

Variabilidad genotípica y respuesta a la selección en moha (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.)

Genotypic variability and response to selection in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.)

Julio Gabriel Velazco^{1*} y Pedro Rimieri¹

¹Grupo mejoramiento genético de especies forrajeras, EEA Pergamino, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), B2700WAA, Buenos Aires, Argentina. *Autor para correspondencia: jvelazco@pergamino.inta.gov.ar

Rec.: 28.06.12 Acept.: 29.08.12

Resumen

La moha (*Setaria italica*) es un cultivo de verano, anual, tipo C₄, utilizado como cereal o forraje. El objetivo de este estudio fue estimar parámetros genéticos de utilidad para el mejoramiento en caracteres relacionados con rendimiento de grano y forraje en las poblaciones de la especie adaptadas de Argentina. Se estimaron la variabilidad y las correlaciones genotípicas, y la ganancia genética esperada por selección de líneas puras en los cultivares Carapé INTA y Yaguané INTA. Los cultivares se diferenciaron principalmente en número de macollos, altura de planta y tamaño de panoja. En todos los caracteres evaluados, Yaguané INTA mostró mayores niveles de variabilidad genotípica que Carapé INTA. En Yaguané INTA el número de macollos presentó una fuerte correlación negativa con el resto de caracteres morfológicos, mientras que en Carapé INTA esta asociación fue menos marcada. Las ganancias genéticas esperadas en Yaguané INTA fueron superiores que las obtenidas en Carapé INTA sobre todos los caracteres, con las mayores ganancias en el tamaño de panoja y número de macollos. Los parámetros estimados sugieren que Yaguané INTA posee el mayor potencial para mejoramiento.

Palabras clave: Correlaciones genotípicas, heredabilidad, líneas puras, rendimiento de biomasa.

Abstract

Foxtail millet (*Setaria italica*) is a summer annual C₄ short-season crop used as cereal and forage. The aim of this study was to estimate genetic parameters useful for genetic improvement of traits related to grain and forage yield in populations adapted to Argentina. Genotypic variation, genotypic correlations and the expected genetic gain in pure lines selection were estimated in cultivars Carapé INTA and Yaguané INTA. The cultivars differed mainly in number of tillers, plant height and panicle size. Yaguané INTA showed higher levels of genotypic variation than Carapé INTA in all traits. The number of tillers had strong negative correlations with the rest of morphological traits in Yaguané INTA while these correlations were less marked in Carapé INTA. The expected genetic gains in Yaguané INTA were higher than those obtained in Carapé INTA for all traits with greater gains in panicle size and number of tillers. The estimated parameters suggest that Yaguané INTA has the greatest potential for genetic improvement.

Key words: Biomass yield, genotypic correlations, heritability, inbred lines.

Introducción

La moha (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.), también conocida como panizo o 'foxtail millet', es una Poaceae anual, tipo C₄ y de ciclo de crecimiento estacional muy corto. Es una especie autógama con porcentajes estimados de alogamia entre 0.0 - 1.4% (Till-Bottraud *et al.* 1992). El reducido tamaño de su genoma ($2n = 2x = 18$, $1C = 490$ Mb) de estructura altamente conservada ha determinado que la moha sea tomada como modelo en estudios genéticos y filogenéticos relacionados con otras especies tipo C₄ utilizadas para bioenergía, lo que derivó en la secuenciación completa de su genoma (Zhang *et al.*, 2012). La moha se adapta a climas subtropicales, templado-húmedos, subhúmedos y semiáridos. Se cultiva a altitudes por encima de 2000 m.s.n.m., principalmente en regiones con precipitaciones anuales entre 400 y 700 mm. Es un cultivo relativamente tolerante a déficits hídricos debido a su corto ciclo (60 - 100 días) y su alta eficiencia en el uso del agua (Brink, 2006). Esta especie se utiliza como cereal en Asia, principalmente en China e India, África y el este de Europa, mientras que en el norte y el sur de América, Europa, Sudáfrica y Australia es usado como cultivo forrajero bajo la forma de heno y ensilado (Baltensperger, 1996). En Argentina los cultivares existentes fueron obtenidos entre 1965 y 1968 por selección individual sobre poblaciones introducidas de China en 1960, en las que existía variabilidad (Larreguy, 1982). El alto grado de autogamia de la especie determinó que estos cultivares sean poblaciones relativamente estabilizadas constituidas por una mezcla de genotipos homocigotos. Así, los cultivares disponibles actualmente constituirían variedades locales o 'landraces', con escaso mantenimiento y sobre los cuales actuaron libremente diversos procesos en los ambientes donde fueron multiplicados durante los casi cincuenta años transcurridos desde su obtención. Entre estos cultivares mantenidos y multiplicados por establecimientos comerciales, los únicos que se conservan en la actualidad son Carapé INTA y Yaguané INTA. Ambos se destinan al uso forrajero y representan toda la variabilidad existente en el país. Sin embargo, no han sido caracterizados de acuerdo con los

parámetros genéticos poblacionales en caracteres relacionados con la producción de grano y de biomasa total. Esto impide la correcta valoración de las fortalezas y debilidades del germoplasma disponible. El objetivo de este trabajo fue estimar parámetros genéticos de utilidad para el mejoramiento y la definición de criterios de selección en las poblaciones adaptadas de moha.

Materiales y métodos

A partir de un lote de multiplicación comercial de los cultivares Carapé INTA y Yaguané INTA se cosecharon panojas de plantas individuales. Luego se obtuvo la descendencia de cada una de éstas, constituidas por individuos altamente homocigóticos y genéticamente idénticos, para formar líneas puras (Cubero, 2003). Así se derivaron dos conjuntos de líneas, uno de cada cultivar o 'landrace' y para este estudio se tomó un muestra de 32 líneas puras, representativas de cada uno. El ensayo tuvo lugar durante el verano de 2008 - 09 en la Estación Pergamino del INTA, provincia de Buenos Aires (33° 54' S y 60° 35' O), Argentina, en un Argiudol típico de textura franco-limosa. El diseño experimental utilizado fue un latice cuádruple 8 x 8, donde cada parcela contenía 14 plantas de una línea espaciadas a 0.4 x 0.4 m. El ensayo fue realizado en secano y sin fertilización. Se registraron los días a 50% de la parcela en anthesis. Sobre seis plantas de cada parcela se midieron el largo y el ancho máximo de lámina de la hoja anterior a la hoja bandera; la altura de planta; el número de macollos; el largo, ancho y peso de la panoja principal y el peso de 1000 semillas. Sobre cuatro plantas de cada parcela se determinaron los contenidos de fibra detergente neutro (FDN) y ácido (FDA) y la digestibilidad in vitro de la materia seca (DIVMS), según la técnica desarrollada por Ankom Technology (ANKOM Corp., 2009). Para el análisis de la variabilidad entre y dentro de las poblaciones se utilizó un modelo lineal mixto con factores anidados, con los efectos de población fijos y los efectos de línea dentro de población aleatorios. Se emplearon las ecuaciones de modelo mixto y las esperanzas de los cuadrados medios para determinar la significancia de los efectos y

estimar los componentes de variancia con el procedimiento GLM del software SAS (SAS Institute Inc., 2009). La heredabilidad en sentido amplio, con base en la media de líneas, se obtuvo según: $H^2 = \sigma^2_G / \sigma^2_G + \sigma^2_{amb}$, donde, σ^2_G es la variancia genotípica (líneas puras) y σ^2_{amb} es la variancia ambiental (residual). Los errores estándar e intervalos de confianza de H^2 y los coeficientes de correlación genotípica (r_G) entre caracteres se evaluaron según Bernardo (2002). La respuesta esperada cuando se seleccionan líneas puras por medias de parcela se estimó según Bernardo (2002): $R = i \cdot H^2 \cdot \sigma_F$, donde, i =intensidad de selección y σ_F es el desvío estándar fenotípico. La respuesta correlacionada esperada en el carácter Y (RC_Y) por selección indirecta sobre el carácter X se calculó según Simmonds y Smartt (1999): $RC_Y = i \cdot H_X \cdot H_Y \cdot \sigma_{F(Y)} \cdot r_{G(XY)}$.

Resultados

Los valores medios, rangos y coeficientes de variación correspondientes a cada población se observan en el Cuadro 1. La población Yaguané presentó menor número de macollos, mayor altura, láminas más grandes y panojas de mayor tamaño y más pesadas que Carapé. Esta última fue, en promedio, más precoz y produjo semillas más pesadas. Los parámetros relacionados con la calidad forrajera (FDN, FDA y DIVMS) fueron similares en

ambas poblaciones. Los rangos y coeficientes de variación de Yaguané fueron mayores en los doce caracteres estudiados.

En el Cuadro 2 se observa que la mayor proporción de variabilidad tuvo lugar entre poblaciones en el número de macollos, largo y peso de panoja. En cambio, hubo una mayor proporción de variabilidad entre las líneas dentro de las poblaciones para largo de lámina, días a floración, peso de 1000 semillas, FDN, FDA y DIVMS. Cuando se considera la variación correspondiente a cada una de las poblaciones, se observa una mayor variabilidad entre las líneas de la población Yaguané en todos los caracteres. La comparación de medias entre las poblaciones permitió establecer diferencias ($P < 0.05$) en todos los caracteres, con excepción de FDN y DIVMS. Igualmente hubo diferencias significativas entre el total de línea para todos los caracteres. Las diferencias entre las líneas de Yaguané fueron altamente significativas ($P < 0.01$) para todos los caracteres, mientras que en el caso de las líneas Carapé las diferencias no fueron significativas para número de macollos, ancho y peso de panoja y contenido de fibra.

Como resultado del análisis de la variabilidad entre y dentro de las líneas, se estimó el componente genotípico presente en la variancia fenotípica de ambas poblaciones (Cuadro 3). La variancia genotípica de la po-

Cuadro 1. Media, error estándar, valores máximos y mínimos y coeficiente de variación de las observaciones correspondientes a las poblaciones Carapé (C) y Yaguané (Y) de moha (*Setaria italica*) para todos los caracteres evaluados.

Caracter	Media ± E.E.		Rango (min.-máx.)		Coeficiente de Variación (%)	
	C	Y	C	Y	C	Y
Nº de macollos	24.7 ± 0.3	11.1 ± 0.5	15.5 – 35.3	2.8 – 32.5	15.9	55.2
Largo de lámina (cm)	46.6 ± 0.3	49.7 ± 0.5	38.1 – 53.9	36.3 – 61.0	6.8	10.7
Ancho de lámina (cm)	2.17 ± 0.1	2.55 ± 0.1	1.80 – 2.50	1.75 – 3.30	6.7	13.4
Días a floración	70.2 ± 0.3	73.3 ± 0.7	61.0 – 78.0	62.0 – 96.0	4.9	10.3
Altura de planta (cm)	102.3 ± 1.0	118.6 ± 1.4	68.5 – 128.8	87.0 – 164.5	11.4	13.0
Largo de panoja (cm)	18.4 ± 0.1	26.4 ± 0.3	14.9 – 21.8	16.3 – 34.5	6.6	14.7
Ancho de panoja (cm)	1.53 ± 0.0	2.35 ± 0.1	1.20 – 2.00	1.30 – 4.90	11.0	26.4
Peso de semilla (g)	2.87 ± 0.01	2.79 ± 0.02	2.48 – 3.12	2.19 – 3.27	4.6	6.7
Peso de panoja (g)	5.7 ± 0.09	13.0 ± 0.42	3.6 – 8.3	5.2 – 24.0	16.9	36.2
FDN (%)	59.7 ± 0.2	59.4 ± 0.3	55.4 – 62.9	55.0 – 66.5	2.8	3.5
FDA (%)	30.1 ± 0.2	29.2 ± 0.3	26.8 – 32.4	25.8 – 33.5	4.4	5.5
DIVMS (%)	83.0 ± 0.3	83.5 ± 0.4	74.3 – 88.3	73.9 – 89.4	3.3	3.5

Cuadro 2. Sumas de cuadrados correspondientes a la variación entre las poblaciones y entre el total de líneas dentro de poblaciones, expresados como porcentaje de la variabilidad total y porcentajes de la suma de cuadrados de cada una de las poblaciones de moha (*Setaria italica*).

Caracter	Poblaciones		Líneas dentro de población		Líneas Carapé		Líneas Yaguané	
	%SC	t	%SC	F	%SC	F	%SC	F
Nº de macollos	61	18.6***	39	19.0***	13	1.2 ^{ns}	87	36.8***
Largo de lámina	15	-5.7***	85	7.5***	21	3.2***	79	11.8***
Ancho de lámina	42	-11.7***	58	9.6***	10	1.9**	90	17.3***
Días a floración	8	-4.2***	92	21.4***	14	6.0***	86	36.7***
Altura de planta	43	-9.5***	57	3.9***	25	2.0**	75	5.9**
Largo de panoja	69	-22.2***	31	17.2***	5	1.6*	95	32.8***
Ancho de panoja	50	-14.3***	50	13.3***	3	0.9 ^{ns}	97	25.7***
Peso de mil semillas	7	3.6***	93	4.6***	25	2.3***	75	6.9***
Peso de panojas	58	-16.9***	42	15.6***	2	0.5 ^{ns}	98	30.6***
FDN	1	0.9 ^{ns}	99	2.6***	31	1.6 ^{ns}	69	3.6***
FDA	12	3.4***	88	2.5***	31	1.6 ^{ns}	69	3.5***
DIVMS	1	-1.0 ^{ns}	99	2.4***	39	1.9*	61	2.9***

ns: no significativo; *: P < 0.05; **: P < 0.01; ***: P < 0.001.

Valores de t para comparar las medias de dos poblaciones con variancias distintas y valores de F del Análisis de Variancia de las líneas.

Cuadro 3. Componentes de variancia y coeficientes de variación fenotípicos y genotípicos de las poblaciones Carapé (C) y Yaguané (Y) de moha (*Setaria italica*).

Caracter	σ^2_F		σ^2_G		CV _F		CV _G	
	C	Y	C	Y	C	Y	C	Y
Nº de macollos (log)	0.04	0.56	0.01	0.48	4.8	24.0	1.8	21.1
Largo de lámina (cm)	9.9	28.3	4.40	19.4	6.8	10.7	4.5	8.9
Ancho de lámina (mm)	0.21	1.18	0.07	0.88	6.7	13.5	3.9	11.6
Días a floración	11.8	58.6	8.10	50.9	4.9	10.5	4.1	9.7
Altura de planta (cm)	115	221	26.00	114.0	10.5	12.5	5.0	9.0
Largo de panoja (cm)	1.5	15.5	0.40	13.2	6.6	14.9	3.5	13.8
Ancho de panoja (mm)	0.26	3.87	0.06	3.05	10.6	26.5	5.2	23.6
Peso de mil semillas (mg)	17	36.0	5.00	21.0	4.6	6.8	2.4	5.2
Peso de panoja (g)	0.8	22.4	0.20	18.2	15.4	36.4	7.5	32.8
FDN (%)	2.8	4.5	0.40	2.8	2.8	3.6	1.1	2.8
FDA (%)	1.8	2.6	0.20	1.7	4.4	5.6	1.4	4.5
DIVMS (%)	7.7	8.6	1.30	5.3	3.3	3.5	1.4	2.7

blación Yaguané fue mayor que en Carapé para todos los caracteres, principalmente en el número de macollos, el ancho de lámina y tamaño y peso de la panoja. Los coeficientes de variación genotípica (CV_G) de la población Carapé fueron limitados y menores que en Yaguané en todos los caracteres (1.1 - 7.5 % vs. 2.7 - 32.8%, respectivamente). En esta última población, los CV_G fueron altos en número de macollos y en los caracteres relacionados con la panoja.

En el Cuadro 4 aparecen la heredabilidad en sentido amplio (H^2), el error estándar y el intervalo de confianza de la estimación ($\alpha = 0.95$), y la respuesta predicha luego de un ciclo de selección (R). La heredabilidad de todos los caracteres fue mayor en Yaguané y se destacaron los relacionados con macollaje, precocidad y tamaño de panoja (0.89, 0.87 y 0.85, respectivamente), mientras que en Carapé se destacaron el largo de lámina y los días a floración. En ambas poblaciones los parámetros de calidad

Cuadro 4. Heredabilidad en sentido amplio (H^2), error estándar (E.E.) e intervalo de confianza de la heredabilidad (I.C.), y respuesta a la selección (R) en las unidades de medición correspondientes en poblaciones Carapé (C) y Yaguané (Y) de moha (*Setaria italica*).

Caracter	$H^2 \pm E.E.$		I.C. H^2 ($\alpha = 0.95$)		R^*	
	C	Y	C	Y	C	Y
No. de macollos	0.33 ± 0.10	0.89 ± 0.03	0.15 - 0.53	0.80 - 0.93	0.03	0.33
Largo de lámina	0.44 ± 0.09	0.68 ± 0.07	0.26 - 0.63	0.54 - 0.81	2.2	5.6
Ancho de lámina	0.33 ± 0.10	0.74 ± 0.06	0.16 - 0.53	0.61 - 0.85	0.08	0.40
Días a floración	0.68 ± 0.07	0.87 ± 0.03	0.53 - 0.86	0.79 - 0.93	3.7	10.3
Altura de planta	0.23 ± 0.09	0.52 ± 0.09	0.06 - 0.44	0.34 - 0.69	3.8	12.0
Largo de panoja	0.29 ± 0.10	0.85 ± 0.04	0.11 - 0.49	0.76 - 0.91	0.5	5.2
Ancho de panoja	0.24 ± 0.10	0.79 ± 0.05	0.07 - 0.44	0.67 - 0.88	0.06	0.77
Peso de mil semillas	0.29 ± 0.10	0.58 ± 0.08	0.13 - 0.51	0.41 - 0.73	0.06	0.17
Peso de panoja	0.24 ± 0.09	0.81 ± 0.05	0.06 - 0.44	0.70 - 0.89	0.3	6.0
FDN	0.15 ± 0.17	0.63 ± 0.10	-0.20 - 0.47	0.36 - 0.80	0.4	2.1
FDA	0.11 ± 0.17	0.64 ± 0.10	-0.24 - 0.43	0.38 - 0.81	0.2	1.6
DIVMS	0.17 ± 0.16	0.61 ± 0.11	-0.18 - 0.49	0.34 - 0.79	0.8	2.8

* Respuesta considerando una intensidad de selección $i=1.554$ (15 % de individuos seleccionados).

del forraje mostraron menor heredabilidad. La respuesta esperada luego de un ciclo de selección fue superior en la población Yaguané para todos los caracteres evaluados.

Las correlaciones genotípicas entre todos los caracteres evaluados se incluyen en el Cuadro 5. Entre estos, los que determinan

el tamaño de lámina, la altura de planta y el tamaño de panoja presentaron correlaciones significativas y negativas con el número de macollos en Yaguané, mientras que en Carapé estas correlaciones fueron de menor magnitud y positivas en el caso del ancho de panoja. Los caracteres menos correlacionados

Cuadro 5. Correlaciones genotípicas de las poblaciones Carapé (bajo la diagonal) y Yaguané (sobre la diagonal) de moha (*Setaria italica*).

r_g	Yaguané											
	NM	LL	AL	DF	AT	LP	AP	PS	PP	FDN	FDA	DIVMS
No. macollos (NM)		-0.84 ^Q	-0.78 ^Q	0.09	-0.53 ^F	-0.74 ^Q	-0.68 ^Q	0.06	-0.79 ^Q	-0.12	0.05	-0.15
Largo de lámina (LL)	-0.50 ^F		0.73 ^Q	0.06	0.58 ^F	0.77 ^Q	0.51 ^F	-0.01	0.77 ^Q	-0.16	-0.30	0.16
Ancho de lámina (AL)	-0.33	0.64 ^Q		-0.24	0.36 [*]	0.52 ^F	0.65 ^Q	-0.10	0.76 ^Q	-0.13	-0.26	0.22
Días a floración (DF)	-0.01	0.84 ^Q	0.72 ^Q		0.66 ^Q	0.18	0.02	0.08	0.18	0.58 ^Q	0.55 ^F	-0.73 ^Q
Altura de planta (AT)	-0.03	1.00 ^Q	0.71 ^Q	1.00 ^Q		0.76 ^Q	0.26	0.12	0.70 ^Q	0.50 ^F	0.37 [*]	-0.51 ^F
Largo de panoja (LP)	-0.39 [*]	1.00 ^Q	0.75 ^Q	0.84 ^Q	0.82 ^Q		0.49 ^F	0.19	0.80 ^Q	0.13	0.05	-0.02
Ancho de panoja (AP)	0.23	0.70 ^Q	0.98 ^Q	0.72 ^Q	0.78 ^Q	0.69 ^Q		-0.38 [*]	0.79 ^Q	0.00	-0.05	0.02
Peso de semilla (PS)	-0.56 ^F	0.89 ^Q	0.77 ^Q	0.61 ^Q	0.78 ^Q	0.98 ^Q	0.66 ^Q		-0.04	0.03	0.23	-0.14
Peso de panoja (PP)	-0.13	0.91 ^Q	0.59 ^Q	0.63 ^Q	0.77 ^Q	0.78 ^Q	0.51 ^F	0.65 ^Q		0.14	0.03	-0.13
FDN	-0.30	0.71 ^Q	0.58 ^F	0.50 ^F	1.00 ^Q	0.48 ^F	0.11	0.38 [*]	0.52 ^F		0.92 ^Q	-0.71 ^Q
FDA	-0.16	0.70 ^Q	0.66 ^Q	0.66 ^Q	1.00 ^Q	0.57 ^F	0.42 [*]	0.43 [*]	0.50 ^F	0.88 ^Q		-0.76 ^Q
DIVMS	0.09	-0.57 ^F	-0.75 ^Q	-0.57 ^F	-0.90 ^Q	-0.47 ^F	-0.66 ^Q	-0.69 ^Q	-0.40 [*]	-0.62 ^Q	-0.80 ^Q	

*: $P < 0.05$; ^F: $P < 0.01$; ^Q: $P < 0.001$.

fueron el número de macollos en la población Carapé y el peso de semillas en Yaguané. En ambas poblaciones los parámetros de calidad forrajera mostraron correlaciones genéticas significativas con la altura de planta y los días a floración, además la DIVMS se correlacionó fuertemente con la FDA.

Las respuestas esperadas por selección directa e indirecta para cada criterio simple de selección sobre las poblaciones se incluyen como porcentajes en el Cuadro 6. Las respuestas a la selección directa (%R) en Carapé fueron relativamente bajas para todos los caracteres considerados (0.7 - 5.2 %). Es posible que en esta población, si se seleccionan líneas más tardías, se encuentre una

respuesta similar sobre el largo de lámina, como el obtenido por selección directa, para lograr también un mayor aumento en el ancho de lámina y en la altura de planta. Los niveles de %R en Yaguané fueron superiores a los obtenidos en Carapé, principalmente en el largo, ancho y peso de panoja y en el número de macollos. Aunque cuando se selecciona por este último carácter se obtiene una disminución del resto de los caracteres relacionados con la producción de biomasa forrajera y la producción de semillas. Las mayores %RC_Y en Yaguané se obtuvieron sobre el peso de panoja, siendo inversa la respuesta cuando se seleccionó por número de macollos (-38.0 %).

Cuadro 6, a-b. Respuesta directa (%R) (sombreado) y correlacionada (%RC_Y) expresadas como porcentaje de la media del carácter correspondientes a las poblaciones Carapé (a) y (b) Yaguané de moha (*Setaria italica*).

(a) Respuesta directa y correlacionada (%) en Carapé												
Criterio de selección	NM	LL	AL	DF	AT	LP	AP	PS	PP	FDN	FDA	DIVMS
NM	2.1	-2.0	-1.1	-0.1	-0.1	-1.2	1.1	-1.2	-0.9	-0.3	-0.2	0.1
LL	-1.2	4.7	2.5	3.5	5.2	3.7	3.8	2.3	7.1	0.8	1.1	-0.8
AL	-0.7	2.6	3.4	2.6	3.2	2.4	4.6	1.7	3.9	0.6	0.8	-0.9
DF	0.0	4.8	3.5	5.2	6.4	3.8	4.8	1.9	6.1	0.7	0.9	-0.7
AT	-0.1	3.3	2.0	3.0	3.8	2.2	3.0	1.4	4.3	0.8	1.1	-0.9
LP	-0.8	3.8	2.4	2.8	3.5	2.9	3.0	2.0	4.9	0.4	0.7	-0.5
AP	0.4	2.4	2.9	2.2	3.0	1.9	3.9	1.2	2.9	0.1	0.5	-0.7
PS	-1.1	3.3	2.5	2.1	3.3	2.9	2.9	2.0	4.1	0.3	0.5	-0.8
PP	-0.2	3.1	1.7	1.9	2.9	2.1	2.0	1.2	5.6	0.3	0.6	-0.4
FDN	-0.4	1.9	1.3	1.2	3.0	1.0	0.3	0.6	2.4	0.7	0.8	-0.5
FDA	-0.2	1.6	1.3	1.4	2.6	1.0	1.1	0.5	1.9	0.5	0.7	-0.6
DIVMS	0.1	-1.6	-1.2	-1.5	-2.9	-1.1	-2.2	-1.1	-1.9	-0.4	-0.8	0.9
(b) Respuesta directa y correlacionada (%) en Yaguané												
NM	33.5	-10.9	-13.3	1.3	-7.0	-14.9	-23.6	0.5	-38.0	-0.5	0.3	-0.6
LL	-24.7	11.4	10.9	0.7	6.8	13.6	15.5	-0.1	32.5	-0.6	-1.7	0.6
AL	-10.1	8.6	15.5	-3.1	4.4	9.6	20.6	-0.7	33.4	-0.5	-1.5	0.8
DF	3.0	0.8	-4.0	14.1	8.6	3.6	0.7	0.6	8.6	2.4	3.6	-2.9
AT	-13.6	5.8	4.7	7.2	10.1	11.7	6.9	0.7	25.8	1.5	1.8	-1.6
LP	-24.2	9.8	8.7	2.5	9.9	19.7	13.6	1.4	37.6	0.5	0.3	-0.1
AP	-21.5	6.2	10.4	0.3	3.2	9.3	32.5	-2.7	35.8	0.0	-0.2	0.1
PS	1.6	-0.1	-1.4	0.9	1.3	0.8	-10.1	6.1	-1.6	0.1	0.8	-0.5
PP	-25.3	9.5	12.4	2.5	8.9	15.4	26.2	-0.3	45.9	0.6	0.2	-0.5
FDN	-3.4	-0.5	-1.9	7.0	5.6	2.2	0.0	0.2	5.7	3.5	5.1	-2.4
FDA	1.4	-3.3	-3.8	6.7	4.2	0.8	-1.5	1.5	1.2	2.1	5.5	-2.6
DIVMS	-4.2	0.2	3.1	-8.7	-5.6	-0.3	0.6	-0.9	-5.2	-2.4	-4.1	3.3

Discusión

Variabilidad inter- e intra-poblacional

Los valores medios en los caracteres morfológicos de ambas poblaciones presentaron características contrastantes y coincidieron con los hallados por Josifovich y Echeverría (1971), quienes describieron a Carapé como una población de plantas con mayor capacidad para macollar, más bajas y precoces, con láminas y panojas más pequeñas, que las plantas de la población Yaguané. La alta diferenciación observada entre estas poblaciones apoya lo señalado por otros autores que destacan para los mismos caracteres una alta variabilidad entre variedades locales de moha en otras partes del mundo (Ochiai 1996; Kawase *et al.*, 1997; Reddy *et al.*, 2006). Estas diferencias estarían relacionadas con el grado de domesticación de las poblaciones, que habría involucrado un aumento de la dominancia apical (Ichitani *et al.*, 2003; Doust *et al.*, 2004). Esto sugiere que Carapé estaría asociada con etapas más tempranas de la domesticación, mientras que la marcada dominancia apical en Yaguané reflejaría un estado más avanzado hacia fenotipo domesticado.

Es importante destacar que la población Yaguané domina el mercado actual de moha y posee una difusión geográfica considerablemente mayor que Carapé. Esto sería consecuencia de la alta variabilidad genética de la primera, lo que le otorgaría una mayor tolerancia ambiental (adaptación amplia). Contrariamente, la limitada variabilidad genética de la población Carapé podría explicar su menor difusión geográfica e indicaría una tendencia a la adaptación local de unos pocos genotipos multilocus (Dekker, 2003). Los diferentes niveles de variabilidad genotípica en estas poblaciones resultarían de la historia de sucesos ocurridos sobre cada población. Un primer factor que se debe considerar es la variabilidad presente en las poblaciones originarias de China sobre las que se practicó la selección; luego, la variabilidad resultante en las nuevas poblaciones obtenidas en Argentina. De acuerdo con Saxena y Singh (2006) la falta de mantenimiento de la pureza varietal, como es el caso de estos cultivares, habría llevado a que 'evolucionen' hacia nuevos lan-

draces. Este proceso involucraría eventos que afectaron diferencialmente a cada población como mutaciones, recombinaciones, selección natural por fertilidad en las condiciones de cultivo y hasta factores propios de los establecimientos multiplicadores (Berg, 2009).

Heredabilidad y respuesta a selección

Debido a que las poblaciones de moha estudiadas constituyen grupos de líneas puras, el estimador de mayor utilidad es la heredabilidad en sentido amplio (H^2), ya que en este caso sería posible explotar toda la variancia genética (Bernardo 2002). La variabilidad genética exhibida por Yaguané en todos los caracteres es el factor determinante de las mayores heredabilidades estimadas en esta población en relación con Carapé.

La alta heredabilidad del carácter días a floración en ambas poblaciones concuerda con los hallazgos de Basheeruddin y Sahib (2004) quienes estimaron una heredabilidad de 0.96 para este carácter. Rathod *et al.* (2002) encontraron altas H^2 en los caracteres número de macollos y largo de panoja, similar a lo estimado en Yaguané. Estos autores trabajaron sobre poblaciones de Eurasia. Sin embargo, no existía información acerca de la heredabilidad de estos caracteres en las poblaciones de moha de Argentina. Las mayores respuestas por selección directa en Yaguané se debieron a su mayor variabilidad fenotípica y a los altos valores de H^2 que presentó esta población, en comparación con Carapé. Estas diferencias fueron más evidentes en los caracteres con variabilidad genética contrastante, por ejemplo, número y largo de macollos, ancho y peso de panoja. Rathod *et al.* (2002) estimaron las mayores respuestas cuando seleccionaron sobre el número de macollos y el largo de panojas en genotipos de la India, en igual sentido que las respuestas estimadas en Yaguané.

Correlaciones genotípicas y respuesta correlacionada

Las altas correlaciones genotípicas negativas del número de macollos con el resto de los caracteres morfológicos en Yaguané estarían condicionadas por la dominancia apical. La baja o nula correlación genética entre el macollado y el resto de los caracteres en Carapé

se explicaría por la escasa variabilidad en los loci que determinan el grado de dominancia apical en esta población. La relación entre días a floración y el resto de los caracteres es diferente en ambas poblaciones. En Carapé, los mismos genes que retrasan la floración favorecerían el crecimiento de los órganos vegetativos y reproductivos. Este efecto pleiotrópico fue sugerido en moha (Ichitani *et al.*, 2003; Siles *et al.*, 2004) y en las Poaceae en general (Lin *et al.*, 1995). Contrariamente, en la población Yaguané sólo se halló una asociación genotípica significativa entre días a floración y altura de planta, lo que indicaría mayor independencia genética entre ambos caracteres y el resto de los caracteres morfológicos asociados con la producción de biomasa. La alta correlación genotípica entre la altura de planta y el largo de panoja en estas poblaciones coincide con los hallazgos de Siles *et al.* (2004) quienes estudiaron la heterosis al cruzar líneas de moha y sugirieron que ambos caracteres serían controlados por los mismos genes o estarían ligados en fase de acoplamiento.

Las menores respuestas a la selección tanto directa (%R) como indirecta (%RC_Y) estimadas en Carapé se explicarían por las bajas heredabilidades y la poca variabilidad en todos los caracteres. Si bien un mayor tamaño de muestra permitiría obtener parámetros más confiables sobre las poblaciones, estas primeras estimaciones realizadas sobre Carapé y Yaguané representan un avance importante en la caracterización genética para el futuro mejoramiento del germoplasma adaptado en Argentina. Las publicaciones sobre respuestas a la selección en moha son muy limitadas, no obstante en la bibliografía hay dos estudios al respecto sobre genotipos graníferos de la India (Rathod *et al.*, 2002; Basheeruddin y Sahib 2004) y no existen estudios relacionados específicamente con el uso forrajero.

Conclusiones

- Se detectaron marcadas diferencias morfológicas entre las poblaciones y diversos niveles de variabilidad dentro de cada población.
- La población Yaguané mostró mayor variabilidad genotípica que la población Carapé

en todos los caracteres estudiados y con un mayor potencial para el mejoramiento de las características de interés agronómico consideradas en el estudio.

Agradecimientos

A Catalina Améndola y Edith Frutos del Grupo de Estadística y Diseño de Experimentos de la EEA-INTA Pergamino. A la DNA de Organización y Recursos Humanos del INTA por el financiamiento de este trabajo (Res.805/06).

Referencias

- Ankom Technology. 2009. Procedures for fiber and *in vitro* analysis Disponible en: <http://www.ankom.com/homepage.html> [Fecha de revisión: Abril 10 2009]
- Baltensperger, D. 1996. Foxtail and proso millet. En: J. Janick (ed.). Progress in new crops. ASHS Press, Alexandria, VA. P. 182 - 190.
- Basheeruddin, M.; y Sahib, K. 2004. Genetic variability and correlation studies in foxtail millet (*Setaria italica*). Crop Res. 28(1-3):94 - 97.
- Bernardo, R. 2002. Breeding for Quantitative Traits in Plants. Stemma Press, Minnesota.
- Brink, M., 2006. *Setaria italica* P. Beauv. Record from Protabase. Brink, M. & Belay, G. PROTA, Wageningen, Netherlands. Disponible en: <http://database.prota.org/search.htm> (Fecha de revisión: Febrero 2 de 2012)
- Cubero, J. I. 2003. Introducción a la Mejora Genética Vegetal. 2ª ed. Editorial Mundi-Prensa, Madrid.
- Dekker, J. 2003. The foxtail (*Setaria*) species-group. Weed Sci. 51:641-646.
- Doust, A.; Devos, K.; Gadberry, M.; Gale, M.; and Kellogg, E. 2004. Genetic control of branching in foxtail millet. Proc. Nat. Acad. Sci., 101(24):9045 - 9050.
- Ichitani, K.; Nagao, K.; Narita, Y.; Fujikawa, K.; Samejima, M.; Taura, S.; y Sato, M. 2003. Genetic analysis of tillering and other agronomic characters in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) using the progeny from the cross between the two diverse Straits, Gai 53 and Kuromochi. Mem. Fac. Agron. Kag. Univ. 38:27 - 39.
- Josifovich, J.; y Echeverría, I. 1971. Nuevas mohas de Hungría. INTA. Informe general No. 79.
- Kawase, M.; Ochiai, Y.; y Fukunaga, K. 1997. Characterization of foxtail millet, *Setaria italica* P. Beauv., in Pakistan based on intraspecific hybrid pollen sterility. Breed. Sci. 47:45 - 49.
- Larreguy, O. C. 1982. Catálogo de cultivares creados e introducidos por el INTA de 1970 a 1977. Colección Agropecuaria 21:70 - 72.

- Lin, Y.; Schertz, K.; y Paterson, A. 1995. Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae, in reference to an interspecific sorghum population. *Genetics* 141:391 - 411.
- Ochiai, Y. 1996. Variation in tillering and geographical distribution of Foxtail Millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.). *Breed. Sci.* 46:143 - 148.
- Rathod, T.; Chaudhari, R.; Malthane, G.; y Thakur, K. 1995. Extent of genetic variability for morphological traits and yield in foxtail millet (*Setaria italica*). *New Agric.* 6(2):141 - 144.
- Reddy, V.; Upadhyaya, H.; y Gowda, C. 2006. Characterization of world's foxtail millet germplasm collections for morphological traits. *J. Sat Agri. Res.* 2:1 - 3.
- SAS Institute Inc. 2009. SAS/STAT user's guide. 2nd ed. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Siles, M. M.; Russell, W. K.; Baltensperger, D. D.; Nelson, L. A.; Johnson, B.; Van Vleck, L. D.; Jensen, S. G.; y Hein, G. 2004. Heterosis for grain yield and other agronomic traits in Foxtail Millet. *Crop Sci.* 44:1960 - 1965.
- Till-Bottraud, I.; Reboud, X.; Brabant, P.; Lefranc, M.; Rherissi, B.; Vedel, F.; y Darmency, H. 1992. Outcrossing and hybridization in wild and cultivated foxtail millets: Consequences for the release of transgenic crops. *Theor. Appl. Genet.* 83:940 - 946.
- Zhang G.; Liu, X.; Quan, Z.; Cheng, S.; Xu, X.; Pan, S.; Xie, M.; Zeng, P.; Yue, Z.; Wang, W.; Tao, Y.; Bian, C.; Han, C.; Xia, Q.; Peng, X.; Cao, R.; Yang, X.; Zhan, D.; Hu, J.; Zhang, Y.; Li, H.; Li, H.; Li, N.; Wang, J.; Wang, C.; Wang, R.; Guo, T.; Cai, Y.; Liu, C.; Xiang, H.; Shi, Q.; Huang, P.; Chen, Q.; Li, Y.; Wang, J.; Zhao, Z.; y Wang, J. 2012. Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential. *Nat. Biotechnol.* 30 (6):549 - 554.