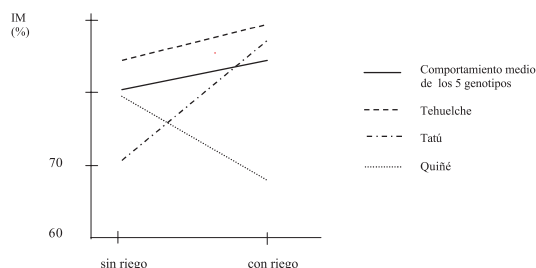
Tabla I. Porcentaje de tétrades normales en cinco genotipos de triticale analizados durante dos años (1972 y 1977) (adaptada de Ochoa de Suárez et al., 1986)

líneas	%	80	90	100	110	120
3						
5						
7						
13						
43						
45						
50						
80						
86						
87						

La experiencia de Ordóñez et al. (1997) nos demuestra que el comportamiento citológico en tres de los seis genotipos evaluados varió según el manejo del cultivo. Los genotipos Tatú y Tehuelche pusieron de manifiesto sus más altos valores de índice meiótico cuando el cultivo recibió un suministro adicional de agua, en cambio el genotipo Quiñé redujo significativamente sus valores de normalidad bajo esta condición ambiental; lo inverso ocurrió cuando los materiales se desarrollaron en condiciones de secano (Fig. 4). Este comportamiento diferencial de las variedades sometidas a diferentes condiciones hídricas permite establecer un nuevo concepto de estabilidad, el de índole ambiental. En

tal sentido, se denominan genotipos estables aquéllos cuyos comportamientos responden a la media ambiental; y genotipos inestables, cuando se apartan del paralelismo con respecto a ésta.

Figura 4. Comportamiento del índice meiótico (IM) en tres genotipos sujetos a dos regímenes hídricos



Heredabilidad del índice meiótico y respuestas correlacionadas

Tal como se expresó anteriormente, la revisión bibliográfica hecha hasta el momento, apunta a caracterizar a la variable índice meiótico como un carácter de herencia poligénica influenciado por el ambiente. Por lo general aquellos caracteres gobernados por muchos genes tienden a poseer una baja heredabilidad (cerca al 0% hasta 30%). Los resultados obtenidos por Maich & Manero de Zumelzú (1998) muestran para el índice meiótico una heredabilidad realizada del 38%, lo que nos indica un importante margen de variabilidad genética proclive de ser aprovechada para el mejoramiento del carácter. Esta afirmación encuentra respaldo en los resultados de Manero de Zumelzú et al. (2002) donde se constató, al cabo de un trienio de evaluación, una respuesta directa a la selección disruptiva significativa para este carácter. Un indicio respecto a la asociación entre el comportamiento meiótico y el reproductivo en cuanto al número de semillas por espiga, fue brindada por Manero de Zumelzú et al. (1992), donde un $r = 0.81$ se estimó a nivel intravarietal. Sin embargo, el intento por parte de Manero de Zumelzú et al. (2002) por determinar la existencia de respuestas correlacionadas respecto a distintos caracteres agronómicos, no brindó asociación alguna entre el índice meiótico y nueve de los diez caracteres agronómicos analizados (Tabla II).

Tabla II. Valores medios e intervalo de variación (entre paréntesis) correspondientes a un trienio de evaluación (1997-98-99) en once caracteres de familias F_2 derivadas de *triticale hexaploide*, clasificadas disruptivamente (grupo inferior y superior) según el índice meiótico (adaptada de Manero de Zumelzú et al., 2002)

			variedades parentales	
	inferior	superior	Tatú	Don Frank
Rendimiento en grano (g m ⁻²)	171.8 (45.0-285.3)	n.s.	182.5 (136.3-250.0)	250.0 98.5
Número de espiguillas por espiga	29.7 (26.9-32.5)	n.s.	29.6 (26.4-33.3)	25.7 30.5
Número de granos por espiga	42.8 (26.1-53.0)	n.s.	41.3 (26.9-60.2)	48.8 29.0
Número de granos por espiguilla	1.44 (0.90-1.80)	n.s.	1.38 (0.90-1.80)	1.90 0.95
Rendimiento en grano por espiga (g)	1.73 (0.80-2.40)	n.s.	1.50 (1.20-2.30)	2.04 0.86
Índice meiótico (%)	43.8 (29.9-56.7)	**	54.1 (41.1-70.4)	32.7 58.1
Rendimiento en biomasa (g m ⁻²)	736.7 (366.7-1122.3)	*	830.9 (589.7-1066.0)	796.5 1024
Índice de cosecha (%)	22.5 (11.2-28.4)	n.s.	21.7 (16.8-28.2)	31.4 9.6
Número de granos m ⁻²	4676.5 (1534.6-7336.6)	n.s.	4798.9 (3705.0-6130.0)	6493.5 3634.0
Número de espigas m ⁻²	158.2 (93.3-216.0)	n.s.	182.2 (149.3-228.3)	178.5 141.0
Peso de 1000 granos (g)	36.2 (28.0-43.0)	n.s.	37.9 (28.7-42.5)	38.5 27.1

* diferencias significativas (P = 0.05)

** diferencias altamente significativas (P = 0.01)

n.s. diferencias no significativas

Mejoramiento indirecto del índice meiótico

Los resultados de Maich & Manero de Zumelzú (1998), Manero de Zumelzú et al. (1998), Maich et al. (1999) y Manero de Zumelzú et al. (2002) muestran de manera inequívoca que el intento por mejorar el índice meiótico sólo a través del número de semillas por espiguilla (parámetro de fertilidad), resultó infructuoso. Sin embargo, en todos los casos, el grupo seleccionado divergentemente en cuanto a la mayor fertilidad de la espiguilla manifestó un mayor valor de índice meiótico respecto al grupo caracterizado como agrónomicamente inferior (Tabla III).

Tabla III. Valores medios del índice meiótico correspondientes a dos grupos de familias F_2 derivadas seleccionadas divergentemente por el número de semillas por espiguilla (adaptada de Maich et al., 1999; Manero de Zumelzú et al., 2002)

	superior	inferior
1997	55.36 (a)	47.98 (ab)
1998	38.27 (a)	31.46 (a)
1997-98	46.81 (ab)	39.72 (b)
1997-98-99	49.40 (a)	45.00 (a)

Medias seguidas por la misma letra sobre la fila no difieren al 5% de probabilidad

En cambio, los resultados de Maich & Ordóñez (2003) y Ordóñez et al. (2006) muestran que sí se pudo modificar significativamente el índice meiótico cuando el criterio de selección contempló más de un carácter de índole agrónomico (índice de selección). En ambos

casos se evaluó el índice meiótico en muestras de familias seleccionadas divergentemente según el índice constituido oportunamente por 18 u 11 variables, respectivamente (Tabla IV).

Tabla IV. Valores medios para el índice meiótico (%) correspondientes a dos grupos de familias S_1 derivadas en *triticale hexaploide* seleccionadas divergentemente (grupos superior e inferior) según un índice de selección constituido por 18 u 11 variables agronómicas (adaptada de Maich & Ordóñez, 2003; Ordóñez et al., 2006)

grupo	índice con 18 variables	índice con 11 variables
superior	68 a	54 a
inferior	59 b	44 b

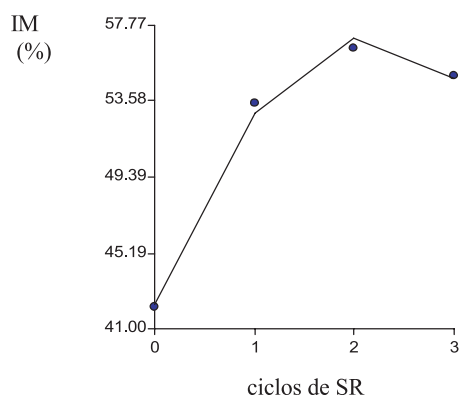
Medias seguidas por la misma letra sobre la columna no difieren al 5% de probabilidad

Cambios microevolutivos en cuanto al índice meiótico

En *triticale hexaploide* la selección recurrente (proceso cíclico de selección y recombinación génica) ha sido utilizada de manera exitosa para modificar artificialmente las frecuencias génicas de los alelos involucrados en la determinación de los caracteres objeto de mejora (Maich et al., 2001; Manero de Zumelzú & Maich, 2002). El progreso genético se mide periódicamente mediante el muestreo de individuos dentro de cada una de las poblaciones relacionadas filogenéticamente. En general, a la población original se la denomina C_0 mientras que aquéllas derivadas a partir de ésta, C_1, \dots, C_n . Probablemente el mejoramiento del comportamiento meiótico en *triticale*, esté asociado al progreso genético en cuanto a su rendimiento en semilla. En tal sentido los resultados de Torres et al. (2002) confirman tal presunción, ya que la aparición de una familia recombinante agronómica y citológicamente superior se verificó al cabo de la segunda instancia de recombinación génica (C_1), no así en cambio, a nivel de la población original (C_0). Los resultados de Ordóñez et al. (2006) avalan lo ulteriormente expuesto luego de constatar que el comportamiento meiótico de una nueva especie tiende a la normalidad cuando los genotipos agrónomicamente superiores se cruzan entre sí con el objetivo de constituir una nueva población (Fig. 5).

La continuidad entre los estudios de índole estrictamente citológico y aquéllos relacionados al potencial reproductivo de una especie creada por el hombre, constituye la base para el razonamiento sobre el que se sustenta la tarea reseñada.

Figura 5. Relación entre el índice meiótico (IM) y los ciclos de selección recurrente (SR) (tomada de Ordóñez et al., 2006)



Bibliografía

- Maich R, Cavaleri P, Costero B, Torres L E and Manero de Zumelzú D (2001). Genetic progress in systematical breeding for grain yield in hexaploid triticale. *J. Genet. & Breed.* 55: 319-324.
- Maich R, Costero B and Manero de Zumelzú D (1999). The meiotic index in hexaploid triticale. Direct and indirect ways to improve it. *Caryologia* 52 (3-4): 127-129.
- Maich R and Manero de Zumelzú D (1998). Spikelet fertility and meiotic index in hexaploid triticale. Realized heritabilities and correlated responses for agronomical traits. *Cereal Res. Commun.* 26 (4): 433-437.
- Maich R and Ordóñez A (2003). Improved meiotic index in hexaploid triticale (*Triticosecale Wittmack*). *Cytologia* 68 (3): 303-306.
- Manero de Zumelzú D, Cavaleri P, Maich R (1998). Respuestas directa e indirecta a la selección para el carácter índice meiótico en triticale hexaploide. *Agriscientia* XV: 55-58.
- Manero de Zumelzú D, Costero B, Cavaleri P, Maich R (2002). Selection responses for some agronomic traits in hexaploid triticale. *Agriscientia* XIX: 45-50.
- Manero de Zumelzú D and Maich R (2002). The effectiveness of the intrapopulation selection methods in hexaploid triticale. 5TH Int. Triticale Symp. Proc. pp : 37-39. Polonia.
- Manero de Zumelzú D, Maich R, Juárez A (1995). Cytological Disorders in Hexaploid Triticale (*Triticosecale Wittmack*). Association and Stability between two Indexes. *Cytologia* 60: 303-305.

- Manero de Zumelzú D, Ordóñez A, Maich R, Torres, L (1992). Meiotic irregularities in hexaploid triticale (*Triticosecale Wittmack*). *Cereal Res. Commun.* 20 (1-2): 125-130.
- Merker A (1971). Cytogenetic investigations in hexaploid triticale. I Meiosis, aneuploidy and fertility. *Hereditas* 68: 281-290.
- Ochoa de Suárez B, Manero de Zumelzú D and Macchiavelli R (1986). Citogenética de triticales. Aberraciones meióticas en triticales hexaploides. *Rev. Cs. Agropec V*: 35-44.
- Ordóñez A, Torres L E, Costero B and Maich R (2006). Cytological microevolutive changes in hexaploid triticale (*X Triticosecale Wittmack*). *Caryologia*. 59 (2): 112-115.
- Ordóñez A, Torres L, Maich R and Manero de Zumelzú D (1997). Genotype, environmental and GxE interactions effects on the meiotic index in hexaploid triticale (*Triticosecale Wittmack*). *Agriscientia* XIV: 43-46.
- Torres L E, Maich R and Manero de Zumelzú D (2002). Is it possible to obtain cytologically superior recombinants within a cyclically grain yield improved hexaploid triticale population? *Caryologia* 55 (2): 135-138.

Agradecimientos

Se agradece la fotografía a la Ing. Agr. Adriana Ordóñez y a la Biól Lorena Torres.