

Respuestas varietales a vernalización y fotoperíodo en variedades de trigo para doble propósito

Variety responses to vernalization and photoperiod in double purpose wheat varieties

Morant AE, HD Merchán, EE Lutz

Resumen. La respuesta a vernalización en trigo es controlada por tres alelos recesivos, identificados y localizados, lo cual permite caracterizar variedades a través de su análisis genético. No obstante, se desconoce si igual constitución genética en dichos *loci* en distintas variedades implica igual requerimiento de horas de frío, así como su interacción con el fotoperíodo para su inducción. Por lo tanto, se planificó un experimento con variedades portadoras de los alelos (*vrn-A1*, *vrn-B1*, *vrn-D1*), condición extrema de requerimientos de vernalización, con el propósito de comparar la duración de la fase vegetativa bajo distintos fotoperíodos. El estudio se realizó en invernáculo con cuatro variedades de trigo aptas para doble propósito. Los tratamientos ensayados fueron 8, 6, 4, 2 y 0 semanas de vernalización, y dos fotoperíodos: natural - Fn - (aproximadamente 10 h) y extendido - Fe - (18 h). En antesis se estimó el número de días a floración (DaF) desde la fecha del trasplante. Los resultados de este estudio demostraron que: (1) la presencia de los tres alelos recesivos no aseguraría un comportamiento idéntico de las variedades bajo los fotoperíodos probados; (2) las variedades utilizadas saturaron sus requerimientos con cantidades comparables de horas de frío. Sin embargo, el acortamiento del período a floración no determinó una misma respuesta en todas las variedades, y (3) los resultados obtenidos indicarían una posible complementación de los efectos de la vernalización y los fotoperíodos. Sin embargo, no se debería descartar alguna regulación proveniente del genotipo residual de cada variedad sobre los genes de respuesta a la vernalización.

Palabras clave: Trigo; Doble propósito; Variedades; Vernalización; Fotoperíodo.

Abstract. The wheat vernalization response is controlled by three recessive alleles identified and located, that allows to characterize varieties through genetic analysis. However, it is unknown whether the same genetic constitution at a *loci* scale in different varieties implies the same (1) requirement of cold hours, and (2) interaction with the photoperiod for induction. Therefore, we conducted an experiment with varieties carrying the alleles (*vrn-A1*, *vrn-B1*, *vrn-D1*), extreme condition of vernalization requirements, to compare the duration of the vegetative phase under different photoperiods. The study was conducted in a greenhouse with four varieties of double purpose wheat. The treatments were 8, 6, 4, 2 and 0 weeks of vernalization, and two photoperiods: natural - Fn - (approximately 10 h), and extended - Fe - (18 h). At the time of anthesis the number of days to flowering (DaF) since transplantation date was determined. We demonstrated that: (1) the presence of the three recessive alleles does not guarantee an identical performance in the varieties under the tested light regimes; (2) all varieties saturated their requirements with comparable amounts of chilling hours. However, shortening of the flowering period did not determine the same response in all varieties, and (3) our results suggest potential complementary effects of vernalization and photoperiod. However, some regulation coming from the residual genotype of each variety should not be overlooked on genes accountable for responses to vernalization.

Keywords: Wheat; Dual purpose; Varieties; Vernalization; Photoperiod.

INTRODUCCIÓN

La floración en trigo es una consecuencia de la acción de estímulos inductivos: bajas temperaturas (vernalización) y longitud de fotoperíodo. Las variedades invernales de trigo aptas para doble propósito deberían tener requerimientos de frío y/o de luz para que, sembradas a principios de otoño, prolonguen la fase vegetativa de producción de pasto (Rahman, 1980; Davidson et al., 1985; Whitechurch et al., 2007a y b; Morant et al., 2007). La respuesta a la vernalización de los trigos está bajo el control de tres alelos recesivos, identificados y localizados (Yan et al., 2004; Fu et al., 2005), lo cual permite caracterizar los genotipos de las variedades a través de su análisis genético. No obstante, se desconoce si la presencia de los tres alelos recesivos (condición extrema de requerimientos de vernalización) en distintas variedades implica que requieren igual cantidad de horas de frío, así como si su interacción con el fotoperíodo, para su inducción, condiciona de alguna manera la floración.

Por lo tanto, se efectuó un estudio con variedades portadoras de los tres alelos recesivos (*vrn-A1*, *vrn-B1*, *vrn-D1*), con el objetivo de comparar la duración de la fase vegetativa con cantidades crecientes de horas de frío, bajo distintos fotoperíodos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en invernáculo con las variedades de trigo pan (*Triticum aestivum* L), ProINTA Super, ProINTA Pincén, BioINTA 3003 y ProINTA Puntal, todas con la constitución (*vrn-A1*, *vrn-B1*, *vrn-D1*) en los *loci* identificados con el control de la respuesta a vernalización (Fu et al., 2005). Los tratamientos estudiados fueron 8, 6, 4, 2 y 0 semanas de vernalización, y dos tratamientos de fotoperíodo: natural - Fn - (aproximadamente 10 h) y extendido - Fe - (18 h). Las semillas de cada variedad se sembraron en bandejas de recipientes alveolares conteniendo tierra para macetas. Luego de 24 h a temperatura ambiente, ya iniciada la germinación, las bandejas fueron expuestas a 4 °C durante los períodos de vernalización especificados. Las siembras se realizaron en secuencia a fin de que el trasplante de todos los tratamientos fuera simultáneo. Éste se realizó a razón de dos plantas/maceta, y dos macetas por variedad para cada repetición. Las horas complementarias de luz se lograron con lámparas incandescentes de baja intensidad. La distribución de las macetas se realizó siguiendo un diseño en bloques completos aleatorizados, con tres repeticiones. Las parcelas fueron doblemente divididas, con el fotoperíodo como parcela principal, los tratamientos de vernalización como sub-parcelas y los genotipos como sub-sub-parcelas. En antesis (extrusión de anteras) se estimó el número de días a floración (DaF) desde la fecha del trasplante. Los datos se analizaron utilizando análisis de varianza correspondiente al diseño. Cuando las pruebas de F fueron significativas, las medias se compararon con pruebas de rango fijo (Tukey).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hubo diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre los tratamientos de frío, de fotoperíodo y entre variedades, aunque el ANOVA de DaF no mostró interacciones significativas ($p > 0,37$) entre los factores analizados.

Las cuatro variedades saturaron sus requerimientos de vernalización con cantidades comparables de horas de frío: dos semanas de frío no alcanzaron para satisfacerlos, y a partir de 4 semanas no hubo diferencias significativas en los DaF (Tabla 1). Pincén estuvo significativamente por encima del resto en cuanto al número de días necesarios para llegar a floración.

Tabla 1. Días a floración de cuatro variedades de trigo bajo tratamientos de vernalización, promediados sobre tratamientos de fotoperíodo.

Table 1. Days to flowering of four wheat varieties under different vernalization treatments averaged over photoperiod treatments.

| Variedades Vernalizacion | Bio-INTA | Pincén | Puntal | Super | [\bar{X}] |
|--------------------------|---------------|---------|--------|---------|---------------|
| 0 semanas | Sin floración | | | | |
| 2 semanas | 75 | 78,5 | 67,33 | 65,5 | 71,58 a |
| 4 semanas | 64,66 | 71 | 61,66 | 61,33 | 64,67 b |
| 6 semanas | 63,33 | 71 | 60,83 | 61,67 | 64,21 b |
| 8 semanas | 65,5 | 70 | 60,66 | 61,33 | 64,38 b |
| \bar{X} | 67,13 b | 72,63 a | 62,63c | 62,00 c | |

Letras distintas en la comparación de promedios dentro de cada variable representan diferencias altamente significativas ($p < 0,01$). Cada valor es un promedio de $n=6$.

When comparing means within each variable, different letters represent significant differences ($p < 0.01$). Each value is the mean of $n=6$.

Las plantas correspondientes al tratamiento 0 (testigo sin vernalizar) no llegaron a florecer bajo ninguna de las dos condiciones de luz. En los otros cuatro tratamientos de vernalización la prolongación del fotoperíodo tuvo efectos significativos ($p < 0,01$) (Fig. 1), acortando el período hasta antesis (57,4 DaF con fotoperíodo natural *vs* 74,9 DaF con fotoperíodo extendido).

En condiciones de saturación de ambos requerimientos, BioINTA y Pincén fueron significativamente más tardías y diferentes entre sí.

Utilizando los valores correspondientes a los tratamientos extremos (2-Fn, 8-Fn, 2-Fe y 8-Fe) (Tabla 2) es posible estimar los efectos principales de vernalización y fotoperíodo (Tabla 3), los cuales aparecen con signos negativos y positivos, indicando avances y retrasos en la fecha de emergencia, respectivamente.

En general, los DaF aumentaron en 2-Fn (Tabla 2, columna 1) y disminuyeron por vernalización, por prolongación del fotoperíodo o por ambas condiciones (Tabla 2, columna 2, 3 y 4).

BioINTA (Tabla 3, columna 1) y Super (Tabla 3, columna 2) resultaron extremos en sus necesidades de frío y luz, respectivamente.

La mayor tardanza en DaF con 2 semanas indicaría vernalización incompleta; Pincén no manifestó respuesta a la luz en este caso (Tabla 3, columna 6). Satisfechos los requerimientos de frío (8 semanas), la respuesta a la luz varió de 2,3 a 12,7 días de acortamiento entre genotipos, correspondiendo el menor valor también a la variedad Pincén (Tabla 3, columna 7). Con fotoperíodo natural la respuesta a vernalización fue mayor en BioINTA, que acortó

su período tres veces más que Puntal (Tabla 3, columna 4). Con saturación de luz, en Pincén se dio la respuesta más notoria a vernalización, con una diferencia de casi 20 días con la variedad que se ubicó en el extremo contrario (Super, -4,7) (Tabla 3, columna 5). La saturación para ambos estímulos (8Fe) vs la condición menor para ambos (2Fn), es decir la respuesta conjunta a ambos factores, sólo distanció

Fig. 1. Efecto de la prolongación del fotoperíodo sobre las cuatro variedades de trigo bajo tratamiento de vernalización (8, 6, 4, 2 semanas de frío). Cada histograma es el promedio ± 1 E.E. de n=6.

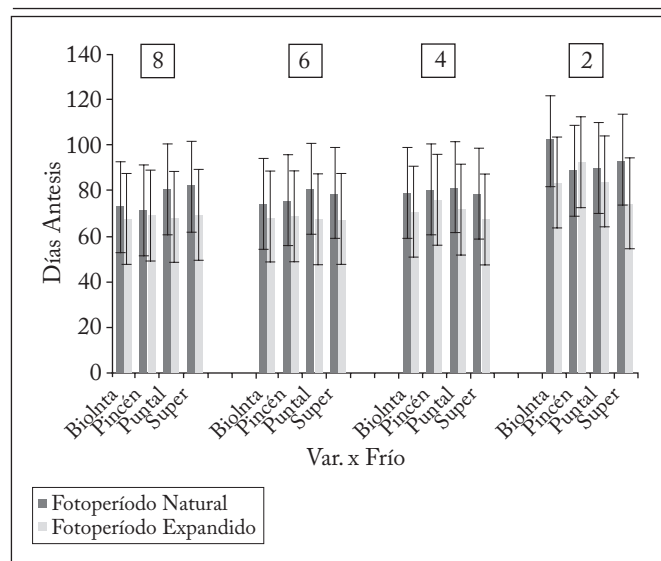


Tabla 2. Días a floración de cuatro genotipos de trigo para doble propósito sometidos a tratamientos contrastantes de vernalización y fotoperíodo.

Table 2. Days to flowering of four dual-purpose wheat genotypes under contrasting treatments of vernalization and photoperiod.

| Variedades | Tratamientos | | | |
|----------------|--------------|--------|--------|--------|
| | 2 - Fn | 8 - Fn | 2 - Fe | 8 - Fe |
| BioINTA 3003 | 102,0 | 72,7 | 83,3 | 67,3 |
| PorINTA Pincén | 89,0 | 71,3 | 92,3 | 69,0 |
| ProINTA Puntal | 90,0 | 80,3 | 84,0 | 68,3 |
| ProINTA Super | 93,3 | 82,0 | 74,0 | 69,3 |

2 - Fn: 2 semanas de vernalización - Fotoperíodo normal
 2- Fe: 2 semanas de vernalización - Fotoperíodo extendido
 8 - Fn: 8 semanas de vernalización - Fotoperíodo normal
 8 - Fe: 8 semanas de vernalización - Fotoperíodo extendido
 DMS: 3,42 días

2 - Fn: 2 weeks of vernalization - Natural photoperiod
 2- Fe: 2 weeks of vernalization. Extended photoperiod
 8 - Fn: 8 weeks of vernalization - Natural photoperiod
 8 - Fe: 8 weeks of vernalization. Extended photoperiod
 DMS: 3.42 days

Tabla 3. Efectos principales de los tratamientos de vernalización y fotoperíodo sobre cuatro variedades de trigo.

Table 3. Main effects of vernalization and photoperiod treatments on the four wheat varieties.

| Variedad | Efecto Vernalización * | Efecto Fotoperíodo ** | Efecto conjunto VxFe *** | Fotoperíodo natural Efecto frío ° | Fotoperíodo extendido Efecto frío °° | Sin frío Efecto luz °°° | Con frío Efecto luz °°°° | Respuesta a V y F °°°°° |
|----------|------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|
| BioINTA | -23 | -12 | -6,7 | -29,3 | -16,0 | -18,7 | -5,3 | -34,7 |
| Pincén | -21 | 0,5 | 2,8 | -17,7 | -23,3 | 3,3 | -2,3 | -20,0 |
| Puntal | -13 | -9 | 3,0 | -9,7 | -15,7 | -6,0 | -12,0 | -21,7 |
| Super | -8 | -16 | -3,3 | -11,3 | -4,7 | -19,3 | -12,7 | -24,0 |

2 - 8 = semanas de vernalización
 2 - 8 = weeks of vernalization

Fe - Fn= longitud del fotoperíodo
 Fe - Fn= length of photoperiod
 Fe: Extended; Fn: Natural

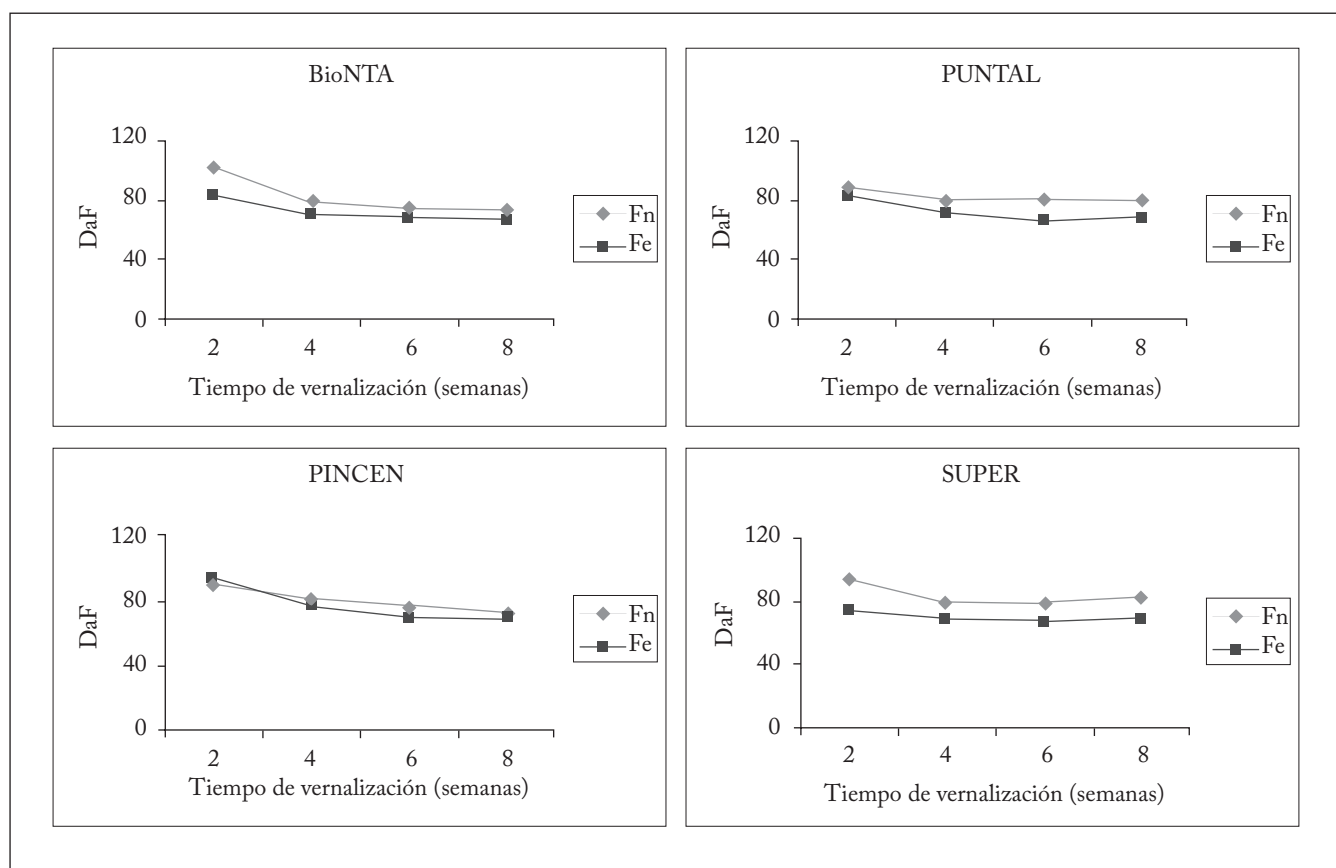
* $(2Fe - 2Fn)/2 - (8Fe - 8Fn)/2$
 ** $(2Fe - 8Fe)/2 - (2Fn - 8Fn)/2$
 *** $(2Fe - 8Fn)/2 - (2Fn - 8Fe)/2$

° Fn (8 - 2)
 °° Fe (8 - 2)
 °°° 2 (Fe - Fn)

°°°° 8 (Fe - Fn)
 °°°°° 8Fe-2Fn

Fig. 2. Influencia de la duración de la vernalización sobre el periodo desde siembra a antesis (DaF) de las cuatro variedades creciendo bajo fotoperíodos natural (Fn) y expandido (Fe). Cada histograma es el promedio de n=6.

Fig. 2. Influence of duration of vernalization on the period from sowing to anthesis (DaF) for the four varieties growing under natural (Fn) or expanded (Fe) photoperiod. Each histogram is the mean of n=6.



a BioINTA, con un comportamiento similar de las otras tres variedades (Tabla 3, columna 8).

El efecto de la duración del fotoperíodo en las distintas variedades, (Fig. 2) resultó más notorio en Puntal y Super.

CONCLUSIONES

- La presencia de los tres alelos recesivos no aseguraría un idéntico comportamiento de las variedades bajo los fotoperíodos probados.

- Las variedades utilizadas saturaron sus requerimientos con cantidades comparables de horas de frío, pero el acortamiento del período a floración, no fue igual para todas.

- Los resultados obtenidos indicarían una posible complementación de los efectos de vernalización y fotoperíodo, aunque no debería descartarse alguna regulación proveniente del genotipo residual de cada variedad sobre los genes de respuesta a la vernalización.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo contó con la financiación de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

REFERENCIAS

- Davidson, J.L., K.R. Christian, D.B. Jones y P.M. Bremner (1985). Response of wheat to vernalization and photoperiod. *Australian Journal of Agricultural Research* 36: 347-359.
- Flood, R.G. y G.M. Halloran (1986). Genetics and physiology of vernalization response in wheat. *Advances in Agronomy* 39: 87-125.
- Fu, D., P. Szücs, L. Yan, M. Helguera, J.S. Skinner, J. von Zitzewitz, P.M. Hayes y J. Dubcovsky (2005). Large deletion within the first intron in VRN-1 are associated with spring habit in barley and wheat. *Molecular Genetics & Genomics* 273: 54-65.
- Morant, A.E., H.D. Merchán y E.E. Lutz (2007). Características forrajeras de trigos para doble propósito. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 76: 96-102.

- Rahman, M.S. (1980). Effect of photoperiod and vernalization on the rate of development and spikelet number per ear in 30 varieties of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 46: 68-70.
- Whitechurch, E.M., G.A. Slafer y D.J. Miralles (2007a). Variation in spike growth phase duration in wheat and sensitivity to photoperiod, vernalization and intrinsic earliness. *Journal of Agronomy & Crop Science* 193: 131-137.
- Whitechurch, E.M. G.A. Slafer y D.J. Miralles (2007b). Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley. *Journal of Agronomy & Crop Science* 193: 138-145.
- Yan, L., A. Loukoianov, A. Blechl, G. Tranquilli, W. Ramakrishna, P. Sanmiguel, J.L. Bennetzen, V. Echenique y J. Dubcovsky (2004). The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science* 303: 1640-1644.