

**UNIVERSIDAD DE LA FRONTERA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS Y FORESTALES**



**CARACTERIZACIÓN DEL POTENCIAL DE CALIDAD INDUSTRIAL DE
ACCESIONES DE TRIGO INVERNAL DEL BANCO ACTIVO DE GERMOPLASMA
DE INIA CARILLANCA, A TRAVÉS DE MARCADORES GENÉTICOS**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de La Frontera, como parte de los requisitos para optar al título de Biotecnólogo.

LEYLA CONSTANZA PARRA ALMUNA

**TEMUCO - CHILE
2012**

“CARACTERIZACIÓN DEL POTENCIAL DE CALIDAD INDUSTRIAL DE
ACCESIONES DE TRIGO INVERNAL DEL BANCO ACTIVO DE GERMOPLASMA
DE INIA CARILLANCA, A TRAVÉS DE MARCADORES GENÉTICOS”

PROFESOR GUIA

: _____

Sr. Javier Zuñiga Rebolledo
Bioquímico
Unidad de Biotecnología de Plantas
INIA Carillanca

PROFESOR CONSEJERO

: _____

Sra. Pamela Ibarra Palma, Magister en Ciencias
Profesora Biología y Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales
Universidad de La Frontera

CALIFICACION PROMEDIO TESIS

: 6,8

*A mi querido Tata, Hernán Almuna
Flores, quien guió mis pasos desde
cerca y ahora desde el cielo*

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mis agradecimientos a todas las personas que formaron parte de esta importante etapa de mi formación como profesional.

Agradezco el gran apoyo de mi tutor de tesis, el Señor Javier Zuñiga, por haberme dado la oportunidad de realizar mi trabajo junto a él, amparada por su profesionalismo y su gran calidad humana.

A todo el personal del Laboratorio de INIA Carillanca, en especial a mis tres compañeras de labores, Sra. Elvira Melgarejo, Sra. Paola Rathgeb y Sra. Marcela Berrios, sin ustedes nada hubiera sido lo mismo, gracias por su constante apoyo en todo lo que necesitaba, por sus consejos y por haberme brindado su confianza y alegría.

A mi familia que siempre estuvieron para mí de manera incondicional, a ti mamá y hermano porque sabemos cuánto nos ha costado salir adelante, pero aquí estoy en mi etapa final y muy feliz, los amo.

A todos mis buenos amigos, incondicionales, alegres y únicos.

Y finalmente a Dios por guiarme en mi camino.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 El trigo en Chile	3
2.2 Calidad industrial del trigo.....	3
2.2.1 Dureza del grano	4
2.2.2 Contenido de proteína del grano	6
2.2.3 Calidad de la proteína del grano.....	8
2.3 Gliadinas	9
2.4 Gluteninas	9
2.5 Gluteninas de alto peso molecular (HMW-G) y calidad industrial	10
2.6 Translocación trigo-centeno 1BL.1RS y efectos negativos en la calidad panadera.....	13
3. JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	15
3.1 Hipótesis.....	16
3.2 Objetivo General	16
3.3 Objetivos Específicos.....	16
4. MATERIALES Y METODOS	17
4.1 Material vegetal.....	17
4.2 Determinación de alelos de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G).....	17
4.2.1 Extracción de gluteninas.	17
4.2.2. Separación de gluteninas mediante electroforesis desnaturalante en presencia de dodecil-sulfato de sodio (SDS-PAGE)	18
4.2.3 Identificación de alelos de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G).	20
4.3 Determinación de la presencia de la translocación 1BL.1RS.....	20
4.3.1 Extracciones de ADN.....	20
4.3.2 Amplificación de la secuencia Xpsp 3000	21
4.4 Determinación del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) de las accesiones.	22
4.5 Análisis de datos	23
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	24
5.1 Variabilidad de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G).....	25

5.2 Presencia de la translocación 1BL.1RS en las accesiones analizadas.....	35
5.3 Potencial de calidad industrial de la colección de trigos invernales según Índice Corregido de Gluteninas (ICG).....	36
6. CONCLUSIONES	38
7. LITERATURA CITADA	39
8. ANEXOS	44

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Clasificación de las proteínas de reserva del trigo.
- Figura 2. Movilidades electroforéticas relativas y nomenclatura de alelos comunes de gluteninas de alto peso molecular.
- Figura 3. Muestra de variantes alélicas de gluteninas de alto peso molecular presentes en seis accesiones del estudio, separadas mediante SDS-PAGE.
- Figura 4. Frecuencias de 56 combinaciones *Glu1* identificadas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.
- Figura 5. Variantes alélicas del microsatélite Xpsp3000 detectadas en una muestra de accesiones del estudio.
- Figura 6. Frecuencia de valores del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) encontrados en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Clasificación del trigo en base a características de calidad y uso industrial.
- Cuadro 2. Cálculo del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) para genotipos de trigo hexaploide.
- Cuadro 3. Valores arbitrarios asignados a subunidades de gluteninas de alto peso molecular en función de sus efectos sobre el Test de Sedimentación SDS.
- Cuadro 4. Factor de corrección para genotipos de trigo hexaploide, de acuerdo al estado de la translocación 1BL.1RS.
- Cuadro 5. Composición del gel separador de poliacrilamida (12% T).
- Cuadro 6. Composición del concentrador de poliacrilamida (4% T).
- Cuadro 7. Características de los partidores para la amplificación del microsatélite Xpsp3000.
- Cuadro 8. Condiciones de amplificación para el microsatélite Xpsp3000.
- Cuadro 9. Alelos de gluteninas de alto peso molecular y frecuencias respectivas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.
- Cuadro 10. Número y porcentaje de alelos *Glu1* exclusivos, compartidos y totales encontrados en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.
- Cuadro 11. Combinaciones *Glu1* y frecuencias respectivas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.
- Cuadro 12. Número y porcentaje de combinaciones *Glu1* exclusivas, compartidas y totales encontradas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.
- Cuadro 13. Número de alelos observados, riqueza alélica (A), diversidad genética de Nei (*He*) y contenido de información polimórfica (PIC) por *locus* en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

RESUMEN

La calidad industrial del trigo es un factor de creciente importancia en la comercialización del grano, y está determinada por la cantidad y la calidad de las proteínas que conforman el gluten.

Las gluteninas de alto peso molecular (HMW-G) y la translocación 1BL.1RS son factores determinantes de la calidad industrial del gluten de las variedades y es por esto que han sido ampliamente utilizados como marcadores genéticos en fitomejoramiento.

Con el objetivo de caracterizar el potencial industrial de accesiones de trigo invernal del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca, un total de 587 accesiones fueron analizadas para conocer la variabilidad de las subunidades HMW-G y la presencia de la translocación 1BL.1RS, mediante PAGE-SDS y PCR respectivamente.

El análisis de 481 accesiones invernales homogéneas mostró 3, 9 y 4 alelos en los *loci Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* respectivamente. Las accesiones invernales de la colección presentaron mayor riqueza alélica pero tendieron a tener menor diversidad genética que el conjunto de variedades nacionales liberadas entre 1953 y 2010. Esto deriva del hecho que la posesión de un mayor número de alelos por *locus* no necesariamente garantiza mayor diversidad genética, por cuanto esta depende también de las frecuencias alélicas respectivas.

La colección de accesiones invernales presentó, al igual que el conjunto de variedades nacionales, todos los valores posibles del ICG. Sin embargo, las variedades nacionales presentaron una mayor frecuencia de valores ICG asociados a buena calidad panadera que la colección de accesiones invernales.

En síntesis, la colección de accesiones invernales presentaría un mayor potencial de calidad industrial que el conjunto de variedades comerciales nacionales, razón por la cual es un recurso valioso desde el punto de vista de su aporte al mejoramiento genético de la especie.

SUMMARY

The industrial quality of wheat is a factor of increasing importance in the marketing of grain, and is determined by the quantity and quality of proteins that comprise the gluten.

The high molecular weight glutenins (HMW-G) and the 1BL.1RS translocation are determinants for the gluten quality of the varieties and that is why they have been widely used as genetic markers in plant breeding.

In order to characterize the industrial potential of winter wheat accessions from the Banco Activo de Germoplasma at INIA Carillanca, a total of 587 accessions were analyzed to determine the variability of HMW-G subunits and the presence of the 1BL.1RS translocation by SDS-PAGE and PCR respectively.

The analysis of 481 homogeneous winter accessions showed 3, 9 and 4 alleles at *loci Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* respectively. The winter accessions showed higher allelic richness but tended to have lower genetic diversity than the national varieties released between 1953 and 2010. This derives from the fact that the possession of a large number of alleles per *locus* does not necessarily ensure maximum genetic diversity, since this depends also on the respective allelic frequencies.

Winter accessions and national varieties presented a set of all possible values of the ICG. However, national varieties had the highest proportion of ICG values associated with good baking quality than winter accessions.

In summary, the collection of winter accessions shows greater industrial quality potential than the national varieties, and they are thus considered a valuable resource from the point of view of their contribution to the genetic breeding of the species.

1. INTRODUCCIÓN

La preservación a mediano y largo plazo de colecciones de organismos bajo condiciones controladas en los bancos de germoplasma, tiene como objetivo su utilización futura. La utilización de los recursos genéticos se desarrolla en tres fases fundamentales que corresponden básicamente a la colecta, la conservación y la utilización de los recursos genéticos propiamente tal. La fase de utilización es importante porque es donde los recursos genéticos adquieren valor agregado, y el requisito para su implementación es el acceso a colecciones bien caracterizadas y documentadas de la especie. En otras palabras, la existencia de caracterizaciones de buena calidad impacta positivamente en el potencial de utilización de los recursos genéticos almacenados en los bancos de germoplasma.

El trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) es la especie cultivada más representada en los bancos de germoplasma de INIA, con alrededor de 33.000 accesiones conservadas. Esta colección la componen variedades y líneas experimentales diversas, provenientes de las principales zonas geográficas productoras de trigo del mundo tales como Europa, América del Norte y Asia. Debido a su diversidad, la colección de trigo tiene un alto potencial de utilización. Sin embargo, su caracterización se ha limitado a caracteres agronómicos básicos como el hábito de desarrollo, precocidad, altura de planta, morfología de la espiga y reacción a patógenos específicos. No obstante que la ocurrencia de variación genética para estos caracteres en la colección es atractiva por sí sola, la caracterización de otros atributos valiosos en la colección permitiría incrementar el potencial de utilización de los recursos genéticos almacenados.

En trigo, una de las características que más importancia ha cobrado en la última década es la calidad industrial del grano, debido a que determina el precio de venta de la cosecha. Si bien la calidad industrial es una característica compleja, con distintos aspectos contribuyendo al perfil de calidad de las variedades, el componente determinante es la calidad del gluten. Esta puede

entenderse como el comportamiento que presenta la masa frente a fuerzas de deformación que ocurren durante los procesos de amasado y horneado, y que impactan la calidad del producto terminado. No obstante su importancia, analizar la calidad del gluten por métodos directos en un número elevado de accesiones tiene costos prohibitivos.

Las propiedades del gluten dependen de su composición proteica, siendo las gluteninas de alto peso molecular (HMW-G) uno de los factores de mayor incidencia. Las HMW-G han sido ampliamente utilizadas como marcadores genéticos para la selección de genotipos de calidad superior, y pueden ser fácilmente determinadas mediante técnicas electroforéticas. Sirven por lo tanto como un método indirecto, económico y factible para evaluar el potencial de calidad de grandes colecciones de genotipos.

Por otra parte la translocación trigo-centeno (1BL.1RS), presentes en ciertas variedades de trigo, otorga propiedades favorables que aportan por ejemplo resistencia a enfermedades y mejor adaptación al ambiente. Sin embargo, el segmento cromosomal comúnmente involucrado en esta translocación incluyen también genes adversos para la calidad panadera, como aquellos que codifican la síntesis de secalinas, las cuales reducen sustancialmente la calidad industrial del trigo de pan.

En este contexto, el presente trabajo de investigación se propuso caracterizar el potencial de calidad industrial de 588 accesiones de trigo harinero de invierno (*Triticum aestivum* L.) del Banco Activo de germoplasma de INIA Carillanca, mediante el análisis de la diversidad de gluteninas de alto peso molecular y de la presencia de la translocación 1BL.1RS. Este conocimiento puede incrementar la utilización de los recursos genéticos por vía del desarrollo posterior de variedades que se adapten a nuevas exigencias de los mercados.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 El trigo en Chile

De acuerdo a la FAO, en Chile el trigo ocupa una superficie de 280.644 hectáreas y su producción alcanza a 1.145.290 toneladas (FAOSTAT, 2009). Presenta una particular gravitación en las regiones VIII, IX y X, las cuales concentran alrededor del 70% de la producción nacional (ODEPA, 2011). Por otra parte, el consumo anual aparente de trigo en el país es de 150 kilos por habitante, siendo uno de los más elevados a nivel mundial. Se estima que sobre el 40% de las calorías presentes en la dieta nacional provienen de este cultivo (Jobet *et al.*, 2003).

2.2 Calidad industrial del trigo

El trigo tiene usos diversos en la industria de los alimentos y es el ingrediente principal en la elaboración de pan, galletas y productos de repostería. Una variedad de trigo con propiedades adecuadas para elaborar panes es totalmente inadecuada para elaborar galletas. Esto se debe a que los principales grupos de productos elaborados con este cereal, requieren de características de calidad de grano específicas para cada uno de ellos (Peña, 2003). La calidad del grano de trigo depende básicamente de su constitución genética, del ambiente en el cual se desarrolló el cultivo y del manejo de poscosecha del grano (Espitia *et al.*, 2003; Peña *et al.*, 2008).

El concepto de calidad del trigo es también variable, ya que depende del criterio especificado con relación al mercado y la industria que utilice dichos granos, y es además dinámico, ya que se modifica en el tiempo con los distintos usos y necesidades de cada región o país, que puede

cambiar de acuerdo a nuevos conocimientos o criterios de evaluación (Uhart, 1998; Savin y Sorlino, 2003).

Actualmente los productores buscan variedades que puedan satisfacer sus necesidades de productividad y los requerimientos de calidad del mercado. Los factores de composición del grano que tienen mayor influencia en la definición de las características de calidad de procesamiento del trigo son: la dureza del grano (textura del endosperma), el contenido de proteína del grano y la calidad de la misma (Peña, 2003).

2.2.1 Dureza del grano

La fuerza de unión entre la matriz de la proteína y los gránulos de almidón en el endosperma define la textura del grano, que varía entre duro y blando. Las proteínas puroindolina a y puroindolina b, codificadas por los genes Pina-D1 y Pinb-D1 localizados en el brazo corto del cromosoma 5D, controlan la textura del grano de trigo (Martin *et al.*, 2008).

Las diferencias en la textura del grano son de gran importancia, ya que influyen de manera significativa en el tiempo de molienda, el consumo de energía y en la capacidad de absorción de agua de las harinas (Miller *et al.*, 1982). El tiempo de la molienda como la energía consumida para obtener harina y la cantidad de almidón dañado durante la molienda es mayor en trigos con endosperma duro que en trigos con endosperma blando.

La proporción de almidón dañado durante la molienda puede afectar, dependiendo del tipo de pan y el proceso de panificación, la absorción de agua, las propiedades de manejo y los requerimientos de fermentación de la masa, así como la expansión de la masa durante el horneado y la suavidad y textura de la miga del pan, y el tiempo de envejecimiento (pérdida de suavidad) del mismo (Peña, 2003).

Cuadro 1. Clasificación del trigo en base a características de calidad y uso industrial.

Grupo de calidad	Fuerza de gluten	Uso industrial	Textura de grano
Grupo 1 (F)	Fuerte/extensible	Panificación mecanizada	Endosperma duro a semi-duro
Grupo 2 (M)	Medio/extensible	Panificación manual y semi-mecanizada	Endosperma duro a semi-duro
Grupo 3 (S)	Débil/extensible	Galletería y repostería	Endosperma blando
Grupo 4 (T)	Medio/tenaz	Algunos productos de repostería, no panificable	Endosperma duro a semi-duro
Grupo 5 (C) (<i>Triticum durum</i>)	Fuerte/tenaz	Elaboración de pastas alimenticias, no panificable	Endospermo muy duro y cristalino

Fuente: Adaptado de Peña *et al.*, (1998)

Una pequeña cantidad de almidón dañado en la harina de panificación es deseable para obtener una absorción satisfactoria y suficiente azúcar fermentable. Por el contrario, la harina utilizada en la elaboración de galletas debe contener la menor cantidad posible de almidón dañado, ya que este reduce la capacidad de expansión de la galleta durante el horneado (Miller y Hosenev, 1997). Por esta razón la industria galletera utiliza trigos blandos que producen harinas con cantidades mínimas de almidón dañado.

2.2.2 Contenido de proteína del grano

El contenido de proteína del trigo varía ampliamente en trigo (8-20% en base seca) y se encuentra determinado por factores genéticos de la variedad, por la interacción de esta con el medio ambiente y por las prácticas culturales, principalmente fertilización nitrogenada (Peña 2003).

En 1907 T. B. Osborne separó las proteínas del trigo en cuatro fracciones, basándose en sus solubilidades diferenciales en distintos solventes:

- Albúminas: Proteínas solubles en agua.
- Globulinas: Proteínas insolubles en agua pura, pero solubles en disoluciones salinas diluidas e insolubles a altas concentraciones.
- Prolaminas: Proteínas solubles en alcoholes acuosos.
- Glutelinas: Proteínas solubles en ácidos o bases diluidas.

Al ser humectadas y sometidas a trabajo mecánico, las proteínas de reserva insolubles en agua o en soluciones salinas dan origen a un complejo denominado gluten que posee propiedades viscoelásticas únicas. Dichas proteínas pertenecen a las fracciones glutelina y prolamina, y se denominan gluteninas y gliadinas respectivamente (Shewry *et al.*, 1986; MacRitchie, 1994). Durante el desarrollo del grano las proteínas del gluten se acumulan en el endosperma en forma de cuerpos proteínicos discretos, los cuales aparentemente tienen como única función biológica el servir como reservorios de carbono, nitrógeno y azufre para el desarrollo de la nueva planta de trigo (Shewry *et al.*, 1986).

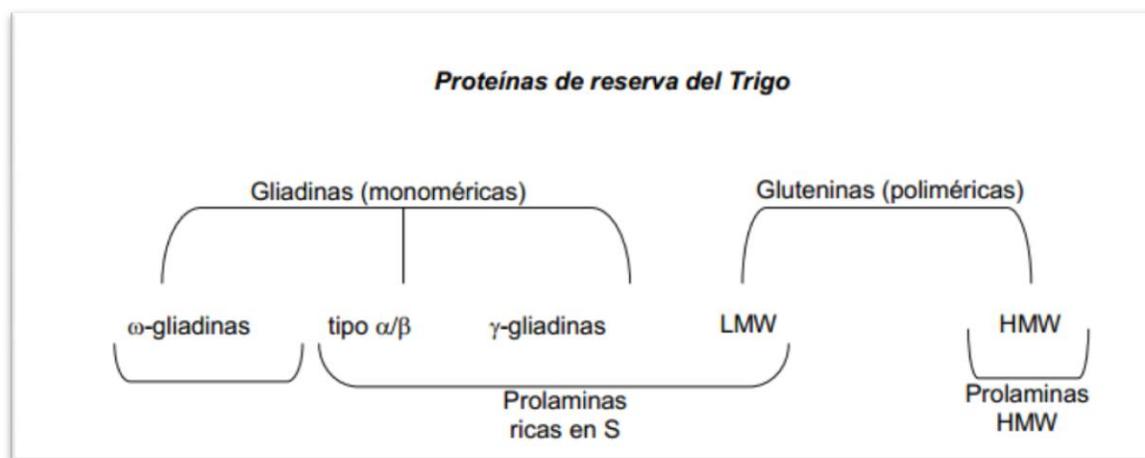


Figura 1. Clasificación de las proteínas de reserva del trigo harinero (*Triticum aestivum*). Shewry *et al.* (1986).

El desarrollo del gluten se obtiene cuando las proteínas hidratadas forman una red tridimensional estabilizada por la fuerza de diversos tipos de enlace químicos y físicos, tales como puentes de hidrógeno y disulfuro, fuerzas iónicas y uniones hidrofóbicas. La estructura y el tamaño de la red proteica son determinados principalmente por el número y distribución de puentes disulfuro entre subunidades de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW-G y LMW-G respectivamente).

Las proteínas del gluten representan entre 78 y 85% de las proteínas totales del endosperma y, por lo tanto, las variaciones en el contenido total de proteína reflejan la variación en el contenido de gluten y viceversa. La relación entre contenido de proteína y calidad panadera es directa: mientras mayor el contenido de proteínas (y de gluten), mayor la extensibilidad y la fuerza del gluten, lo que se traduce en panes de mayor volumen y mejores características de miga y corteza (Peña, 2003). Por otro lado, la relación entre contenido de proteína y calidad galletera es inversa (Peña, 2003). Sin embargo es frecuente encontrar una relación negativa entre el rendimiento del grano y el contenido de proteína de una variedad. Este fenómeno es conocido como efecto de dilución, y se debe principalmente a una mayor eficiencia de acumulación de carbohidratos relativa a la acumulación de proteínas en el grano, ocasionada por una multitud de factores (Calviño *et al.*, 2000; Pazos y Mestelan, 2005).

2.2.3 Calidad de la proteína del grano

Harinas de distintas variedades de trigo que presentan el mismo contenido de proteína a menudo tienen diferentes propiedades viscoelásticas. Este hecho implica que el contenido de proteína, por sí solo, no explica completamente las diferencias observadas en las propiedades viscoelásticas de masas elaboradas con harinas de diferentes variedades de trigo. En consecuencia, la calidad intrínseca de la proteína del grano es también un factor determinante de la calidad del gluten (Weegels *et al.*, 1996).

La calidad de la proteína del grano puede entenderse como el comportamiento que presenta la masa frente a fuerzas de deformación que ocurren durante los procesos de amasado y horneado, y que impactan la calidad del producto terminado. Este comportamiento depende de dos factores principales:

- a) La proporción de proteínas del gluten: gliadinas confieren viscosidad a la masa y gluteninas confieren elasticidad y extensibilidad. La proporción de ambas clases de proteína determina el grado de balance en la extensibilidad del gluten.
- b) La presencia de subunidades específicas de gluteninas pertenecientes a las familias de alto y bajo peso molecular. Ciertas subunidades promoverían la formación de una red tridimensional extensa, más resistente a la deformación mecánica, originando el gluten “fuerte”. Otras subunidades tendrían el efecto opuesto, impidiendo la formación de una red resistente a la deformación mecánica, que daría lugar al gluten “débil” (Weegels *et al.*, 1996).

2.3 Gliadinas

Las gliadinas son una familia de proteínas heterogéneas en tamaño molecular y que en estado puro presentan poca o nula resistencia a la extensión (Zerené *et al.*, 2000). Se clasifican por su contenido de azufre y migración electroforética en cuatro subgrupos denominados α -, β -, γ - y ω -gliadinas (Islas *et al.*, 2005).

Las gliadinas están controladas por genes en los *loci* *Gli-1* y *Gli-2*, localizados en los brazos cortos de los cromosomas 1 y 6 respectivamente. El análisis de gliadinas mediante electroforesis ácida (A-PAGE), sugiere que cada variedad de trigo contiene unos 45 polipéptidos diferentes. Las gliadinas presentan variación genética considerable entre variedades y, de esta forma, se utilizan comúnmente en la identificación de variedades de trigo (ISO 8981).

Los efectos de gliadinas individuales sobre la calidad del gluten son difíciles de determinar, debido a que el elevado número de *loci* y la variación alélica extensiva que poseen dificultan la identificación de los componentes individuales (Gupta *et al.*, 1990). Además, los *loci* que controlan la síntesis de gliadinas del tipo ω y γ se encuentran ligados a *loci* que controlan las síntesis de gluteninas de bajo peso molecular (Payne, *et al.*, 1984) lo que impide separar sus efectos. No obstante, Branlard *et al* (2001) reportan que gliadinas bajo el control del *loci* *Gli-2* contribuyen positivamente a la fuerza del gluten.

2.4 Gluteninas

Las gluteninas son una familia de proteínas heterogéneas en tamaño y se clasifican de acuerdo a su movilidad electroforética como gluteninas de alto (HMW-G) y bajo (LMW-G) peso molecular. Una variedad presenta por lo general entre 3 y 5 subunidades HMW-G y hasta 16 subunidades LMW-G (Hammond-Kosack *et al*, 1993). Las HMW-G controlan la elasticidad del

gluten (Payne, 1987; Shewry, 1992), mientras que existe controversia respecto del rol de las LMW-G (Lawrence, *et al.*, 1987; Kieffer, 2007).

Las HMW-G son codificadas por genes en los *loci* homólogos *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1*, localizados en los brazos largos de los cromosomas 1A, 1B y 1D respectivamente (Payne, 1984; Southan y MacRitchie, 1999). Los análisis moleculares han mostrado que cada *locus Glu1* contiene dos genes HMW-G parálogos, uno que codifica una subunidad de alto peso molecular denominada *x* y el otro que codifica una subunidad de bajo peso molecular denominada *y* (Gu *et al.*, 2004). La ausencia de subunidades en algunos casos es producto del silenciamiento génico. La mayoría de los cultivares de trigo harinero presentan entre 3 y 5 subunidades activas de HMW-G. Por lo general el *locus Glu-D1* codifica ambos tipos de subunidades *x* e *y*, el *locus Glu-B1* puede codificar ambos tipos de subunidades o solamente la subunidad tipo *x* y el *locus Glu-A1* puede tener una o ninguna subunidad activa (Lafiandra *et al.*, 1995).

2.5 Gluteninas de alto peso molecular (HMW-G) y calidad industrial

Payne y Lawrence (1983) catalogaron los alelos HMW-G presentes en numerosas variedades de trigo empleando electroforesis discontinua y condiciones desnaturantes (Figura 2). La nomenclatura propuesta por Payne se continúa utilizando profusamente para describir los alelos HMW-G en los diferentes germoplasmas de trigo que se han caracterizado. Estudios extensivos posteriores realizados por Payne *et al.* (1987), demostraron una relación funcional entre alelos HMW-G y la variación de la calidad panadera medida a través de la prueba de sedimentación. Esto permitió desarrollar una escala de valores aditivos para los alelos, que predice la calidad panadera de una variedad a partir de su perfil electroforético. El puntaje total, obtenido mediante la suma de los valores para los tres *loci* HMW-G presentes en un genotipo de trigo, se conoce como “Glutenin Score”, “Glu1 Score” o “Índice de Gluteninas” (Cuadro 2). Entre las HMW-G que tienen un efecto positivo sobre las características de la fuerza del gluten se encuentran las subunidades 1, 2* (*Glu-A1*), 7+8, 13+16, 17+18 (*Glu-B1*) y 5+10 (*Glu-D1*); las subunidades 7+9

(*Glu-B1*), 2+12(*Glu-D1*) con efectos intermedios y las subunidades Null (*Glu-A1*), 7, 20, 13+19 (*Glu-B1*), 4+12, 3+12 (*Glu-D1*) con efectos negativos (Pogna *et al.*, 1992).

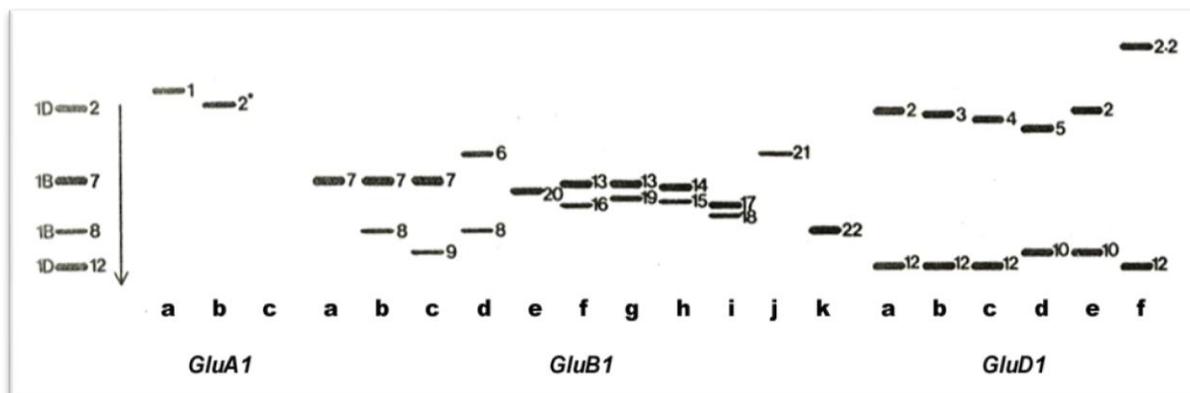


Figura 2. Movilidades electroforéticas y nomenclatura de alelos comunes de gluteninas de alto peso molecular. Como referencia se presenta el perfil completo de gluteninas de alto peso molecular de la variedad Chinese Spring. Fuente: adaptado de Payne y Lawrence (1983).

Cuadro 2. Valores aditivos asignados por Payne *et al.* (1987) a diversos alelos de gluteninas de alto peso molecular, en función de su efecto sobre el Volumen de Sedimentación SDS.

Alelos <i>Glu-A1</i>	Alelos <i>Glu-B1</i>	Alelos <i>Glu-D1</i>	Valor relativo
null	7	4+12	
	6+8		1
	20		
	7+9	2+12	
		3+12	2
1	17+18		
2*	7+8		3
	13+16		
		5+10	
			4

2.6 Translocación trigo-centeno 1BL.1RS y efectos negativos en la calidad panadera

Las translocaciones trigo-centeno, especialmente aquellas que involucran el brazo corto del cromosoma 1R (1RS) han sido utilizadas ampliamente desde inicios del siglo XX con el propósito de transferir resistencia a insectos, enfermedades y mejoramientos del potencial de rendimiento y de la eficiencia de uso del agua (Zeller y Hsam, 1983; Graybosh, 2001). Se estima que varios cientos de cultivares con esta translocación se han liberado en todo el mundo. Los efectos positivos han sido dependientes del background genético, y los genes de resistencia han mostrado ser menos efectivos en las últimas décadas (Rajaram y Braun, 2008). Sin embargo la translocación es todavía útil ya que aumenta el rendimiento de grano en algunos entornos.

La forma más común de translocación trigo-centeno en el germoplasma de trigo harinero es la translocación robertsoniana 1BL.1RS (Graybosh, 2001). Esta translocación involucra el reemplazo del brazo 1BL de trigo por el brazo 1RS de centeno. La consecuencia es el reemplazo de *loci* codificantes de LMW-G por el *locus* Sec-1 que codifican secalinas, proteínas que reducen la fuerza y extensibilidad del gluten (Kim *et al.*, 2005) y produce masas pegajosas, reducción del volumen del pan y migas pobres (Peña *et al.*, 1990). Aunque estos efectos negativos también dependen del background genético (Gobaa *et al.*, 2008) en la actualidad esta translocación descalifica en los programas de mejoramiento de trigos de alta calidad panadera.

El efecto negativo de la translocación 1BL.1RS se toma en cuenta para ajustar el “Glutenin Score” y así obtener un mejor valor predictivo de la calidad (Cuadro 3). El Glutenin Score ajustado se denomina Índice Corregido de Gluteninas y se obtiene restando un número variable de puntos al Glutenin Score que depende de su valor (Cuadro 4), pues se asume que variedades con mejor calidad intrínseca tendrán una reducción en potencial de calidad proporcionalmente mayor que las de menor calidad (Rogers *et al.*, 1989).

Cuadro 3. Cálculo del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) para genotipos de trigo hexaploide.

$$\text{ICG} = \text{Glu1} - 1\text{BL.1RS}$$

Notas:

ICG= Índice Corregido de Gluteninas.

Glu1: Suma de valores relativos para los tres *loci Glu1* de un genotipo (ver Cuadro 2). Esta suma se denomina “Glu1 Score”, “Glutenin Score” e “Índice de Gluteninas” según diversos autores.

1BL.1RS: Factor de corrección por el estado de la translocación 1BL.1RS (ver Cuadro 4).

Cuadro 4. Factor de corrección para genotipos de trigo hexaploide, de acuerdo al estado de la translocación 1BL.1RS: En ausencia de 1BL.1RS, el factor toma el valor 0; en su presencia, el factor toma valores que dependen del Índice de Gluteninas del genotipo. Fuente: Rogers *et al*, (1989).

Estado de la translocación 1BL.1RS	Glu1	1BL.1RS
	8 a 10	-3
Presente	5 a 7	-2
	3 a 4	-1
Ausente	4 a 10	0

3. JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

La generación de información genotípica y fenotípica, más allá de atributos agronómicos de las colecciones de germoplasma, es limitada en los bancos de germoplasma de nuestro país. El interés en los recursos genéticos se ve actualmente acrecentado por los avances tecnológicos, particularmente aquellos relacionadas a la genética y a la manipulación del ADN.

La caracterización de los recursos genéticos permite conocer la variabilidad genética de rasgos importantes en las colecciones de germoplasma, la cual es el principal insumo para los programas de mejoramiento genético. La caracterización de rasgos de importancia económica en las colecciones, posibilita su uso en el desarrollo de nuevas variedades, lo que permite la agregación de valor.

En Chile, el cultivo más importante en términos de superficie, producción y consumo interno es el trigo. Tanto a nivel nacional como internacional se tiende al desarrollo de trigos con aptitud para los usos industriales principales como pan y galletas. En el Chile de hoy, la calidad panadera es un factor de creciente importancia en la comercialización del grano, y está determinada por la cantidad y calidad de las proteínas que conforman el gluten. Por otra parte, los mercados son dinámicos y a pesar que hoy la industria galletera consume solo una pequeña fracción del trigo producido en el país, es necesario conocer y disponer de la diversidad genética que pudiera permitir desarrollar variedades con aptitud galletera si en el futuro este uso, u otro que demandara el mercado de variedades, fuera necesario. Alelos HMW-G distintos de aquellos asociados a buena calidad panadera, están asociados a buena calidad de galletas y viceversa.

En este contexto se aprecia lo necesario que resulta caracterizar las colecciones de trigo almacenadas en el Banco Activo de INIA Carillanca, para así conocer el potencial de calidad disponible para el mejoramiento de la calidad industrial en la especie. Ese potencial puede determinarse convenientemente por medio de la caracterización de la variabilidad de gluteninas de alto peso molecular y de la presencia de la translocación 1BL.1RS.

3.1 Hipótesis

El potencial de calidad industrial de accesiones de trigo invernal del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca, medido a través de la variabilidad de las HMW-G y 1BL.1RS, es mayor al del conjunto de variedades nacionales de trigo liberadas en las últimas cinco décadas.

3.2 Objetivo General

Caracterizar el potencial de calidad industrial de accesiones de trigo invernal del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca, a través de marcadores genéticos.

3.3 Objetivos Específicos

- Caracterizar la diversidad genética de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G) en la colección, utilizando electroforesis en geles de poliacrilamida en condiciones desnaturalizantes (SDS-PAGE).
- Determinar la presencia de la translocación trigo-centeno 1BL.1RS en la colección a través de PCR, utilizando el microsatélite Xpsp3000 específico del cromosoma 1BS.
- Evaluar el potencial de calidad de las accesiones mediante el Índice Corregido de Gluteninas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se desarrolló en el Laboratorio de Biotecnología de Plantas del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA-Carillanca) entre Febrero y Diciembre de 2012. El Centro Carillanca está ubicado en el kilómetro 10 del camino Cajón-Vilcún, Región de La Araucanía. La investigación fue financiada por el Centro de Recursos Biológicos Públicos de INIA.

4.1 Material vegetal.

El material vegetal utilizado correspondió a 588 accesiones de trigo harinero invernol, que forman parte de la Colección de Trigo almacenada en el Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca. Las 588 accesiones fueron regeneradas en la temporada 2011-2012 en el Centro Regional de Investigación Carillanca (30°41' Latitud Sur, 72°25' Longitud Oeste) y el material disponible para la ejecución de esta investigación correspondió a muestras de grano limpio obtenido de las parcelas de regeneración.

4.2 Determinación de alelos de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G).

4.2.1 Extracción de gluteninas.

Se utilizó el protocolo publicado por Singh *et al.* (1991). Se molieron juntos 5 granos de cada accesión y se traspasaron 20 mg de la harina obtenida a un tubo Eppendorf limpio. La muestra fue tratada con 1-propanol 50% por 30 minutos a 65°C para solubilizar las gliadinas. El

sedimento obtenido después de centrifugar fue tratado con 1-propanol 50%, Tris HCl 1M (pH 8.0) y DTT 0.1% por 30 minutos a 65°C. A continuación se trató el sedimento con 1-propanol 50%, Tris HCl 1M (pH 8.0) y 4-vinil piridina 0.2% por 15 minutos a 65°C. Luego la muestra fue centrifugada para recuperar el sobrenadante, que contenía las gluteninas solubilizadas y alquiladas. Finalmente se agregó solución de carga (SDS 1%, Glicerol 15%, Azul de bromofenol 0.05%, Tris-HCl 1M pH 8.0) para mantener la muestra e indicar la corrida electroforética.

4.2.2. Separación de gluteninas mediante electroforesis desnaturante en presencia de dodecil-sulfato de sodio (SDS-PAGE)

Las gluteninas preparadas fueron separadas por electroforesis vertical en geles de poliacrilamida en presencia del detergente dodecil sulfato de sodio (SDS). Se utilizaron minigeles de 8x6 cm, y una cámara electroforética Mini Protean® Tetra Cell (BioRad, USA).

Se utilizó un sistema discontinuo, con geles concentrador y separador de poliacrilamida al 4% y 12% respectivamente (Cuadros 5 y 6). El gel concentrador tiene un tamaño de poro que permite ordenar las proteínas antes de ser separadas. El gel separador presenta un tamaño de poro mayor en donde las proteínas se resuelven en bandas discretas de acuerdo a su tamaño y carga. Este sistema discontinuo de geles rindió una resolución adecuada para la separación de las proteínas de interés.

En cada corrida se cargaron 10 µl de las muestras. La electroforesis se corrió por 30 minutos a 15 mA y posteriormente por 6 horas a 30mA a temperatura ambiente. El buffer de corrida contenía 25mM Tris-HCl, 192 mM Glicina y 0.1% SDS @ pH 8.3.

La visualización de las bandas de proteína se realizó mediante la tinción Azul de Coomassie Coloidal. Los geles se sumergieron en solución de tinción (Coomassie Brilliant Blue G-250 0.08%, sulfato de amonio 8%, ácido fosfórico 1.6% y metanol 20%) durante 2 a 24 horas con agitación constante a 40 rpm. Posteriormente los geles fueron desteñidos por 4 horas en agua destilada con agitación constante. Los geles se dispusieron entre hojas de transparencia para ser

escaneados a profundidad de color de 24 bits en un escáner Hewlett Packard y almacenados digitalmente en formato TIFF.

Cuadro 5. Composición del gel separador de poliacrilamida (12% T, 2 geles).

Soluciones stock	Volúmenes	Concentraciones finales
1.5 M Tris·HCl, pH 8.8	2,50 ml	1 x
SDS 10%	0,10 ml	0,1 %
Acril/Bis 30%	4,00 ml	12,0 %
PSA 10%	0,05 ml	0,05 %
TEMED	0,01 ml	0,05 %
Agua desionizada	3,40 ml	
Volumen total*	10,0 ml	

*excluyendo volumen de agentes polimerizantes.

Cuadro 6. Composición del gel concentrador de poliacrilamida (4% T, 2 geles).

Soluciones stock	Volúmenes	Concentraciones finales
0.5 M Tris·HCl, pH 6.8	1,25 ml	1 x
SDS 10%	0,05 ml	0,1 %
Acril/Bis 30%	0,667 ml	4,0 %
PSA 10%	0,025 ml	0,05 %
TEMED	0,010 ml	0,10 %
Agua desionizada	3,0 ml	
Volumen total*	5,0 ml	

* excluyendo volumen de agentes polimerizantes.

4.2.3 Identificación de alelos de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G).

La identificación de los alelos HMW-G de las accesiones se realizó por comparación de la migración electroforética entre las bandas de estas con muestras de composición alélica conocida. En todos los geles se incluyó la variedad Yecora-Rojo (HGP) cuyos alelos son 1/17+18/5+10 (Bekes *et al.*,2008). En ciertos casos fue necesario confirmar la composición alélica deducida comparando movilidades con variedades testigos que contenían los alelos en cuestión.

Los alelos se denominaron siguiendo la nomenclatura propuesta por Payne y Lawrence (1983). Los alelos que no pudieron ser identificados de forma inequívoca recibieron la denominación NI.

4.3 Determinación de la presencia de la translocación 1BL.1RS.

4.3.1 Extracciones de ADN.

El ADN se purificó a partir de embriones obtenidos desde cinco granos de cada accesión, utilizando un método de extracción basado en lo descrito por Futon *et al.* (1995) (Anexo 2).

Cinco granos escogidos al azar fueron remojados toda la noche en agua destilada. La mañana siguiente se realizó la disección de los embriones bajo lupa estereoscópica. Los embriones fueron triturados y homogenizados con ayuda de un pistilo plástico en presencia de 500 µl del buffer de extracción de Futon. El homogenizado se incubó a 65°C por 40 minutos y posteriormente se extrajo durante 5 minutos con un volumen de cloroformo: alcohol isoamílico (24:1). Luego de centrifugar 10 minutos a 14.000 rpm para separar la fase orgánica de la acuosa, se tomó el sobrenadante acuoso y se mezcló con 2.5 volúmenes de etanol para precipitar el ADN. El pellet fue recuperado por centrifugación, secado al aire y suspendido en solución TE 1X durante 24 horas. Las muestras de ADN se almacenaron a -20°C hasta su utilización.

4.3.2 Amplificación de la secuencia Xpsp 3000

La presencia o ausencia de la translocación en las accesiones se diagnosticó con la amplificación del microsatélite Xpsp3000 (Zerené *et al.*, 2000). Este microsatélite, cuyo motivo repetido corresponde a (CAA)₁₅, está localizado en el *locus Gli-1* que contiene un gen de γ -gliadina en el cromosoma 1BS. La amplificación de un producto de entre 213 y 256 pares de bases indica la presencia del cromosoma 1BS, y su ausencia indica la presencia del cromosoma 1RS. En este último caso se infiere la presencia de la translocación 1BL.1RS (Cuadro 7 y 8).

Cuadro 7. Características de los partidores para la amplificación del microsatélite Xpsp3000.

Partidor	Secuencia	Numero de bases	T° Annealing
Gly F	5'- GCA GAC CTG TGT CAT TGG TC -3'	20	55°C
Gly R	5'- GAT ATA GTG GCA GCA GGA TAC G -3	22	55°C

Cuadro 8. Condiciones de amplificación para el microsatélite Xpsp3000.

Soluciones stock	Volúmenes	Concentraciones Finales
DNA 20 ng/ μ l	5 μ l	5 ng/ μ l
Buffer Taq 10x	2 μ l	1 x
MgCl ₂ 50 mM	2,5 μ l	6,4 mM
dNTP Mix 2 mM	2 μ l	200 μ M
Gly F 2.5 μ M	2 μ l	0,25 μ M
Gly R 2.5 μ M	2 μ l	0,25 μ M
Taq Pol 5U/ μ l	0,08 μ l	0,025 U/ μ l
Agua desionizada	4,36 μ l	
Volumen total	20 μ l	

Para amplificar el microsatélite se utilizó una modificación de la PCR convencional conocida como PCR Touchdown, que permite reducir la amplificación inespecífica. Para ello se utiliza una temperatura de *annealing* 10°C más alta que el óptimo en el primer ciclo de la PCR, la cual es rebajada gradualmente en 1°C en los siguientes 9 ciclos, hasta terminar en la temperatura de *annealing* óptima para los partidores.

Las condiciones fueron: Desnaturalización inicial a 94°C durante 1 minuto, temperatura de *annealing* de 62°C por 30 segundos y temperatura de elongación de 72°C por 1 minuto durante 10 ciclos, con descenso de 1°C por ciclo en los siguientes 9 ciclos. A contar del ciclo 11 se realizan otros 30 ciclos, con desnaturalización a 94°C por 1 minuto, temperatura de *annealing* óptima de 55°C, temperatura de elongación de 72°C por 1 minuto, y una extensión final de 7 minutos a 72°C.

Los productos de la amplificación fueron separados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1,5% los que posteriormente se tiñeron con GelRed (Biotium, USA) durante 1 hora con agitación constante de 45 rpm. Los geles fueron visualizados bajo luz UV y capturados con el sistema digital FUJIFILM LAS-3000 (Japón).

4.4 Determinación del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) de las accesiones.

El Índice Corregido de Gluteninas (ICG) se calculó de acuerdo a lo señalado en el Cuadro 3. Para ello se sumaron los valores aditivos individuales asignados a los alelos HMW-G de una accesión en los tres *loci Glu1* caracterizados (Cuadro 2), según lo propuesto por Payne *et al.* (1987). Enseguida, se corrigió este valor por la presencia de la translocación 1BL.1RS (Cuadro 4), de acuerdo a lo señalado por Rogers *et al.* (1989). El ICG de un genotipo de trigo harinero puede variar entre un mínimo de 3 y un máximo de 10. Valores altos de ICG se asocian a calidad panadera superior, mientras que valores bajos se asocian a calidad galletera superior. En vista que se han descrito los valores aditivos para los alelos más frecuentes en los programas de mejoramiento, no es posible calcular el ICG para accesiones que presentan alelos con valor no

determinado. Por otro lado, tampoco es posible calcular ICG para accesiones heterogéneas, es decir aquellas que presentan más de un alelo por *locus*. Por estas razones, se excluyeron de los análisis las accesiones con alelos para los cuales no existe valor asociado y aquellas accesiones heterogéneas.

4.5 Análisis de datos

Se determinó el número y frecuencia de alelos, combinaciones de gluteninas y valores del Índice Corregido de Gluteninas (ICG). Se comparó la riqueza alélica (A_s) y diversidad genética de Nei (H) de la colección de accesiones de trigo invernal del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca, con la de una colección diversa de variedades chilenas liberadas en la últimas cinco décadas, utilizando el software FSTAT. Se corrigió la diferencia de tamaño de poblaciones con el método de rarefacción (Goudet, 2001). Se comparó el Contenido de Información Polimórfica (PIC) por *locus* utilizando las frecuencias alélicas observadas, de acuerdo a Botstein *et al.* (1980).

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Anexo 3 se describe de forma detallada la composición de alelos de gluteninas de alto peso molecular de las 587 variedades de trigo invernal analizadas.

De las 587 accesiones analizadas, 101 (17,2%) presentaron dos alelos distintos en uno o más *locus*. Esto pudo ser el resultado de varios factores como: la contaminación mecánica de las accesiones durante las operaciones de regeneración de la colección, o heterogeneidad propia de la variedad almacenada. Estos fenómenos son bastante comunes en los bancos de germoplasma (Shan *et al.*, 2007) pero requieren un esfuerzo de esclarecimiento puesto que en el peor de los casos pudiera estar reflejando la existencia de brechas en las prácticas de conservación del banco. En el conjunto de 94 variedades nacionales liberadas desde 1953, se detectaron solo 6 accesiones heterogéneas, 3 de las cuales fueron liberadas con posterioridad al año 2000. Las accesiones y variedades heterogéneas fueron excluidas de los análisis de riqueza alélica, diversidad genética, PIC, diversidad de combinaciones e ICG.

5.1 Variabilidad de gluteninas de alto peso molecular (HMW-G)

La Figura 3 ofrece una vista de la variabilidad alélica observada en una muestra de las accesiones invernales analizadas.

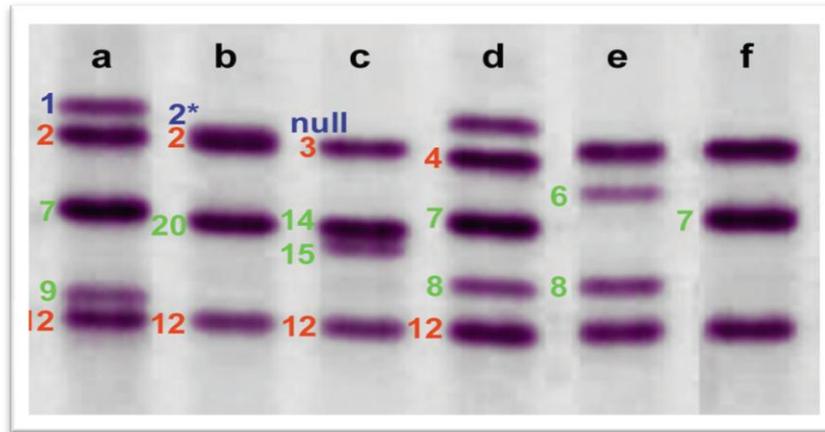


Figura 3. Muestra de variantes alélicas de gluteninas de alto peso molecular presentes en accesiones del estudio, separadas mediante SDS-PAGE. La nomenclatura de los alelos corresponde a Payne *et al.* (1987). La clave de colores señala los alelos pertenecientes a los loci *Glu1A* (azul), *Glu1B* (verde) y *Glu1D* (rojo).

En total se observaron 18 alelos que codifican para subunidades HMW-G, de los cuales fue posible identificar 17 (Cuadro 9). El locus *Glu-A1* presentó tres variantes alélicas: 1, 2* y nulo. Este último alelo fue el más frecuente entre las accesiones invernales homogéneas, con un 48% del total. Como mencionan diferentes autores, las subunidades 1 y 2* son favorables desde el punto de vista de calidad panadera pues se asocian con altos volúmenes de sedimentación. De este mismo modo, el alelo nulo es considerado desfavorable para calidad panadera pues se asocia a un bajo volumen de sedimentación. Estudios anteriores en variedades europeas; italianas (Boggini *et al.*, 1987), turcas (Turchetta *et al.*, 1995) y españolas (Ruiz *et al.*, 1998) han demostrado que el alelo nulo es el más frecuente en el locus *Glu-A1*. Esta misma situación ocurre

en la colección de variedades nacionales analizadas, en donde nulo es el alelo más frecuente (37%). Por otra parte estudios actuales han demostrado una tendencia a la disminución de este alelo en trigos invernales de EE.UU y trigos harinero mexicanos, con frecuencias actuales inferiores al 4% (Shan *et al.*, 2007; Martínez-Cruz *et al.*, 2010).

Para el *locus Glu-B1* se observaron 10 variantes alélicas distintas (Cuadro 9), siendo el *locus* con mayor número de alelos HMW-G. Entre las accesiones del Banco Activo, los alelos 7+9 (39,5%) y 6+8 (18,8%) fueron los de mayor frecuencia. Como indica Payne (1987) estos alelos tienen efectos intermedio y desfavorable respectivamente sobre el volumen de sedimentación. En las variedades nacionales la variante alélica 17+18 (32%) fue la más frecuente, y está asociada a efectos favorables en la fuerza del gluten según Payne (1987). Shan (2007) encontró que en trigos invernales de EE.UU el alelo 7+9 fue el más frecuente (47,7%).

Los alelos con efectos positivos sobre las fuerza del gluten; 7+8, 13+16 y 17+18 (Payne *et al.*, 1987; Pogna *et al.*, 1992) se encontraron con una frecuencia acumulada de un 17,8% en las accesiones del banco de germoplasma. Esto indicaría que las subunidades de HMW-G con efectos intermedios y desfavorables predominan en el *locus Glu-B1* en esta colección. Por otra parte, estos alelos con efectos positivos en la fuerza de gluten, son predominantes en las variedades nacionales, encontrándose con una frecuencia acumulada del 60%.

Para el *locus Glu-D1* se observaron cinco variantes alélicas (Cuadro 9) entre las accesiones del banco de germoplasma. El alelo 2+12 fue el más frecuente en la colección (55,5%). La variante alélica 5+10 (39%) es considerada como la que aporta mayor fuerza de gluten (Shan *et al.*, 2007). La variantes alélicas con calidad intermedias; 2+12 y 3+12, son las más representativas de *locus Glu-D1* en las accesiones del banco, presentando una frecuencia acumulada del 60 %. El alelo 4+12 (0,9%) es considerado por muchos autores la variante alélica con efectos más desfavorables en la fuerza del gluten (Payne *et al.*, 1987; Branlard *et al.*, 2001; Shan *et al.*, 2007). En las variedades nacionales, la variante alélica 5+10 fue las más frecuente (55%).

Cuadro 9. Alelos de gluteninas de alto peso molecular y frecuencias respectivas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

<i>Locus</i> ¹	Alelo ¹	Subunidad ²	BG ³		VN ³	
			N ⁴	F ⁵	N	F
<i>Glu-A1</i>	a	1	125	0,260	31	0,330
	b	2*	123	0,256	28	0,298
	c	nulo	233	0,484	35	0,372
		Total	481	1	94	1
<i>Glu-B1</i>	a	7	77	0,160	6	0,064
	b	7+8	73	0,152	21	0,223
	c	7+9	192	0,399	20	0,213
	d	6+8	88	0,183	7	0,074
	e	20	0	0,000	4	0,043
	f	13+16	5	0,010	6	0,064
	h	14+15	30	0,062	0	0,000
	i	17+18	8	0,017	30	0,319
	§	13+18	1	0,002	0	0,000
	§	6	7	0,015	0	0,000
	Total	481	1	94	1	
<i>Glu-D1</i>	a	2+12	257	0,534	41	0,436
	b	3+12	21	0,044	0	0,000
	c	4+12	4	0,008	1	0,011
	d	5+10	199	0,414	52	0,553
		Total	481	1	94	1

1: De acuerdo a McIntosh *et al.*, (1998).

2: De acuerdo a Payne *et al.*, (1987).

3: BG, accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481); VN, variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

4: Número de individuos de la población respectiva que presentan el alelo.

5: Frecuencia del alelo en la población respectiva.

§: Alelo sin símbolo genético formal.

La colección de accesiones y el conjunto de variedades nacionales comparten 12 de los 17 alelos identificados, correspondiente al 71%. La colección de accesiones invernales presentó una mayor proporción de alelos exclusivos (4 alelos; 24%) que el conjunto de variedades nacionales (1 alelo, 6%) (Cuadro 10). Cabe hacer notar que el tamaño poblacional de la colección de accesiones es superior al del conjunto de variedades nacionales, 481 y 94 individuos respectivamente, lo que favorecería la probabilidad de detectar alelos distintos.

Cuadro 10. Número y porcentaje de alelos *Glu1* exclusivos, compartidos y totales encontrados en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

BG ¹	VN ²	Compartidas ³	Total ⁴
4	1	12	17
24%	6%	71%	100%

1: Alelos *Glu1* presentes exclusivamente en accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481)

2: Alelos *Glu1* presentes exclusivamente en variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

3: Alelos *Glu1* presentes en ambas poblaciones.

4: Total de alelos *Glu1* observados en el estudio.

Cabe precisar que el alelo 7+8 detectado en ambas colecciones, presenta variación adicional que no es reconocible en geles de poliacrilamida. Entre las variantes descritas se citan los alelos 7*+8, 7*+8* y 7+8* (Lie *et al.*, 2006). Estudios posteriores en las colecciones analizadas en este trabajo, deberán hacer uso de marcadores de ADN para discriminarlos y así poder examinar de mejor forma la variabilidad de las HMW-G observadas. La identificación de accesiones que portan el alelo 7+8 en este trabajo, permitirá acotar los esfuerzos de caracterizaciones posteriores.

Los alelos disponibles en las dos colecciones originaron 56 combinaciones distintas (Figura 4 y Cuadro 11). Se observaron 50 y 30 combinaciones distintas en la colección de accesiones y en la de variedades nacionales respectivamente. Ambas colecciones compartieron solo 24 de ellas (43%), mientras que 26 (46%) y 6 (11%) fueron exclusivas de las accesiones y de las variedades nacionales respectivamente (Cuadro 12). La combinación 2*/7+9/5+10 fue la más frecuente en la colección del Banco de Germoplasma, y la combinación 1/7+9/5+10 fue la más frecuente en la colección de variedades nacionales.

A pesar que se encontraron combinaciones exclusivas en la colección de accesiones, que pueden ampliar el rango de calidad industrial del trigo, es conveniente hacer notar que dicha variabilidad no es de fácil aprovechamiento debido a que las accesiones corresponden en su gran mayoría a variedades antiguas, extranjeras y por lo tanto de potencial de adaptación limitado.

Cuadro 11. Combinaciones *Glu1* y frecuencias respectivas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

#	Combinación <i>Glu1</i>	BG ¹		VN ¹	
		N ²	F ³	N	F
1	1/13+16/5+10	0	0,000	2	0,021
2	1/14+15/2+12	5	0,010	0	0,000
3	1/14+15/5+10	4	0,008	0	0,000
4	1/17+18/2+12	1	0,002	5	0,053
5	1/17+18/5+10	2	0,004	7	0,074
6	1/6+8/2+12	14	0,029	0	0,000
7	1/6+8/3+12	2	0,004	0	0,000
8	1/6+8/5+10	1	0,002	2	0,021
9	1/7/2+12	12	0,025	1	0,011
10	1/7/3+12	3	0,006	0	0,000
11	1/7/5+10	7	0,015	0	0,000
12	1/7+8/2+12	11	0,023	3	0,032
13	1/7+8/3+12	1	0,002	0	0,000
14	1/7+8/5+10	11	0,023	2	0,021
15	1/7+9/2+12	22	0,046	0	0,000
16	1/7+9/3+12	2	0,004	0	0,000
17	1/7+9/5+10	27	0,056	9	0,096
18	2*/13+16/2+12	1	0,002	0	0,000
19	2*/13+16/3+12	1	0,002	0	0,000
20	2*/13+16/5+10	3	0,006	1	0,011
21	2*/14+15/2+12	3	0,006	0	0,000
22	2*/14+15/5+10	3	0,006	0	0,000
23	2*/17+18/2+12	0	0,000	8	0,085
24	2*/17+18/5+10	2	0,004	4	0,043
25	2*/6/2+12	2	0,004	0	0,000
26	2*/6/5+10	2	0,004	0	0,000
27	2*/6+8/2+12	2	0,004	0	0,000
28	2*/7/2+12	6	0,012	0	0,000
29	2*/7/3+12	1	0,002	0	0,000

#	Combinación <i>Glul</i>	BG ¹		VN ¹	
		N ²	F ³	N	F
30	2*/7/5+10	11	0,023	2	0,021
31	2*/7+8/2+12	2	0,004	1	0,011
32	2*/7+8/5+10	16	0,033	5	0,053
33	2*/7+9/2+12	6	0,012	2	0,021
34	2*/7+9/5+10	62	0,129	5	0,053
35	null/13+16/2+12	0	0,000	1	0,011
36	null/13+16/5+10	0	0,000	2	0,021
37	null/13+18/5+10	1	0,002	0	0,000
38	null/14+15/2+12	15	0,031	0	0,000
39	null/17+18/2+12	3	0,006	3	0,032
40	null/17+18/5+10	0	0,000	3	0,032
41	null/20/2+12	0	0,000	4	0,043
42	null/6/2+12	3	0,006	0	0,000
43	null/6+8/2+12	58	0,121	1	0,011
44	null/6+8/3+12	3	0,006	0	0,000
45	null/6+8/5+10	8	0,017	4	0,043
46	null/7/2+12	28	0,058	2	0,021
47	null/7/3+12	1	0,002	0	0,000
48	null/7/4+12	1	0,002	0	0,000
49	null/7/5+10	7	0,015	1	0,011
50	null/7+8/2+12	18	0,037	8	0,085
51	null/7+8/3+12	3	0,006	0	0,000
52	null/7+8/4+12	3	0,006	1	0,011
53	null/7+8/5+10	8	0,017	1	0,011
54	null/7+9/2+12	45	0,094	2	0,021
55	null/7+9/3+12	4	0,008	0	0,000
56	null/7+9/5+10	24	0,050	2	0,021
Total		481	1,000	94	1,000

1: BG, accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481); VN, variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

2: Número de individuos de la población respectiva que presentan la combinación.

3: Frecuencia de la combinación en la población respectiva.

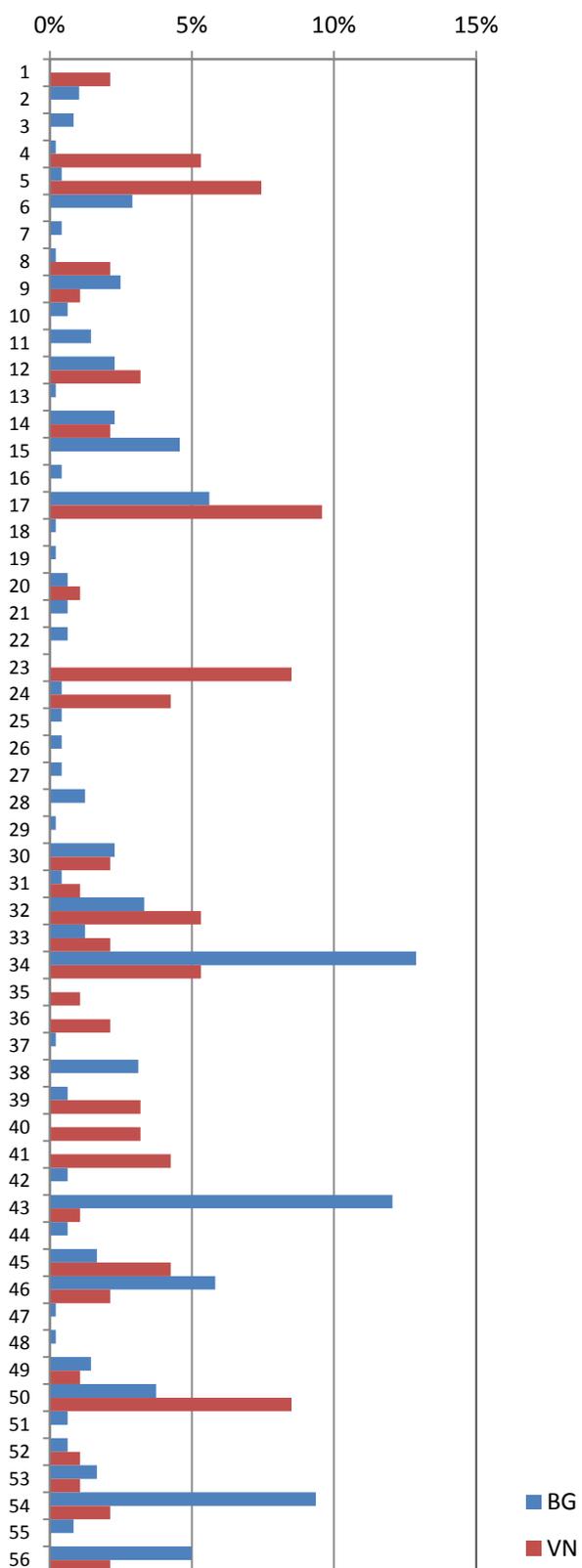


Figura 4. Frecuencias de 56 combinaciones *Glu1* identificadas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo. BG, accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481); VN, variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

Cuadro 12. Número y porcentaje de combinaciones *Glu1* exclusivas, compartidas y totales encontradas en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

BG ¹	VN ²	Compartidas ³	Total ⁴
26	6	24	56
46%	11%	43%	100%

1: Combinaciones *Glu1* presentes exclusivamente en accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481)

2: Combinaciones *Glu1* presentes exclusivamente en variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

3: Combinaciones *Glu1* presentes en ambas poblaciones.

4: Total de combinaciones *Glu1* en el estudio.

La riqueza alélica (A) se utiliza para comparar el contenido de alelos por *locus* entre poblaciones. Cuando el tamaño poblacional difiere, la comparación puede tener un sesgo que deriva de la intensidad de muestreo (Leberg, 2002). La rarefacción es un método para estandarizar A sobre la base del tamaño de población más pequeño, de forma que la comparación es independiente de las diferencia en tamaño de población. En este trabajo se estimó A, considerando las frecuencias de alelos de gluteninas de alto peso molecular observadas en 481 accesiones invernales y 94 variedades nacionales liberadas desde 1953. Los resultados, normalizados a un tamaño de población de 94 individuos, indicarían que la colección de accesiones invernales supera en número de alelos a la colección de variedades sólo en los *loci Glu-1B* y *Glu-1D* (Cuadro 13). Estos resultados también indican que la población que resultaría de la combinación de ambas colecciones contendría una mayor riqueza alélica que cualquiera de las dos colecciones por separado, lo que puede deberse a la existencia de un número de alelos exclusivos en una u otra población.

Cuadro 13. Número de alelos observados, riqueza alélica (A), diversidad genética de Nei (H) y contenido de información polimórfica (PIC) por *locus*, en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo.

<i>Locus</i>	N° de alelos observados		Riqueza alélica (A) ²		Diversidad Genética de Nei (He)		Contenido de información polimórfica (PIC)	
	BG ¹	VN ¹	BG	VN	BG	VN	BG	VN
<i>Glu-A1</i>	3	3	3.000	3.000	0,633	0,664	0,561	0,590
<i>Glu-B1</i>	9	7	8.164	7.000	0,754	0,788	0,721	0,757
<i>Glu-D1</i>	4	3	3.826	3.000	0,541	0,504	0,442	0,388

1: BG, accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481); VN, variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

2: Normalizada a un tamaño poblacional de 94 individuos.

La diversidad genética de Nei o heterocigosidad esperada (He) es la probabilidad que cualquier par de alelos en un *locus*, muestreados al azar, sean distintos entre sí. He varía entre 0 y 1, y se maximiza en la medida que existen varios alelos con frecuencias similares. En este estudio, la diversidad genética de Nei varió entre 0.504 y 0.788. La diversidad más baja se observó en el *locus Glu-D1* en la población de variedades nacionales, que presentó 3 alelos con desigual distribución (Cuadros 9 y 13). La diversidad más alta se observó en el *locus Glu-B1* de la misma población de variedades nacionales. Este *locus* presentó 2 alelos menos en las variedades nacionales que en las accesiones invernales, sin embargo tuvo frecuencias alélicas más equilibradas lo que implica una mayor probabilidad de observar alelos distintos (Cuadros 9 y 13).

El contenido de información polimórfica (PIC) es un parámetro que se utilizó originalmente para medir la capacidad de un marcador para trazar el origen de alelos asociados a enfermedades genéticas (Botstein *et al*, 1980). Este parámetro depende del número y frecuencia de los alelos

observados y permite comparar la diversidad genética de un *locus* entre poblaciones. Varía entre 0 y 1, siendo 0 el valor PIC correspondiente a un *locus* que presenta un solo alelo y por lo tanto carece de diversidad. Los valores PIC siguieron las mismas tendencias que la diversidad genética de Nei, siendo el *locus Glu-D1* el menos diverso (0.388) y *Glu-B1* el que presentó mayor diversidad (0.757), ambos en el conjunto de variedades nacionales analizadas. Tanto *He* como PIC dependen del número y frecuencia de los alelos, de manera que es esperable que ambos índices de diversidad arrojaran resultados similares de diversidad en los *loci* analizados.

5.2 Presencia de la translocación 1BL.1RS en las accesiones analizadas.

En accesiones sin la translocación 1BL.1RS, la presencia del cromosoma 1BS origina la amplificación de un fragmento de entre 215 y 285 pb con los partidores Gly F y Gly R. Las accesiones que portan la translocación 1BL.1RS no presentan amplificación debido al reemplazo del cromosoma 1BS por 1RS. Se analizaron 486 accesiones que fueron homogéneas para alelos HMW-G. De éstas, 84 (17%) no presentaron amplificación para el microsatélite Xpsp3000 y fueron consideradas como portadoras de la translocación 1BL.1RS. En Anexo 3 se detalla la identidad de las accesiones que presentaron esta translocación. La figura 5 muestra resultados típicos del análisis para una muestra de los genotipos estudiados.

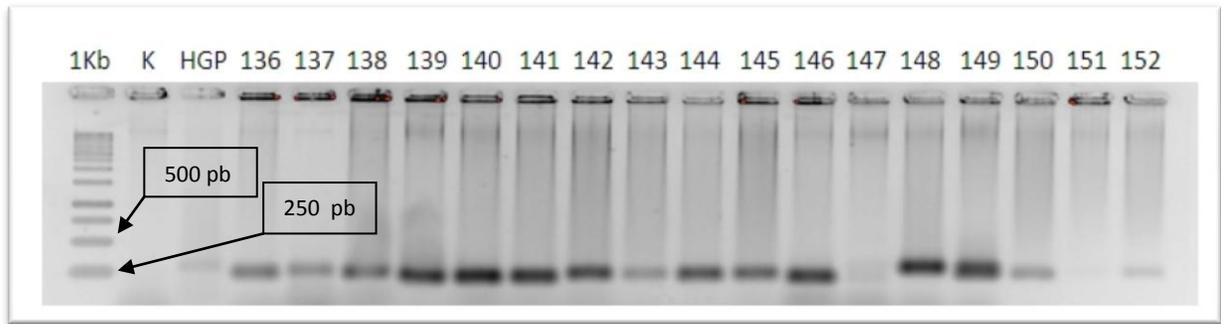


Figura 5. Variantes alélicas del microsatélite Xpsp3000 detectadas en una muestra de accesiones del estudio. 1Kb, estándar de tamaño molecular; K, Kumpa-INIA (variedad 1BL.1RS); HGP, Yécora (variedad 1BL.1BS).

5.3 Potencial de calidad industrial de la colección de trigos invernales según Índice Corregido de Gluteninas (ICG)

Se comparó el potencial de calidad industrial de accesiones homogéneas de la colección de trigo invernal y variedades nacionales mediante el ICG. Este índice presenta valores de entre 2 y 10 para los genotipos de menor y mayor aptitud panadera, respectivamente (Payne *et al.*, 1987; Rogers, 1989). La figura 6 muestra la distribución de valores del ICG en ambas poblaciones.

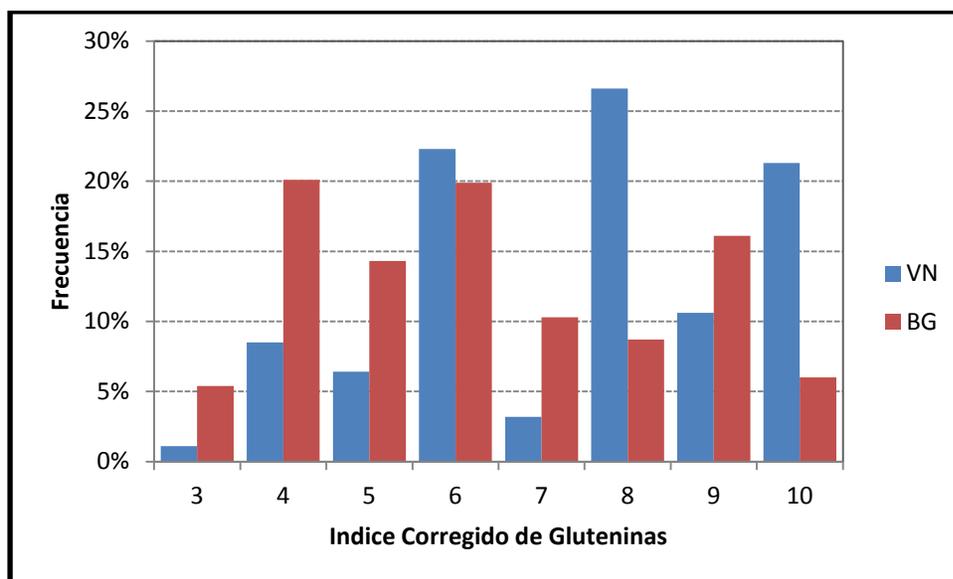


Figura 6. Frecuencia de valores del Índice Corregido de Gluteninas (ICG) encontrados en una muestra de accesiones invernales de trigo del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca y en variedades nacionales de trigo. BG, accesiones del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca (n=481); VN, variedades nacionales de trigo liberadas entre 1953 y 2010 (n=94).

Se observó que en la colección de accesiones invernales, el ICG presentó todos los valores posibles para este indicador. En esta colección, la fracción acumulada de los ICG que se consideran positivos para calidad panadera (ICG igual o superior a 7) fue de un 40,3%, frente a un 59,7% para los valores que afectan negativamente la aptitud de las accesiones para ese uso (ICG igual o inferior a 6).

En las variedades nacionales la fracción acumulada de valores del ICG igual o superior a 7 fue de 61,7%, mientras que para valores iguales o menores a 6 fueron de 38,3%.

6. CONCLUSIONES

Al comparar las distintas frecuencias alélicas entre la colección de banco de germoplasma y variedades nacionales, no se observan diferencias desde el punto de vista de usos en calidad industrial del trigo, sin embargo al examinar el potencial de calidad industrial en base al score corregido de gluteninas, en las variedades nacionales, se observa una distribución desplazada hacia los valores superiores a 7, esto podría deberse a que los criterios de selección de los fitomejoradores apuntan a satisfacer la demanda de trigos con buen potencial de panificación.

En contraste con lo observado en las variedades nacionales, las accesiones presentes en el banco de germoplasma, presentan valores del índice corregido de gluteninas con una distribución homogénea, tanto para los valores asociados a buena calidad panadera, como a aquellos valores que determinar mejor calidad galletera.

Desde el punto de vista de caracterización y uso de los recursos genéticos, la colección de variedades invernales del banco de germoplasma contiene un alto grado de diversidad genética disponible para distintos usos en calidad industrial. Los datos llevarían a concluir que el potencial de uso industrial de las accesiones de trigo invernal del banco de germoplasma, es mayor que el de los trigos nacionales liberado en las últimas décadas y, sugiere que la colección analizada cumple con las expectativas de un banco activo de germoplasma.

7. LITERATURA CITADA

Axford, D., McDermott, E., Redman, D. 1979. Note on the sodium dodecyl sulphate test of bread making quality: comparison with Pelshenke and Zeleny tests. *Cereal Chem* 56,582-584.

Bekes, F., Cavanagh, C.R., Wrigley, C.W., Martinov, S., Bushuk, W. 2006. The gluten composition of wheat varieties and genotypes. Part II. Composition table for the HMW subunits of glutenin (3rd edition). In: Wrigley CW (ed) *Gliadin and Glutenin: The unique balance of wheat quality*. AACC International, pp. 480.

Boggini, G., Peruffo, A.D.B., Mellini, F., Pogna, N.E. 1987. Storage, protein composition, morphophysiological and quality characters of 24 old durum wheat varieties from Sicily. *Rachis*, 6, 30-35.

Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., Davis, R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am J Hum Genet* 32, 314–331.

Branlard, G., Dardevet, M., Amiour, N., Igrejas G. 2003. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, 669–679.

Branlard, G., Dardevet, M., Saccomano, R., Lagoutte, F., Gourdon, J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica* 119, 59–67.

Butow, B.J., Gale, K.R., Ikea, J., Juhasz, A., Bedo, Z., Tamas, L., Gianibelli, M.C. 2004. Dissemination of the highly expressed Bx7 glutenin subunit (Glu-B1a1 allele) in wheat as revealed by novel PCR markers and RP-HPLC. *Theoretical and Applied Genetics* 109, 1525–1535.

Calviño, P., Echeverría, H.E., Redolatti, M. 2000. Estratificación de fósforo en el suelo y diagnóstico de la fertilización fosfatada en trigo de siembra directa. XVII Congreso Argentino de la ciencia del suelo. Mar de Plata.

Espitia, R. E., Peña, B. R., Villaseñor, M. H. E., Huerta, E. J., Limón, O. A. 2003. Calidad industrial de trigos harineros mexicanos para temporal. I. Comparación de variedades y causas de la variación. *Rev. Fitotec. Mex.* 26(4), 249-256.

FAOSTAT. 2009. < <http://faostat.fao.org> > Visto en Noviembre 2010.

Gianibelli, M.C., Larroque, O.R., MacRitchie, F., Wrigley, C.W. 2001. Biochemical, Genetic, and Molecular Characterization of Wheat Endosperm.

- Gobaa, S., Kleijer, G., Stamp, P.** 2008. 2^{**} , a new high molecular weight glutenin subunit coded by *Glu-A1*: its predicted structure and its impact on bread-making quality. *Plant Breed* 126, 1-4.
- Goudet, J.** 2001. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). <<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>>. Visto en Diciembre de 2012.
- Graybosh, R.** 2001. Mini review. Uneasy unions: Quality effects of rye chromatin transfer to wheat. *Journal of Cereal Science*. 33, 3-16.
- Gu, Y., Coleman-Derr, D., Kong, X. y Anderson, O.** 2004. Rapid genome evolution revealed by comparative sequence analysis of orthologous regions from four Triticeae genomes. *Plant Physiol*. 135(1): 459–470
- Gupta, R., Bekes, F., Wrigley, W., Moss, H.** 1990. Prediction of wheat quality in breeding on the basis of LMW and HMW glutenin subunit composition. Tamworth, NSW, pp. 217-225.
- Gupta, R.B., MacRitchie, F.** 1991. A rapid one-step one-dimensional SDS–PAGE procedure for analysis of subunit composition of glutenin in wheat. *Journal of Cereal Science* 14, 105–109.
- Hammond-Kosack, M., Holdsworth, M y Bevan, M.** 1993. In vivo footprinting of a low molecular weight glutenin gene (LMWG-1D1) in wheat endosperm. *EMBO J*. 12(2): 545–554.
- He, Z., Liu, X., Xia, J., Pena, R.** 2005. Composition of HMW and LMW glutenin subunits and their effects on dough properties, pan bread, and noodle quality of chinese bread wheats. *Cereal Chem*. 82, 345-350.
- Islas, R.A., MacRitchie, F., Gandikota, S., Hou, G.** 2005. Relationships of protein composition and dough rheological measurements with breadmaking performance of wheat flours. *Rev. Fitotec. Mex.* 28, 243-251.
- ISO 8981.** 1993. Wheat identification of varieties by electrophoresis.
- Jobet, C., Zuñiga, J., Campos, H.** 2003. Mejoramiento molecular del trigo para calidad industrial. Proyecto Fondef D0I1074. *Acta INIA* N°21,5-11.
- Kieffer R.** 2007. The role of gluten elasticity in the baking quality of wheat. En: *Future of flour. A compendium of flour improvement*. L. Popper, W. Schäfer, W. Freund (eds.) Agrimedia GmbH 480 pp. ISBN: 978-3-86037-309-5
- Kim, W., Johnson, P., Baenziger, A., Lukaszewski, J., Gaines, C.** 2005. Quality effect of wheat- rye (1R) translocation in “Pavon 76”. *Plant Breeding* 124, 334-337.
- Lafiandra, D., Masci, S., D’Ovidio, R., Turchetta, T., Margiotta, B., Mac Ritchie, F.** 1995. **En:** *Wheat structure: biochemistry and functionality*. J.P. Schofield (ed.), The Royal Society of Chemistry. Special publication n° 212. pp. 117-127.

Lawrence, G., Moss, H., Shepherd, W., Wrigley, W. 1987. Dough quality of biotypes of eleven Australian wheat cultivars that differ in high-molecular-wheat glutenin subunit composition. *J. Cereal Sci.* 6, 99-101.

Lie, Z.S., Gale, K.R., He, Z.H., Gianibelli, C., Larroque, O., Xia, X.C., Butow, B.J., Ma, W. 2006. Y-type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the *Glu-B1 locus* in hexaploid wheat. *Journal of Cereal Science* 43, 94–101.

MacRitchie, F. 1994. Role of polymeric proteins in flour functionality. In: wheat kernel proteins: molecular and functional aspect. Bitervo, Italy. Università degli studi della Tuscia. pp. 145-150.

Martin, J. M.; Sherman, J. D.; Lanning, S.P.; Talbert, L. E. and Giroux, M. J. 2008. Effect of variation in amylose content and puroindoline composition on bread quality in a hard spring wheat population. *Cereal Chemi.* 85(2), 266-269.

Martínez-Cruz, E., Espitia, E., Villaseñor, H., E., Molina, J.D., Benítez, I., Santacruz, A., Peña, R. J. 2010. Diversidad genética de gluteninas y gliadinas en trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) mexicanos. *Agrociencia*, 44(2), 187-195.

Miller, B.S., Afeworks, S., Pomeranz, Y., Bruinsma, B., Booth, G.D. 1982. Measuring the hardness of wheat. *Cereal Foods World* 27,61-64.

Miller, R.A., Hoseney, R.C. 1997. Factors in hard wheat flour responsible for reduced cookie spread. *Cereal Chem* 74,330-336.

Payne, P.I., Holt, L.M., Jackson, E.A., Law, C.N., Damania, A.B. 1984. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 304, 359–371.

Payne, P.I., Lawrence, G.J. 1983. Catalogues of alleles for the complex gene *loci*, *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communication*, 11, 29–35.

Payne, P.I., M.A. Nightingale, A.F. Krattiger, and L.M. Holt. 1987. The relationships between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agric.* 40:51-65.

Payne, P.I., Nightingace, M.A., Krattiger, A.F., Holt, L.M. 1987. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J Sci Food Agric* 40, 51-65.

Pazos, M.S., Mestelan, S.A. 2005. Impacto del cambio en los sistemas productivos sobre algunas propiedades edáficas. Centro de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Investigaciones Agronómicas del Cono Sur.* 14:8-10. Editorial: INPOFOS (IPNI) Cono Sur ISSN: ISSN: 1666-7115.

- Peña, R.**, 2003. Influencia de la textura del endospermo y la composición de las proteínas del gluten en la calidad panadera del trigo. Acta INIA N° 21,23-36.
- Peña, R., Amaya, A., Rajaram, S., Mujeeb-Kazi, A.** 1990. Variation in quality characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats. Journal of Cereal Science 12, 105-112.
- Peña, R., González, S., Cervantes, F.** 2004. Relationship between *Glu-D1/GluB-3* allelic combinations and breadmaking quality-related parameters commonly used in wheat breeding. RSC publishing, Cambridge. U.K. pp. 156-157.
- Peña, R., Hernández, E. N., Pérez, H. P., Villaseñor, M. H.E., Gómez, V. M., Mendoza, L. M.A.** 2008. Calidad de la cosecha del trigo en México. Ciclo otoño-invierno 2006-2007. Publicación Especial del CONASIST-CONATRIGO. México D. F. pp. 28.
- Peña, R., Ortiz-Monasterio, J., Sayre, K.** 1998. Estrategias para mejorar (o mantener), la calidad panadera en trigo de alto potencial de rendimiento. KOOHLI, M; MARTINO, M. (eds.) "Explorando altos rendimiento de trigo". La estanzuela, Uruguay; CIMMYT-INIA. pp. 287-304.
- Pogna, N., Radaelli, R., Dackevitch, T., Curioni, A., Dal Belin Perufo, A.** 1992. Benefits from genetics and molecular biology to improve the end use properties of cereals. INRA, Montpellier, France. pp. 83-93.
- Rajaram, S. R., H. J. Braun.** 2008. Wheat yield potential. In: Reynolds, M., P. J. Pietragalla, and H. J. Braun (eds). International Symposium on Wheat Yield Potential: Challenges to International Wheat Breeding. CIMMYT. México, D. F. pp. 103-107.
- Rogers, W., Payne, P. y Harinder, K.** 1989. The HMW glutenin subunit and gliadin compositions of German-Grown wheat varieties and their relationship with bread-making quality. Plant Breeding 103: 89-100.
- Ruiz, M., Vazquez, J.F., Carrillo, J.M.** 1998. Estudio de la variabilidad de gluteninas y gliadinas en variedades locales y cultivares primitivos españoles de trigo duro. Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg. 13, 291-305.
- Savina, R., Sorlino, D.M.** 2003. Calidad de los granos y estimadores más comunes: Bases funcionales para su manejo. Ed. Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina, 11-23pp.
- Shan, X., Clayshulte, R., Haley, D., Byrne, F.** 2007. Variation for glutenin and waxy alleles in the US hard winter wheat germplasm. J. Cereal Sci. 45, 199-208.
- Shewry, P., Halford, G., Tatham, S.** 1992. High molecular weight subunits of wheat glutenin. Journal of Cereal Science. 15, 105-120.
- Shewry, P., Tatham, A.S., Forde, J., Kreis, M., Mifflin, B.J.** 1986. The classification and nomenclature of wheat gluten proteins: A reassessment. J cereal Sci. 4, 97-106.

Singh, N.K., Shepherd, K.W., Cornish, G.B., 1991. Rapid communication: a simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *Journal of Cereal Science* 14, 203-208.

Snape, J. 2004. Challenges of integrating conventional breeding and biotechnology: a personal view! Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, 26 Sep – 1 Oct 2004, Brisbane, Australia.

Southan, M., MacRitchie, F. 1999. Molecular weight distribution of wheat proteins. *Cereal Chem.* 76(6), 827-836.

Turchetta, T., Ciaffi, M., Porceddu, E., Lafiandra, D. 1995. Relationship between electrophoretic pattern of storage proteins and gluten strength in durum wheats landraces from Turkey. *Plant breeding*, 114, 406-412.

Uhart, S.A. 1998. Trigo Pan. Calidad de productos agrícolas: Bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico. Unidad integrada Balcarce INTA, 28-68pp.

Weegels, P.L., Hamer, R.J., Schofield, J.D. 1996. Critical review: Functional properties of wheat glutenin. *J Cereal Sci* 23, 1-18.

Zeleny, L. 1974. A simple sedimentation test for estimating the bread making and gluten qualities of wheat flour. *Cereal Chemistry*. 24, 465-475.

Zeller, F. J., Hsam, S. L. K. 1998. Progress in breeding for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum*L.). Slink A E. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. Saskatoon, Canada: University Extension Press. 178-180.

Zerené, M., Granger, D., Prehn, D., Hinrichen, P. 2000. Secuencia de microsatélites asociadas a genes de proteínas de reserva en variedades chilenas de trigo harinero: descripción y posibles usos como marcadores de calidad panadera. *Agricultura técnica. Chile.* 60: (1), 15-29.

8. ANEXOS

Anexo 1. Protocolo extracción de proteínas (HMW-G y LMW-G) Singh *et al.* (1991)

- Moler en un mortero 5 granos de trigo.
- Pesar 20mg y traspasar a un tubo plástico, agregar 1 ml de solución A.
- Centrifugar por 5 minutos a 11000 rpm. Eliminar el sobrenadante y dejar tubo invertido sobre papel absorbente.
- Agregar 100µl de solución B1 y agitar con palito de coctel. Incubar por 30 minutos a 65°C.
- Agregar 100µl de solución B2 y agitar con palito de coctel. Incubar por 15 minutos a 65°C. Centrifugar los tubos por 5 minutos a 14000 rpm.
- Traspasar 100µl de sobrenadante a un tubo con 100µl de solución C.
- Mezclar bien e incubar por 15 minutos a 65°C.
- Congelar a -20°C.

Solución A: 50% 1-Propanol

Solución B: 50ml 1-Propanol, 8 ml Tris-HCL 1M pH 8.0, completar a 100 ml con agua destilada

Solución B1: 6ml solución B + 0,06g de DTT

Solución B2: 6ml solución B + 84µl 4-vinil piridina

Solución C: 2ml SDS 10%, 8ml Glicerol 87%, 0,004g Azul bromofenol y 1,6 ml Tris-HCL 1M pH 8.00

Anexo 2. Protocolo extracción de ADN para PCR. Futon *et al.* (1995)

- Sumerja el tubo con tejido N₂ líquido y muele la muestra con ayuda de un pistón estéril y el motor. (N₂ es optativo, ya que con tejido nuevo no es necesario).
- Agregue 500µl de Tampón de Extracción precalentado a 65°C a cada tubo.
- Incube los tubos a 65°C por 30 minutos en baño maría, mezclando ocasionalmente.
- Agregue 500µl Cloroformo: Alcohol Isoamílico 24:1 y mezcle 5 minutos por inversión
- Centrifugue a 14.000 rpm por 5 minutos. Recupere la fase superior (400µl) y transfírela a un tubo nuevo.
- Agregue 800µl de Etanol. Mezcle suave por inversión, hasta formación de pellet.
- Centrifugue a 14000 rpm por 5 minutos y elimine el sobrenadante.
- Lave con 500µl de Etanol 70%. Agitar
- Centrifugue a 14000 rpm por 5 minutos y elimine el sobrenadante. Seque el pellet en termoblock a 65°C por 5 minutos hasta evaporar el etanol. O invertido sobre toalla de papel.
- Agregue el volumen de TE 1x necesario para disolver el pellet. Preferentemente, dejar disolver a 4°C toda la noche. No agite.

Anexo 3. Cuadro resumen de subunidades HMW-G, translocación 1BL.1RS e ICG de las accesiones invernales del Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca consideradas en este estudio.

N° Accepción ¹	Nombre Accepción ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
1	Linaza	2*	7	2+12		-	6
2	Blanquillo	2*	7	2+12		-	6
3	Barros	2*	7	2+12		-	6
4	Copihue	2*	7	2+12		-	6
5	Primaveral de Osorno	Null	14+15	2+12		-	0
6	Castaño Colorado	Null	14+15	2+12		-	0
8	Julio	Null	14+15	2+12		-	0
9	Colorado Torcaza	Null	14+15	2+12		-	0
10	Cachiporra	2*	7	5+10		-	8
11	Agofen	2*	7	5+10-2+12	H1D		
12	Biofen	Null	7+8	4+12		-	5
13	Copifen	Null	6+8-7	2+12	H1B		
14	Vilmorin 29	1	7+8	5+10		-	10
15	Cappelle Desprez	Null	7	2+12		-	4
16	Hesbignon	Null	6+8	2+12		-	4
17	Manella	1	7	2+12		-	6
18	Melifen	Null	7+9	2+12		-	5
19	Manquefen	Null	6+8-7+8	2+12	H1B		
20	Talafen	Null	7+9	2+12		-	5
21	Pumafen	Null	7+8	2+12		-	6
22	Huenufen	1	7+8	2+12		-	8
23	Budifen	1-2*	7+9	2+12	H1A		
24	Rancofen	1-2*	7+9	2+12	H1A		
25	Perquenco INIA	Null	17+18	2+12		-	6
26	Lanco INIA	1	7+9	5+10		+	6
27	Cunco INIA	Null	13+18	5+10		-	0
28	Laurel INIA	2*	7	5+10		-	8
29	Car-3544	Null	17+18	2+12		-	6
30	Car-3288	2*	7+8	5+10		-	10
31	Lumaco INIA	Null	7+9	5+10		-	7
32	Maris Huntsman	Null	6+8	2+12		-	4
34	Armada	Null	6+8	2+12		-	4
35	Mardler	Null	6+8	2+12		-	4
36	Hustler	Null	6+8	2+12		-	4
37	Brigand	Null	6+8	2+12		+	3
38	Avalon	1	6+8	2+12		+	4
39	Maris Lempleant	Null	7	2+12		+	3
40	Maris Hobbit	Null	7	3+12		-	4
41	Maris Mardler	Null	6+8	5+10		-	6
42	Minister	Null	6+8	2+12		-	4

N° Acesión ¹	Nombre Acesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
43	Wizard	1	7	2+12		-	6
44	Iona	1	7	2+12		-	6
45	Sentry	1	7	3+12		+	4
46	Fenman	Null	6+8	2+12		-	4
47	Norman	Null	6+8	3+12		+	3
48	Sirocco	Null	7+8	2+12		-	6
49	-	Null	6+8	2+12		-	4
50	Highbury	Null	17+18	2+12		-	6
51	Rustler	Null	6+8	2+12		-	4
52	Temmo	Null	6+8	2+12		-	4
53	Virtue	Null	6+8	2+12		-	4
54	Aquila	Null	7	2+12		-	4
55	Stetson	1	6+8	2+12		+	4
56	Splanding Prolific	Null	7+8	4+12		-	5
57	Renard	Null	7	4+12		-	3
58	Mega	Null	6+8	2+12		+	3
59	Boxer	Null	6+8	2+12		-	4
60	Brimstone	Null	6+8	2+12		-	4
61	Galahad	Null	7	2+12		-	4
62	Mission	Null	6+8	2+12		-	4
63	Poet	Null	6+8	2+12		-	4
64	Parade	Null	6+8	2+12		-	4
65	Ambassador	Null	6+8	3+12		+	3
66	Motto	1	7+8	2+12		+	5
67	Unic	Null	6+8	2+12		+	3
68	Crongwel	Null	6+8	2+12		+	3
69	Hornet	Null	6+8	2+12		+	3
70	Rendezvous	1	6+8	3+12		+	4
71	Maris Dumrod	Null	6+8	2+12		-	4
72	Maris Templar	Null	7	2+12		-	4
73	Capitole Vilmorin	Null	7+9	2+12		-	5
74	Lutin	Null	7	5+10		-	6
75	Talent	Null	7+8	2+12		-	6
76	Top	Null	7+8	3+12		-	8
77	Hardi	2*	6+8	2+12		-	6
78	Flanders	Null	6+8	5+10		-	6
79	Nord Desprez	Null	7	2+12		-	4
80	Cappelle Desprez	Null	7	2+12		-	4
81	Etoile de Choisy	Null	7+8	2+12		-	6
82	Vilmorin 23	Null	6+8-7+9	4+12	H1B		
83	Druchamp	Null	7+9-14+15	2+12	H1B		
84	Noralter	Null	7+8-14+15	2+12	H1B		
85	Champlein	1	7+8-14+15	2+12	H1B		
86	Moisson	Null	7+8	2+12		-	6
87	Bogrin	Null	7+9	2+12		-	5

N° Accesión ¹	Nombre Accesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
88	Bocquiau	Null	7+9	2+12		-	5
89	Huquin	2*	6+8-7	5+10	H1B		
90	Bleroy	1	7+8	2+12		-	8
91	Heima	2*	6+8	2+12		-	6
92	Adam	1	7+8	5+10		-	10
93	Chambord	1	14+15	2+12		-	0
94	Palmaress Cambier	2*	6+8-7	2+12	H1B		
95	Aronde	1	7+9-14+15	2+12	H1B		
96	Moeres	Null	7+8	2+12		-	6
97	Elite Lepeuple	1-2*	7+8	2+12	H1A		
98	Extra Legland	1	7	2+12		-	6
99	Remois	Null	7	2+12		-	4
100	magaly Blondeau	Null	7+8	2+12		-	6
101	magdalena	2*	6+8-7+9	5+10	H1B		
102	Asso	Null	6+8	2+12		-	4
103	Noroit	Null	6+8-7	2+12	H1B		
104	Ale	Null	7+8	5+10		-	8
105	Promesse	Null	7+8-7+9	2+12	H1B		
106	Primapi	1	7+8	2+12		-	8
107	Rex Vilmorin	1-2*	7+9	5+10	H1A		
108	Rallye	Null	6+8	5+10		+	4
109	Vilmorin 29	1	7+8	3+12		+	5
110	Poncheau	Null	7	5+10		-	6
111	Marignon	1-2*	7	3+12	H1A		
112	Hibride de Leur	2*	7+8-14+15	5+10	H1B		
113	Aiglon	Null	7	5+10		-	6
114	Camp Remy	Null	6+8	2+12		-	4
115	Diam	1	6+8	3+12		+	4
116	Bon Fermie	Null	7+8	5+10-2+12	H1D		
117	Fidel	Null	7+8	5+10		-	8
118	Ceasr	1	7	2+12		-	6
119	Hivernal	Null	6+8	3+12		+	3
120	Ile de France	Null	6+8-14+15	2+12	H1B		
121	President Riverain	Null	6+8-14+15	2+12	H1B		
122	Onix	1	6+8-7	5+10-2+12	H1B-H1D		
123	Point cailloux	Null	14+15	2+12		+	0
124	Rudest	1	7+8	5+10		-	10
125	Allies	1	7+8	2+12		-	8
126	Chanteclair	Null	6+8	2+12		-	4
127	Chartres Desprez	Null	6+8	2+12		-	4
128	Bonnance	1	14+15	2+12		-	0
129	Invernal	1	7+8-14+15	2+12	H1B		
130	Jade	1-2*	7	2+12	H1A		
131	Kerand	1	6+8-7	2+12	H1B		
132	Noel	1	7	2+12		-	6

N° Acesión ¹	Nombre Acesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
133	Sillon D ^o or	1	7	3+12		-	6
135	Vilmorin 27	2*	7	3+12		-	6
136	Ardenne	Null	7	2+12		-	4
137	Rouge de Bordeaux	Null	6+8	5+10		-	6
138	Tarot	Null	6	2+12		-	0
139	Hibride de Bersee	1	7+8	3+12		-	8
140	Corin	Null	6+8	3+12		-	4
141	Darius	Null	7	2+12		-	4
142	Recital	2*	6+8	5+10		-	8
143	Gamin	1	7+8	4+12		-	7
144	Almond	1	7+9	2+12		-	7
145	Tarasque	2*	7+9	5+10		-	9
146	carat	Null	6+8	5+10		-	6
147	Galaxie	Null	6+8	5+10		-	6
148	Decibel	Null	6+8	2+12		-	4
149	Nougat	Null	7+9	2+12		-	5
150	NBPB-8414-89	Null	6+8	2+12		-	4
151	Monitor	Null	7	2+12		+	3
152	Voyage	Null	6+8	3+12		-	4
153	Bastion	1	7+9	2+12		-	7
154	Costeau	2*	7+9	5+10		-	9
155	Lazio	Null	7	2+12		-	4
156	Leone	1	7+8	2+12		+	5
157	Melchior	Null	7+9	3+12		-	5
158	Rex Vilmorin	1	7+9	5+10		-	9
159	Riley	1-2*	7+8-7+9	5+10	H1A-H1B		
160	Riley 67	1-2*	7+8	5+10	H1A		
161	Rivoli	Null	7+9	2+12		-	5
162	Roazon	Null	7	2+12		-	4
163	Romanian	2*	13+16	2+12		-	8
164	Rosen	2*	7+9	5+10		-	9
165	Tarasque blanca	2*	7+9	5+10		-	9
165	Tarasque cafe	1	7	2+12		-	6
166	Goya	Null	6+8	5+10		-	6
167	Goelent	Null	6+8	5+10		-	6
168	Frاندor	Null	6+8	5+10		-	6
169	Osage	2*	7+9	2+12		-	7
170	Hesbignon	Null	6+8	2+12		-	4
171	Norda	Null	6+8	2+12		-	4
172	Rustique	1	6+8	2+12		-	6
173	Leda	1	6+8	2+12		-	6
175	Anouska	1	7	2+12		-	6
176	val	Null	7+8	2+12		-	6
177	Donata	Null	6+8-7+8	2+12	H1B		
178	Clement	1	6+8	2+12		-	6

N° Accesión ¹	Nombre Accesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
179	Lely	1	6+8	2+12		-	6
180	Arminda	Null	7+8	2+12		-	6
181	Bastion	1	7+9	2+12		-	7
182	Melchior	Null	6+8-7	3+12	H1B		
183	Blemka	1	14+15	5+10		-	0
184	Apollo	1	6+8	2+12		-	6
185	Cleo	1	6+8	2+12		-	6
186	Felix	Null	6+8	2+12		-	4
187	Ibis	1-2*	6+8-7+9	5+10	H1A-H1B		
188	Manella	1	6+8-7	2+12	H1B		
189	Orca	Null	7	2+12		+	3
190	Mildress	Null	6+8	2+12		+	3
191	Tadorna	Null	6+8	2+12		-	4
192	Flevina	Null	6+8	2+12		-	4
193	Kaspar	Null	7+9	3+12		-	5
194	Sarno	Null	6+8	2+12		-	4
195	VDH-169-80	Null	7	2+12		-	4
196	VDH-074-80	Null	7	2+12		-	4
197	VDH-234-81	Null	7	5+10		-	6
198	Heine VII	Null	6+8	2+12		-	4
199	Vaka	Null	6+8	2+12		-	4
200	Disponent	1	7+9	5+10		-	9
201	caribo	Null	7	2+12		-	4
202	Okapi	Null	7	2+12		-	4
203	Kolibri	1	7+9	5+10		-	9
204	Shirokko	1	7+9	5+10		-	9
205	Neuzucht	Null	7	2+12		-	4
206	Ralle	1-2*	7+9-14+15	5+10	H1A-H1B		
207	Heine C-73	1	6+8-14+15	2+12	H1B		
208	Heine 110	Null	6+8	2+12		+	3
209	Heine IV	Null	6-7+8	2+12	H1B		
210	Kanzler	Null	7+8	2+12		-	6
211	Monopol	1	7+9	5+10		-	9
212	Kranich	1	6+8-7+9	5+10-2+12	H1B-H1D		
213	Cyrano	1	7+8	5+10		-	10
214	Benno	1	6+8	2+12		+	4
215	Winnetow	Null	6+8	2+12		-	4
216	Eno	Null	6+8	2+12		-	4
217	Peko	1	7	2+12		-	6
218	Flamingo	Null	7+8	2+12		-	6
219	Selpeck	Null	7+9	5+10		-	7
220	Carstens V	Null	14+15	2+12		-	0
221	Riebesel 47-51	2*	6	2+12		+	0
222	Deramburger Silver	2*	14+15	5+10		-	0
223	Reichersberg 42	Null	14+15	2+12		-	0

N° Accepción ¹	Nombre Accepción ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
224	Ergo II	Null	6+8	2+12		-	4
225	Kraka	Null	6+8-7	2+12	H1B		
226	Turbo	1	7	5+10		-	8
227	Ares	Null	6+8	2+12		+	3
228	Apollo	Null	6+8	2+12		-	4
229	Heine Koga II	2*	7+9	2+12		-	7
230	Heine Kolben	Null	6+8-7+9	2+12	H1B		
231	Heine Peko	Null	7+9	2+12		-	5
233	Soli	2*	7+9-NI	5+10	H1B		
234	Drabant	2*	7+9-NI	5+10	H1B		
235	Sappo	Null	14+15	2+12		+	0
236	Starke II	Null	14+15	2+12		-	0
237	Skandia III B	1	14+15	2+12		-	0
238	Ertu	Null	7+8-14+15	2+12	H1B		
239	Borg	1	6+8-7+9	2+12	H1B		
240	Sukhula	2*	7+9	5+10		-	9
241	Nisu	2*	7+9-14+15	5+10	H1B		
242	Jyra	2*	7+9	5+10		-	9
243	Grana	Null	14+15	2+12		-	0
244	Almus	Null	14+15	2+12		-	0
245	Luna	Null	7+9	2+12		-	5
246	Malwa	Null	7+9	2+12		-	5
247	Poleska 70	Null	7+9	2+12		-	5
248	Lako	2*	13+16	NI		-	0
249	Wemika	1	6+8	5+10-2+12	H1D		
250	Delta	Null	7+8	2+12		-	6
252	Alba	Null	6+8	2+12		+	3
253	Koc 985	2*	7+8	5+10		-	10
254	Probus	1	6+8	2+12		-	6
255	Arina	Null	7+8	2+12		-	6
256	Hibride 221-17	1	6+8	2+12		-	6
257	Sullens	Null	6+8	2+12		-	4
258	Rouge de Marchissy	Null	6+8	2+12		-	4
259	Zenta	Null	7+9	3+12		+	3
260	Eliger	Null	7+9	2+12		-	5
261	Sardona	Null	7+9	5+10		+	5
262	Meleson	2*	7+9	5+10		-	9
263	Sava	1	7+8	2+12		-	8
264	Bernina	Null	7+8	5+10		+	5
265	Sleipner	Null	6+8	2+12		+	3
266	Saliente	1	7+9	5+10		+	6
267	Libellula	1	14+15	2+12		-	0
268	Roma	Null	6+8	2+12		-	4
269	Gladio	1	7+9	2+12		-	7
270	Loreto	1	17+18	2+12		-	8

Nº Acesión ¹	Nombre Acesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
271	Manital	Null	7+9	5+10		-	7
272	Pandal	1-2*	7+9	5+10	H1A		
273	Salmone	1	7+9	5+10		+	6
274	Soada	Null	7	2+12		-	4
275	Sutjeska	1	7+9	5+10		+	6
276	Orovcanca	Null	7+9	5+10		-	7
277	Sremica	Null	7+9	5+10		-	7
278	Posavka 2	2*	7+9	5+10		-	9
279	NS-18-99	1	7+9	2+12		-	7
280	Yogoeslavia	2*	7+9	5+10		-	9
281	Balkan	2*	7+9	5+10		+	6
282	Rubinka 9-18	Null	6+8	2+12		-	4
283	Rubinka 23-39	1	6+8-7	2+12	H1B		
284	Partizanka	2*	7+9	5+10		-	9
285	NS-15-89	Null	6+8-7+9	2+12	H1B		
286	SK-7	Null	7+9	2+12		+	3
287	Una	Null	7+9	5+10		-	7
288	Zitnica	1	7+9	2+12		-	7
289	Zagospranka	1	6+8	2+12		-	6
290	Zg 7057-79	Null	6+8	2+12		-	4
291	Zagrepcanka 1	1	6+8-7+8	2+12	H1B		
292	Zagrepcanka 2	1	7+8	2+12		-	8
293	Super Zlatna	1	6+8-7+9	2+12	H1B		
294	Baranjka	1	6+8-7+9	2+12	H1B		
295	Lonja	1	6+8-14+15	2+12	H1B		
296	Sara	1	7+8	2+12		-	8
297	Nizija	Null	7+9	2+12		-	5
298	Sterna	2*	7+9	5+10		-	9
299	Kosava	Null	7+9	5+10		-	7
300	SK-26	2*	7+9	5+10		-	9
301	Macvanka	1	7+8-7+9	2+12	H1B		
302	Banija	2*	7+9	5+10		-	9
303	Yugoslavija	2*	7+9	5+10		-	9
304	Ranka	2*	7+9	5+10		-	9
306	Vala	Null	7+9	2+12		-	5
307	Branisovice 24	1-2*	6	5+10	H1A		
308	Branisovice 50	2*	6	2+12		-	0
309	Luna	1	7+8-7+9	5+10	H1B		
310	Mirela	1	6+8	5+10		-	8
311	Kosutka	Null	7+9	5+10		-	7
312	Diosecka 777	2*	7+9	5+10		-	9
313	Regina	Null	7+9	5+10		-	7
314	Zora	Null	7+8	5+10		-	8
315	Probstdorfer Extrem	2*	7+8-14+15	2+12	H1B		
316	Marienhofer Kolben	Null	7+9	5+10		-	7

N° Accesión ¹	Nombre Accesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
317	WWP 4258	Null	7+8	5+10		-	8
318	Probstdorfer Karat	Null	7+9	5+10		-	7
319	Bankuti 1201	Null	7+8	2+12		-	6
320	Martonvasar 5	2*	7+9	5+10		-	9
321	Martonvasari 06-77	Null	6+8-7	2+12	H1B		
322	Martonvasari 27-77	2*	7+9	5+10		-	9
323	Martonvasari 7	1-2*	7+9	5+10	H1A		
324	Martonvasar 8	1	7+9	2+12		-	7
325	Fertodi 293	1	7+8	5+10		-	10
326	Gk Sagvari	Null	7+9	2+12		-	5
327	GK Boglar	Null	7+9	5+10		-	7
328	Martonvasari 12	2*	7+9	5+10		-	9
329	Martonvasari 13	1	7+9	5+10		-	9
330	MV-14	1	7+9	2+12		-	7
331	MV-15	2*	7+9	5+10		-	9
332	MV-16-85	Null	7+9	2+12		-	5
333	MV-08-85	2*	7+9	2+12		-	7
334	MV-4	2*	7+9	5+10		-	9
335	MV-6	2*	7+9	2+12		-	7
336	MV-9	2*	7+9	5+10		-	9
337	MV-23-77	2*	7+9	5+10		-	9
338	Fundulea 96-76	1	7+9	5+10		-	9
339	Fundulea 87-73	Null	7+8	2+12		+	4
340	Lovrin 29	Null	7+9	5+10		-	7
341	Fundulea 51-68	Null	7+9	5+10		+	5
342	Iulia	1	7+9	2+12		-	7
343	Nerendnia	1	14+15	2+12		+	0
344	Lovrin 10	Null	7+9	2+12		+	3
345	Dorna	2*	7+9	2+12		+	5
346	Lovrin 32	2*	7+8	5+10		-	10
347	Flamura 80	2*	7+8	5+10		-	10
348	9D-27-262	Null	7+9	2+12		-	5
349	Fundulea 133	2*	7+9	5+10		+	6
350	Tirda 81	2*	7+8	2+12		+	5
351	Fundulea 4	Null	7+9	5+10		+	5
352	Flamura 85	2*	7+8	5+10		-	10
353	Ariesan	2*	7+8	5+10		+	6
354	Vratza	1	7+8	5+10		-	10
355	Ogosta	Null	6+8-7+8	5+10	H1B		
356	Katya A-1	1-2*	7+9	2+12	H1A		
357	Roussalka	Null	7+9	2+12		-	5
358	Slavyanka	2*	7+9	5+10		-	9
359	Kaliakra	1	7+8	2+12		-	8
360	Sadovo Super	Null	6+8-7+8	5+10-2+12	H1B-H1D		
361	Vega	1-2*	7+9	5+10	H1A		

N° Accesoión ¹	Nombre Accesoión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
362	Loudorka	Null	7+9	3+12		-	5
363	Dobroudja 1	2*	7+9	5+10		-	9
364	Vasna	1	7-7+8	5+10-2+12	H1B-H1D		
365	Yantar	2*	7+9	5+10		-	9
366	Kaloyan	1	7	2+12		-	6
367	Lada	Null	7+9	2+12		-	5
368	Partizanka	2*	7+9	5+10		-	9
369	Voyzodonka	2*	7+9	5+10		-	9
370	Sadova 1	Null	7+9	2+12		+	7
371	Zerent	1	7+9	5+10		+	6
372	Bizerka	1	7+8-7+9	2+12	H1B		
373	Hevlar	2*	7+9	5+10		+	6
374	Derina	1	7+8	2+12		-	8
375	Jasen	2*	7+9	5+10		-	9
376	Pobeda	2*	7+9	5+10		-	9
377	Zlatostsui	Null	7+9	2+12		-	5
378	Jarka	Null	7	2+12		-	4
379	Jyra	2*	7+9	5+10		+	6
380	Licanka	1-2*	7+8-7+9	5+10	H1A-H1B		
381	Lika 14	Null	7+9	5+10		+	5
382	Modova	1	7+9	2+12		+	5
383	Italytchanka	1-2*	7+9	5+10	H1A		
384	Kubanka	2*	7+9	5+10		-	9
385	Orovcanca	Null	6+8	2+12			4
388	Posovka 2	Null	6+8-7+9	2+12	H1B		
389	Prostor	2*	7+8	2+12		+	5
390	Predela	Null	7+9	5+10		+	5
391	Bezostaja 1	2*	7	5+10		-	8
392	Mironovskaya 808	1	7+9	5+10		+	6
393	Aurora	2*	7+9	5+10		+	6
394	Kunzevsckaja 45	1	7+9	5+10		+	6
395	Kaluzskaja 9	1	7+9	5+10		-	9
396	Bezostaja 2	1	7+9	5+10		+	6
397	Kavskaz	Null	7+9	5+10		-	7
398	Vorochilovskaja	2*	7+8	5+10		+	7
400	Akmolinka 2	Null	7+9	5+10		+	5
401	Odess 4	2*	17+18	5+10		+	7
404	VIR-35345	2*	13+16	5+10		-	10
405	VIR-48979	1	7+9	5+10		-	9
416	Neretva	2*	7+9	2+12		-	7
417	Nova zlatna	1	6+8-7	2+12	H1B		
418	Nodosadska R3	Null	7	2+12		-	4
419	Nodosadka R4	Null	7	2+12		-	4
420	Baranjka	1	6+8	2+12		-	6
421	Bezenchuskaya- 51	2*	7+9	5+10		-	9

N° Accepción ¹	Nombre Accepción ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
422	Bezenchuskaya- 98	Null	7+9	2+12		-	5
423	Bezostaya II	2*	7	5+10		-	8
424	Damirate 3	1	14+15	2+12		-	0
425	Dimitroska 5-18	2*	7	5+10		-	8
426	Duglokasa	Null	7+8	5+10		-	8
427	Dunar	Null	7	5+10		-	6
428	Italichanka	1	7+9	5+10		-	9
429	Magyarrovar 3	1	7+9	2+12		-	7
430	Mironovskaja Jarojav	1	7+9	5+10		-	9
431	M. Jubileinaja	1	7+9	5+10		-	9
432	Nova Banatka	2*	7+9	5+10		-	9
433	Novosadska 3145-B	1	7+9	2+12		-	7
434	Novosadska Jara	Null	7+9	2+12		-	5
435	Novosibirskaja	1	7+8	2+12		-	8
436	Orovcanka	Null	6+8	2+12		-	4
437	Partizanaka	2*	7+9	5+10		-	9
438	Partizanaka Niska	2*	7+9	5+10		-	9
439	Posavka 2	2*	7+9	5+10		-	9
440	Rannaja 12	1-2*	7+9	5+10	H1A		
441	Ravnica	2*	7+9	5+10		+	6
442	Saratovskaya	1	7+9	5+10		-	9
443	Serajevo 9	2*	7+9	2+12		-	7
444	Serajevo 3	2*	7+9	5+10		-	9
445	Skmolinka	Null	7+9	2+12		-	5
446	Stepova	2*	7+9	5+10		-	9
447	Vrozainaja	1-2*	7+9	5+10	H1A		
448	Slatoklasa	1	14+15	5+10		-	0
449	Odesskaja	2*	7+9	5+10		-	9
450	Brigantina	2*	7+8	5+10		-	10
451	Obriy	2*	7+8	5+10		-	10
452	Daws	2*	7+9	5+10		-	9
453	Brule	2*	6	5+10		-	0
454	Stephens	2*	7	5+10		+	5
455	Eagle	2*	7+8-7+9	5+10	H1B		
456	Rongride	Null	7+9-14+15	2+12	H1B		
457	Mc Nair 701	1	7+9	2+12		+	5
458	Red Coat	1	7+9	2+12		+	5
459	Wakeland	1-2*	13+16	5+10	H1A		
460	Halley Corta	Null	6+8	2+12		-	4
460	Halley Larga	1-2*	7-17+18	5+10	H1A-H1B		
461	Wanser	1	7+9	2+12		+	5
462	Ticonderoga	1-2*	13+18	2+12	H1A		
463	Agent	2*	7+9	5+10		-	9
464	Triumph 64	2*	13+16	3+12		-	8
465	Arthur 71	2*	7+9	5+10		-	9

N° Accepción ¹	Nombre Accepción ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
466	Golden Blanca	1	14+15	2+12		+	0
466	Golden Café	1	7	2+12		+	4
467	Elgin Corta	Null	6	2+12		+	0
467	Elgin Larga	1	6+8	2+12		+	4
468	Brevor	Null	7+9	2+12		+	3
469	Orin	1	7+9	5+10		-	9
470	Omar	Null	7+8	2+12		-	6
471	Gaines	1	7+9	3+12		-	7
472	moro	2*	7	2+12		-	6
473	Nugaines	1	7+9	3+12		-	7
474	Paha	2*	6	2+12		-	0
475	Yamhill	Null	7	2+12		+	3
476	Luke	2*	7	5+10		-	8
477	Barbee	2*	7	5+10		-	8
478	Walladay	1	7+9	5+10		+	6
480	Tyee	2*	7+8	5+10		-	10
481	Lewjain	1	7+9	2+12		-	7
482	Homestead	1-2*	7+9	5+10	H1A		
483	Sundance	1	14+15	2+12		-	0
484	Agnes	1	7	5+10		-	8
485	Stadle	1	14+15-17+18	5+10	H1B		
487	Doublecrop	Null	14+15	2+12		-	0
488	Lewis	Null	7+9	2+12		-	5
489	Yorkstar	Null	7+9	2+12		-	5
490	Ionia	1	7+9	2+12		-	7
491	Franklin Café	2*	7+9	5+10		-	9
491	Franklin Blanca	1	7+9	2+12		-	7
492	Compact	1	7+8	5+10		-	10
493	W-504	2*	14+15	2+12		-	0
494	Fuzz	1-2*	7-13+16	2+12	H1A-H1B		
495	Sullivan	1	7+8	5+10		-	10
496	Newton	1-2*	7	5+10	H1A		
497	Lindon	2*	7+9	5+10		-	9
498	Faro	Null	7+8	2+12		-	6
499	Reader	1	7+9	2+12		-	7
500	Cerco	2*	7+9	5+10		-	9
501	acacia	Null	6+8	2+12		-	4
502	Centurk	2*	7+9	5+10		-	9
503	Chaparral	1-2*	7+9	5+10	H1A		
504	Lankota	2*	14+15	5+10		-	0
505	Osage	Null	7+9	2+12		-	5
506	Payne	2*	14+15	5+10		-	0
507	Sturdy	2*	7+9	5+10		-	9
508	Auburn	1-2*	7+8-7+9	5+10	H1A-H1B		
509	NE 78696	Null	14+15	2+12		+	0

N° Acesión ¹	Nombre Acesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
512	Oveson	1	7	5+10		-	8
513	Dusty	Null	7+9	2+12		-	5
514	Quantum 55	1-2*	6+8-7+8	2+12	H1A-H1B		
515	Bountry 205	2*	7+8	2+12		+	5
516	Bountry 301	2*	7+9	5+10		-	9
517	Century	2*	7+9	5+10		-	9
518	tam 200	Null	7	2+12		+	3
519	Madsen	Null	7	2+12		-	4
520	Florida 302	2*	7-17+18	5+10	H1B		
521	Neeley	2*	7+8	5+10		-	10
522	Fortuna	2*	7+8	5+10		-	10
523	Blueboy	Null	7+9	2+12		-	5
524	Bounty 206	2*	7+9-13+16	3+12	H1B		
525	Karl	1	7+9	5+10-2+12	H1D		
526	cardinal	Null	7+9	2+12		-	5
528	Selkirk	1	7	2+12		-	6
529	Hercules	1-2*	7+8	2+12	H1A		
530	Bordan	1-2*	7	5+10	H1A		
531	Horoshiri Komugi	1	7+9	2+12		+	5
532	Kitakomi Komugi	1	7+8-7+9	2+12	H1B		
533	Hachiman Komugi	Null	7+9	2+12		-	5
534	Hanagasa Komugi	Null	7+9	2+12		-	5
535	Kirkpkinar	2*	7-17+18	5+10	H1B		
536	Bolal 2973	2*	7+8	5+10		-	10
537	Gerek 79	Null	7+8	2+12		-	6
538	Haymana 99	1	7+9	5+10		-	9
539	Atay 89	2*	7+8	5+10		-	10
540	Kirac 66	2*	7+8	5+10		-	10
542	UTUD G-12	2*	17+18	5+10		-	10
543	UTUD G-21	2*	7-17+18	5+10	H1B		
544	Hilgendorf	2*	13+16	5+10		-	10
545	T-79-3	Null	7	5+10-2+12	H1D		
546	T-79-8	Null	7+8	2+12		-	6
547	Geuomil	2*	7	5+10		-	8
548	Eupamil	1	7+8	5+10		-	10
549	Fong Kang 15	2*	14+15	2+12		-	0
550	Hweih sien Red	2*	14+15	2+12		-	0
551	Tung Fang Hung #3	1	7+8	2+12		-	8
552	Kine 23	Null	6+8	2+12		-	4
553	Hsiang Yang #1	1	7	3+12		-	6
554	Hsiang Yang #2	1	7	5+10		-	8
555	T"Aishan #4	2*	7+9	5+10		-	9
556	Yen Nung 685-53	1	7+8	5+10		-	10
557	Pai yu pao	Null	7+9	2+12		-	5
558	CA 8055	1-2*	7-17+18	5+10	H1A-H1B		

N° Accesión ¹	Nombre Accesión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
559	Feng Kang 2	2*	7+9	2+12		-	7
560	Feng Kang 8	1	7+9	5+10		-	9
561	Feng Kang 13	1	7+9	5+10		-	9
562	Nongdan 139	2*	7+9-13+16	5+10	H1B		
563	Dong Xie L	Null	7+9	2+12		-	5
564	Dong Fang Hong	2*	7	5+10		-	8
565	80117	Null	14+15	2+12		-	0
566	81 Dong 175	2*	7	2+12		-	6
567	He Bei 79-5112	1	17+18	5+10		-	10
568	Yaintai 7578-128	1	7+9	2+12		-	7
571	Lu Mai 669	Null	7+9	5+10-2+12	H1D		
572	Tai Yuan 110	Null	7+8-7+9	2+12	H1B		
573	Tai Yuan 136	Null	6+8	2+12		-	4
574	Tai Yuan 434	1	6+8-7+9	3+12	H1B		
575	Zhengzeu 831	Null	7	5+10		-	6
576	805-07	1	7+9	2+12		-	7
577	83-40901	2*	7+8-7+9	5+10	H1B		
578	85 Zhong 139	2*	7-14+15	2+12	H1B		
579	bau 402	1	7	2+12		-	6
580	F 122	Null	7+9	2+12		-	5
581	81142	Null	7	2+12		-	4
582	81146	Null	7+9	2+12		-	5
583	Atle	1-2*	6+8	2+12	H1A		
584	Baca	Null	7	2+12		-	4
585	Bizel	Null	7+9	2+12		-	5
586	Bongo	Null	7	2+12		-	4
588	Malwa	2*	7+9	5+10		-	9
589	Adams	1	7-14+15	5+10	H1B		
590	Agatha-A	Null	6+8	2+12		-	4
591	Arthur	1-2*	7+9	2+12	H1A		
592	Bean	1	7+9	5+10		-	9
593	Benhur	2*	7+9	5+10		-	9
594	Bolal	Null	7	2+12		-	4
595	Fertilo	Null	6	2+12		+	0
596	Fanfulla	Null	7+9	2+12		+	3
598	Sperber	Null	7+9	5+10		-	7
599	Agri	Null	7+9	5+10		+	5
600	Clairon	1	7	5+10		-	8
601	Drabant	Null	7+9	2+12		-	5
602	Mildress	Null	6+8	2+12		-	4
603	Montchil	Null	7+9	2+12		-	5
604	Monebo	1	17+18	5+10		+	7
605	Norman	1-2*	6+8	2+12	H1A		
606	Nova Banatka	2*	7+9	5+10		-	9
607	Orca	Null	7	2+12		-	4

N° Accesoión ¹	Nombre Accesoión ²	Glu1A ³	Glu1B ³	Glu1D ³	Het ⁴	1BL.1RS ⁵	ICG ⁶
608	Pai Chong Kío	1	7	5+10		-	8
609	Protinal	Null	7+8	5+10		-	8
610	Sirocco	Null	6+8	2+12		-	4
611	Svalovs Brigitta	Null	6+8	2+12		-	4
612	Toro	Null	7+8	2+12		+	4
613	OM 2273-4	2*	7+9	5+10		+	6
614	Zelengora	2*	7+9	5+10		-	9

1 Número de accesoión según el Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca.

2 Nombre Accesoión según el Banco Activo de Germoplasma de INIA Carillanca.

3 Alelos HMW-G en los *loci* respectivos.

4 Indica heterogeneidad en el o los *loci* señalados.

5 Indica presencia (+) o ausencia (-) de la translocación 1BL.1RS.

6 Índice Corregido de Gluteninas

Anexo 4. Cuadro resumen de subunidades HMW-G, translocación 1BL.1RS e ICG de las variedades nacionales consideradas en este estudio.

Nombre Variedad	Obtendor	Año	Glu1A ¹	Glu1B ¹	Glu1D ¹	1BL.1RS ²	Referencia ³
Ancoa	INIA	1980	NULL	7+8	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Andalien	INIA	1976	NULL	13+16	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Andifén	INIA	1978	NULL	20	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Antilhue	INIA	1990	1	7+9	5+10	+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Antufen	INIA	1974	NULL	13+16	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Aurifén	INIA	1973	NULL	17+18	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Bakan	Baer	2004	1	7+9	5+10	-	En esta Tesis
Bingo	Baer	2000	1	6+8	5+10	-	En esta Tesis
Biofén	MINAGRI	1953	NULL	7+8	4+12	ND	En esta Tesis
Budifén	INIA	1977	1	7	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Candela	INIA	1989	2*	7+8	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Canelo	INIA	1984	2*	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Carahue	INIA	1985	1	17+18	5+10	-/+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Centella	INIA	2003	NULL/1	17+18	2+12	-	En esta Tesis
Centrifén	INIA	1965	1	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Chacay	INIA	1989	1	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Chasqui	INIA	1982	1	7+8	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Chifén	MINAGRI/INIA	1964	NULL	7+8	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Ciko	INIA	1987	2*	17+18	2+12	-	Hinrichsen y otros, 2002
Cisne	INIA	1984	2*	17+18	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Collafén	MINAGRI/INIA	1964	2*	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Cunco	INIA	1985	NULL	13+16	5+10	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Dalcahue	INIA	1985	1	13+16	5+10	-/+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Dollinco	INIA	1998	1	7+9/14+15	2+12	-	En esta Tesis
Domo	INIA	1993	NULL	7	2+12	-	En esta Tesis
Hamac	ANASAC	2002	NULL	6+8	5+10	-	En esta Tesis
Huañil	INIA	1997	1	17+18	2+12	-	En esta Tesis
Huayun	INIA	1995	NULL	7+9	5+10	+	En esta Tesis
Huenufen	INIA	1976	1	7+8	2+12	-/+	En esta Tesis
Kenyafén	MINAGRI	1959	1	7+8	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Kipa	INIA	2010	NULL	7	5+10	-	En esta Tesis
Kona	INIA	1990	2*	7+8	5+10	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Kumpa	INIA	2002	NULL	6+8	5+10	+	En esta Tesis
Labriego	INIA	1980	NULL/2*	20	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Lancero	INIA	1982	NULL	20	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Lanco	INIA	1985	1	7+9	5+10	-/+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Laurel	INIA	1985	2*	7	5+10	+	Hinrichsen y otros, 2002

Nombre Variedad	Obtendor	Año	Glu1A ¹	Glu1B ¹	Glu1D ¹	1BL.1RS ²	Referencia ³
Lautaro	INIA	1984	2*	7+9	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Likay	INIA	1974	2*	7+8	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Lilen	INIA	1992	2*	7+9	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Lilifen	INIA	1967	2*	7+8	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Lincoyan	INIA	1978	nulo	20	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Loncofen	INIA	1973	2*	7+9	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Lucero	INIA	1979	nulo	20	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Lumaco	INIA	1990	nulo	7+9	5+10	+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Maipofen	MINAGRI	1959	2*	7+9	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Maiten	INIA	1982	2*	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Maitre	Baer	2002	nulo	6+8	5+10	-	En esta Tesis
Malihue	INIA	1985	1	7+9	5+10	+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Manquefen	INIA	1977	nulo	7+8	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Maqui	INIA	1987	2*	7	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Melifen	INIA	1974	nulo	7+9	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Metrenco	INIA	1990	nulo	7+8	2+12	-	En esta Tesis
Mexifen	INIA	1973	2*	7+8	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Millafen	MINAGRI	1959	1	7+8	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Millaleu	INIA	1982	1	7+9	5+10	+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Minifen	MINAGRI/INIA	1960	nulo	7+8	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Naofen	INIA	1974	nulo	17+18	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Nobo	INIA	1985	1	7+9	5+10	+	Hinrichsen y otros, 2002
Onda	INIA	1982	2*	17+18	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Opala	INIA	2000	2*	13+16	5+10	-	En esta Tesis
Orofen	MINAGRI/INIA	1958	nulo	7+8	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Otto	Baer	1988	nulo	6+8	2+12	-	En esta Tesis
Ovacion	INIA	1984	2*	7+9	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Paillaco	INIA	1995	1	17+18	5+10	-	En esta Tesis
Pandora	INIA	2003	2*	7+9	5+10	-	En esta Tesis
Pankul	INIA	1991	nulo	7+8	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Panquifen	INIA	1968	nulo	17+18	2+12	-	En esta Tesis
Patagua	INIA	1984	1	6+8	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Patriota	Baer	1972	1	7+8	5+10	-	En esta Tesis
Perquenco	INIA	1985	2*	17+18	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Platifen	MINAGRI/INIA	1964	1	17+18	2+12	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Porfiado	Baer	2002	nulo	17+18	5+10	-	En esta Tesis
Puelche	Baer	2004	1	7+9	5+10	-	En esta Tesis
Pukem	INIA	1990	2*	17+18	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Pumafen	INIA	1966	2*	17+18	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Quelen	INIA	1992	2*	17+18	2+12	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Queltehue	ANASAC	1999	nulo	17+18	2+12	-	En esta Tesis

Nombre Variedad	Obtentor	Año	Glu1A ¹	Glu1B ¹	Glu1D ¹	1BL.1RS ²	Referencia ³
Quijote	Baer	1998	nulo	7+9	2+12	+	En esta Tesis
Quillay	INIA	1984	1	17+18	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Quino	Baer	2004	2*	17+18	5+10	+	En esta Tesis
Rancofen	INIA	1982	1	17+18	5+10	-	En esta Tesis
Reihue	INIA	1987	1	7+9	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Renaico	INIA	1995	1	17+18	2+12	+	En esta Tesis
Rupanco	INIA	2004	1	17+18/7+9	5+10	-	En esta Tesis
Saeta	INIA	1989	1	17+18	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Sauce	INIA	1984	1	17+18	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Sipa	INIA	1982	1	17+18	5+10	ND	Hinrichsen y otros, 2002
Swindy	ANASAC	2004	nulo	6+8	5+10	-	En esta Tesis
Taita	Baer	1986	nulo /1	7+9	2+12	+	En esta Tesis
Talafen	INIA	1982	nulo	7+8	2+12	-/+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Talhuen	-	1987	1	7+9	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Tamoi	INIA	1997	2*	17+18	5+10	-	Hinrichsen y otros, 2002
Toquifen	INIA	1968	2*	7+8	5+10	-/+	Hewstone y Hinrichsen 1994
Trauco	Baer	1982	nulo	17+18	5+10	-	En esta Tesis
Trisa	INIA	1980	1	13+16	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen 1994
Tukan	INIA	1993	nulo	7	2+12	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Vilufen	MINAGRI	1956	nulo	7+8	5+10	-	Hewstone y Hinrichsen 1994
Yafen	INIA	1965	2*	7+9	5+10	ND	Hewstone y Hinrichsen

1 Alelos HMW-G en los *loci* respectivos.

2 Indica presencia (+), ausencia (-) y heterogenidad (+/-) de la translocación 1BL.1RS. ND, no determinado.

3 Indica el origen de la información relacionada con la composición de gluteninas HMW-G.