

Análisis de la variabilidad de caracteres de raíz en poblaciones de alfalfa (*Medicago sativa* L.) con alto número de raíces laterales

Odorizzi A.; D. Basigalup, V. Arolfo y M. Balzarini

RESUMEN

Para atenuar el daño provocado por los gorgojos de la alfalfa en la Argentina, el mejoramiento orientado al aumento del número de raíces laterales puede ser importante. Los objetivos de este trabajo fueron estimar bajo cuatro condiciones ambientales, componentes de varianza, heredabilidad en sentido amplio (H) y correlaciones entre biomasa aérea y caracteres de raíz en 10 poblaciones de alfalfa de grado 6 a 9 de reposo invernal, mejoradas por sistema de raíz ramificada en la E.E.A. Manfredi-INTA. Los caracteres evaluados fueron: rendimiento de biomasa promedio (BP), diámetro de raíz pivotante (DP), número de raíces laterales (NRLR), diámetro de raíces laterales (DRLR) y sistema radicular tipo ramificado (R). Hubo ausencia de correlación entre BP y los caracteres de raíz en la mayoría de los ambientes, indicando que se debe seleccionar por ambos caracteres en forma específica e individual. En ambientes con riego, DP fue el que más se correlacionó con BP ($r = 0,47$; $p < 0,01$). DRLR y NRLR no presentaron gran variabilidad y serían los menos influenciados ambientalmente. Las poblaciones sin reposo invernal presentaron menor grado de ramificación que aquellas con reposo invernal intermedio. R se expresó en menor medida bajo riego que en seco. BP y DP tuvieron los mayores valores de H.

Palabras clave: alfalfa, mejoramiento genético, raíz ramificada, gorgojos, caracteres de raíz.

Odorizzi A., D. Basigalup, V. Arolfo and M. Balzarini, 2008. Root traits variability in alfalfa (*Medicago sativa* L.) populations with a high number of lateral roots. Agriscientia XXV (2): 65-73

SUMMARY

In order to provide some level of tolerance to the alfalfa root curculio in Argentina, the improvement directed to increasing the number of secondary roots could be important. The objectives of this work were to estimate under four environmental

conditions, variance components, trait heritabilities (H) and correlations among aerial and root traits in 10 alfalfa populations ranging from 6 to 9 fall dormancy, obtained by the alfalfa breeding program at the Exp. Stn. of Manfredi-INTA. The evaluated traits were average forage yield per cut (BP), tap-root diameter (DP), number of lateral roots (NRLR), lateral root diameter (DRLR) and branched-type root system (R). Considerable variation for all traits was detected across all environments. There was no correlation between BP and most of root traits in almost every environmental condition, indicating that selection for yield and root traits could be independently managed. Under irrigation, DP was positively ($r = 0,47$; $p < 0,01$) correlated with BP. Both DRLR and NRLR exhibited little variability and appeared to be little or not influenced by the environment. Non-dormant populations had the lowest number of secondary roots, while the moderately-dormant populations presented the highest numbers. R reached a much higher expression under dryland conditions than under irrigation. BP and DP had high H values.

Key words: alfalfa, genetic improvement, branched-type root system, root curculio, root characters.

A. Odorizzi, D. Basigalup y V. Arolfo. INTA - EEA Manfredi. Ruta Nac. N° 9 Km. 636, 5988 Manfredi, Córdoba, Argentina. M. Balzarini. Cátedra Estadística, FCA - UNC. CC 509, 5000 Córdoba, Argentina. Correspondencia a A. Odorizzi: aodorizzi@manfredi.inta.gov.ar

INTRODUCCIÓN

El manejo del complejo de gorgojos de la alfalfa (*Medicago sativa* L.) presenta uno de los mayores desafíos para el control de plagas, y la ausencia de fuentes de resistencia genética invalida el empleo de métodos tradicionales de mejoramiento. En la actualidad no se conocen variedades resistentes a estos insectos (Todd, 1968; De Durana, 1981; Bariggi *et al.*, 1986; Basigalup e Hijano, 1995). Una posible forma de atenuar sus daños sería contar con genotipos que posean un sistema radicular ramificado o con alto número de raíces laterales y/o con plantas capaces de regenerar sus raíces cuando éstas son cortadas o destruidas por la plaga. En general, el sistema radical de la alfalfa es robusto y profundo. Para clasificar el sistema radicular en alfalfa Garver (1922) propuso seis grupos, que van desde prominentemente pivotantes a completamente ramificados. Primero Heinrichs (1968) y luego Goplen *et al.* (1980), establecieron cuatro tipos: raíz pivotante o típica (axonomorfa), ramificada, rizomatosa y rastrera. Se presenta una gran amplitud en el número de ramificaciones, que va desde plantas con una raíz pivotante y sin raíces laterales o con muy pocas de ellas, hasta plantas con elevado número de raíces laterales. A pesar de que el tipo de sistema radicular está determinado genéticamente, las características del suelo determinan el

grado de ramificación de las raíces (Carlson, 1925). Según Johnson *et al.* (1998), la mayoría de las alfalfas con grado de reposo invernal (GRI) 8-9, sin latencia, presentan una raíz pivotante sin ramificaciones. En germoplasma de *M. sativa* con reposo invernal intermedio (GRI 6-7), lo más corriente es la presencia de coronas anchas, de raíz pivotante de crecimiento determinado y de un mayor número de raíces laterales que en los tipos sin reposo. Por su parte, las alfalfas de mayor reposo (GRI 4-5) suelen presentar un número creciente de raíces laterales en relación directa con su mayor latencia. Muchos estudios en alfalfa demuestran que el diámetro de la raíz pivotante y el número de las raíces laterales son caracteres hereditarios (Burton, 1937; McIntosh & Miller, 1981; Peterson, 1982; Pederson *et al.*, 1984; Johnson *et al.*, 1996; Lamb *et al.*, 1999). La variabilidad encontrada para caracteres como diámetro de raíz pivotante, número de raíces laterales, diámetro de raíces laterales y masa de raíces fibrosas sugiere que la selección en pos de obtener modificaciones específicas es factible. Es importante tener en cuenta que los caracteres también están influenciados por la situación ambiental en la cual se desarrolla el cultivo; por tal motivo, se torna necesario evaluarlos en ambientes diferentes. Los más influidos por el ambiente son el porcentaje de plantas con raíces pivotantes determinadas, el diá-

metro de la raíz pivotante y el tamaño de las raíces laterales (Barnes *et al.*, 1988). Los menos influenciados son la posición de las raíces determinadas, el número de raíces laterales, la posición de las raíces laterales y el número de raíces fibrosas (Johnson *et al.*, 1996).

El presente trabajo tuvo por propósito generar información básica sobre características genéticas de poblaciones de alfalfa seleccionadas por mayor número de raíces laterales o sistema radicular de tipo ramificado, evaluadas en diferentes ambientes. Para los caracteres estudiados los objetivos fueron: a) estimar componentes de varianza fenotípica total; b) determinar la heredabilidad en sentido amplio, tanto individual como con base en el promedio de parcela; c) explorar la interacción población-ambiente (P*A) con la finalidad de identificar patrones de interacción; d) correlacionar el carácter biomasa promedio para cada condición de humedad y fecha de siembra; y e) determinar el ambiente más propicio para la expresión del carácter sistema radicular ramificado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron 10 poblaciones experimentales de alfalfa de diferente GRI: s461 (GRI 6), s463 (GRI 8), s545 (GRI 6), s614 (GRI 7), s616 (GRI 9), s617 (GRI 7), s618 (GRI 9), s634 (GRI 8), s755 (GRI 7) y s923 (GRI 8). Éstas se desarrollaron partiendo de accesiones de distinto grado de reposo invernal provenientes de la colección nacional de medicagos perennes de los EE.UU., elegidas por su caracterización con respecto a alto número de raíces laterales o tipo ramificado. Mediante cuatro ciclos de selección fenotípica recurrente (SFR), se seleccionaron individuos con alto número de raíces laterales o raíces tipo ramificada. Los genotipos seleccionados en cada ciclo, agrupados por GRI, se combinaron posteriormente en jaulas de policruzamiento para la producción de la siguiente generación de selección.

Para la caracterización de esas 10 poblaciones se implantaron, en el otoño y la primavera de 2004, los ensayos a campo establecidos con siembra convencional en parcelas de 3 x 5 m a una densidad uniforme de 10 kg ha⁻¹ (ó 350-400 pl m⁻²) de acuerdo a un diseño en bloques completos al azar (DBCA) con tres repeticiones sobre suelo Haplustol éntico (Serie Oncativo), profundo, bien drenado, de la Estación Experimental Agropecuaria Manfredi (E.E.A. Manfredi) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), provincia de Córdoba. El área es de clima templado, con una media anual de precipitaciones de 744 mm.

A efectos de crear cuatro ambientes diferentes se planificó la combinación de dos factores con dos niveles cada uno. Los factores fueron fechas de siembra, con los niveles otoño y primavera, y condiciones de humedad, con los niveles seco y riego. Así, las 10 poblaciones en estudio se sembraron en estos ambientes: 1- otoño en seco, 2- otoño con riego, 3- primavera en seco y 4- primavera con riego. Como testigos se utilizaron tres cultivares comerciales con sistema radicular de tipo pivotante y GRI 6 a 8 (Gala, 5683 y Monarca SP INTA) y un "pool" GRI 8 que combinó algunas accesiones originales —no sometidas a SFR— de las cuales derivaron las poblaciones a evaluar. El riego se realizó teniendo en cuenta el consumo de agua mensual en mm del cultivo, la precipitación efectiva y la deficiencia de agua a aportar (López *et al.*, 1997).

Cumplido el primer año en cada ambiente, se extrajeron todas las plantas de una subparcela de 1 x 1 x 0,80 m en cada unidad experimental. Del total de plantas extraídas y lavadas se tomó una muestra al azar de 30 plantas y se realizaron las siguientes evaluaciones: a) tipo de sistema radicular (SR), mediante una escala visual categórica que incluía: Psl = pivotante sin laterales, Pcl = pivotante con raíces laterales y R = ramificado. A los fines del presente trabajo se consideró como plantas con sistema radicular ramificado a aquellas que poseen dos o más raíces primarias que parten de la corona o porción inmediatamente inferior (no más de 0,05 m) y que a su vez presentan, aunque no necesariamente siempre, raíces secundarias o laterales. Los datos se expresaron en número de plantas comprendidas en cada sistema; b) diámetro de raíz pivotante (DP) en mm medido con calibre a 0,05 m por debajo de la corona; c) número de raíces laterales ó ramificadas (NRLR) por conteo directo y d) diámetro de raíces laterales ó ramificadas (DRLR) en mm medido con calibre a continuación del punto de contacto con la raíz pivotante. Para la evaluación de los caracteres de biomasa aérea, se definió dentro de cada unidad experimental una subparcela fija de 1 x 5 m, donde se determinó la biomasa total (BT), mediante la suma de todos los cortes por ambiente durante las temporadas de evaluación, y biomasa promedio (BP) mediante el cociente entre BT y número de cortes por ambiente durante las temporadas de evaluación. Las determinaciones se realizaron cortando a una altura de 0,05 m y pesando todo el forraje cosechado en cada subparcela (5 m²) y en cada fecha de corte. Los cortes se efectuaron cuando la mayoría de los participantes en cada ambiente alcanzó el 10% de floración, o cuando los rebrotes desde la corona midieron aproximada-

mente 0,05 m. La producción se expresó en kilogramos de materia seca por hectárea (kg MS ha^{-1}). Las determinaciones del porcentaje de materia seca (% MS) en cada corte se hicieron sobre muestras de 200 g, secadas en estufa a 70 °C hasta peso constante.

Se realizó el análisis de la varianza (ANOVA) para un modelo factorial con repeticiones anidadas en ambiente para el carácter tipo de sistema radicular. También se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con todas las variables evaluadas, a fin de explicar la variabilidad de las poblaciones a través de los ambientes. En el estudio de los caracteres de raíz y biomasa se usó el modelo de ANOVA para ensayos multi-ambientales. Al ser NRLR una variable de conteo, se transformaron los datos a raíz cuadrada (rNRLR). En el análisis, para las variables BP y rNRLR , se usaron todos los datos provenientes de las poblaciones y los testigos. Para las demás variables se utilizaron sólo los datos obtenidos en cada población. En el caso del análisis de la variable BP se utilizó la prueba de comparaciones múltiples DGC al 5% ($\alpha=0,05$). La prueba DGC constituye un método particionante (sin solapamiento de letras entre las medias) recomendable para comparar cinco o más medias (Di Rienzo *et al.*, 2001). Las variables de raíz, por ser de compleja medición, fueron evaluadas mediante la prueba de comparaciones múltiples LSD Fisher al 10% ($\alpha=0,10$). Cuando para cada variable respuesta la interacción P*A fue significativa, se realizaron las correspondientes comparaciones dentro de cada ambiente. Se realizó un análisis de la interacción P*A —modelo GGE biplot— para detectar mega-ambientes, y en caso positivo identificar las poblaciones mejor posicionadas en cada uno de aquellos. Mediante el método de Máxima Verosimilitud Restringida (Restricted Maximum Likelihood) (S.A.S., 1982) se estimaron los componentes de la varianza. Con esos datos se calcularon la heredabilidad en sentido amplio (Falconer & Mackay, 1996), sobre base individual (H) y por ambiente (H_n). Para conocer la relación funcional entre las variables en estudio, se realizó un análisis de correlación fenotípica por ambiente. La medida de asociación entre las variables se estimó a través del coeficiente de correlación de Pearson (r). También se interpretó visualmente en cada uno de los gráficos biplot la asociación entre las variables desde los puntos de vista genético y ambiental. A partir de las medias estandarizadas de cada variable por genotipo o por ambiente se ajusta el modelo que arroja los residuos estimados que permiten realizar un ACP por genotipo o por ambiente acompañado de su gráfico biplot.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Del ACP (Figura 1, Tabla 1) surgió que a nivel de la CP1, que es la componente que explica por sí sola el 54,3% de la variabilidad total, las variables que tuvieron mayor inercia fueron DRLR, rNRLR y R; dado que el ángulo entre los vectores de estas variables fue agudo, se interpreta que estas variables están positivamente correlacionadas, mientras que no se correlacionan con la variable BP y lo hacen negativamente con las variables Psl, Pcl y DP. Las poblaciones s545 y s614 tuvieron mayores valores para esas variables y se diferenciaron claramente de otras como s923, s616 y s634. En sentido contrario s923, es la que mayores valores presentó para el sistema radicular Psl y para el carácter DP. La variable BP no fue relevante a nivel de la CP1.

Se encontraron altos porcentajes de plantas con presencia de una raíz pivotante sin ramificaciones o

Tabla 1. Autovectores obtenidos del análisis de componentes principales para las variables de raíz y biomasa aérea entre la media de las poblaciones para los cuatro ambientes.

Variables ^(†)	e1	e2
Psl	-0,40	-0,28
Pcl	-0,21	0,57
R	0,43	-0,27
BP	0,03	-0,37
DP	-0,40	0,35
rNRLR	0,37	0,37
DRLR	0,39	-0,01

^(†)Psl: pivotante sin laterales, Pcl: pivotante con laterales, R: ramificado, BP: biomasa promedio, DP: diámetro de pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR : raíz del número de raíces laterales o ramificadas.

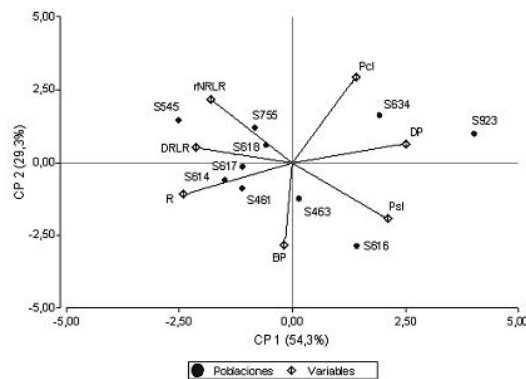


Figura 1. Plano biplot generado por el análisis de componentes principales para las variables de raíz y biomasa aérea entre la media de las poblaciones para los cuatro ambientes. Ref.: Psl: pivotante sin laterales, Pcl: pivotante con laterales, R: ramificado, BP: biomasa promedio, DP: diámetro de pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR : raíz del número de raíces laterales o ramificadas.

sin raíces laterales (sistema Psl) en poblaciones sin reposo invernal (GRI 8-9), como s923, s616 y s463. En poblaciones con reposo invernal intermedio (GRI 6-7), como s614 y s545, se obtuvieron mayores porcentajes de plantas con alto número de raíces laterales o sistema tipo ramificado. Estas observaciones coinciden con aquellas presentadas por Johnson *et al.* (1998), donde el germoplasma de reposo invernal intermedio presentó mayor ramificación que los tipos de alfalfa sin reposo.

La CP2 engloba la variabilidad complementaria a la explicada por la CP1. La variable BP tiene buena inercia para separar poblaciones a nivel de la CP2. Las que están por encima o por debajo del cero de este eje tienen diferencias a nivel de BP, por ejemplo s634 de s616.

El análisis de la varianza (Tabla 2) no detectó diferencias altamente significativas entre poblaciones y testigos. Para el carácter R los testigos presentaron menor cantidad de plantas con este SR; en el otro extremo, las poblaciones s545 y s614 fueron las que presentaron mayor cantidad de ramificaciones. Para el carácter Psl los testigos exhibieron la mayor frecuencia mientras que la población s545 presentó la menor. Las poblaciones s923 y s616 mostraron un sistema radicular más parecido al de los testigos.

La variable BP tuvo una interacción P*A estadísticamente significativa, lo que indica que las diferencias en cuanto a BP entre las poblaciones evaluadas no se mantuvieron a través de los diferentes ambientes considerados. En consecuencia, las diferencias entre poblaciones se evaluaron dentro de cada ambiente. En ese contexto, se detectaron diferencias significativas ($p < 0,10$) entre poblaciones y testigos sólo para las siembras de primavera, o sea dos de los cuatro ambientes. Algunas poblaciones

se mostraron auspiciosas con respecto a los testigos comerciales utilizados, ya que tuvieron mayor rendimiento en forraje, aunque en este trabajo sólo se tomó una temporada de corte. Para las condiciones de primavera en secano, las poblaciones s545, s614, s461, s463 y s616 se diferenciaron de las poblaciones Gala, s617, Monarca, s923, s634, s755, s618, Pool y 5683. Los valores extremos se presentaron para la población s545 (la de mayor BP) y la población s618 y el testigo 5683 (de menor BP) para este ambiente. Los ambientes con riego suplementario presentaron valores significativamente mayores de BP que los de secano. Estas diferencias entre condiciones de humedad (riego vs. secano) son esperables, ya que es conocido que ambientes con riego suplementario tienen mayores producciones en forraje que los de secano.

Para el carácter DP, la diferencia entre ambientes fue significativa y la interacción P*A fue altamente significativa; por lo tanto, se decidió evaluar las diferencias entre poblaciones dentro de cada ambiente. Se apreciaron diferencias significativas entre las poblaciones para todos los ambientes excepto para el ambiente de primavera en secano. En general, la población s923 expresó los mayores valores de DP en las siembras otoñales, mientras que la s634 lo hizo en los ambientes de siembra primaveral. Desde un punto de vista global, el ambiente primavera con riego presentó el mayor valor promedio de DP, mientras que los demás ambientes no presentaron diferencias significativas entre sí.

Para la variable DRLR, si bien la interacción P*A no fue significativa, sí se detectaron diferencias significativas entre ambientes y poblaciones. Las mayores diferencias se encontraron entre las poblaciones s545 y s616. Las siembras primaverales exhi-

Tabla 2. Análisis de la varianza de las variables de raíz y biomasa aérea entre poblaciones y poblaciones y testigos para los cuatro ambientes generados.

Variables ^(†)		Cuadrado medio						
		P*A	Población (P)	Ambiente (A)	Población en cada ambiente			
					Otoño Secano	Otoño riego	Primavera secano	Primavera riego
SR	Psl	0,22	0,31***	2,85***				
	Pcl	0,25	0,73***	ns				
	R	0,43	1,56***	3,84***				
BP		2702**	ns	194281***	ns	ns	3108***	1813*
DP		0,04***	0,02**	0,05*	0,09**	0,04**	ns	0,1***
DRLR		ns	0,002*	2,58***				
rNRLR		0,01*	0,02***	0,04***	ns	ns	0,0032**	ns

^(†)SR: sistema radicular; Psl: pivotante sin laterales, Pcl: pivotante con laterales, R: ramificado, BP: biomasa promedio, DP: diámetro de pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR: raíz del número de raíces laterales o ramificadas. *, **, ***, ns: significativo a los niveles de probabilidad 0,10; 0,05; 0,01 y no significativo, respectivamente.

bieron mayores valores ($p < 0,10$) que las siembras otoñales. Es interesante notar que dentro de cada época de siembra, las condiciones de humedad (secano o riego) no ejercieron ninguna influencia sobre el carácter DRLR.

En términos generales DP y DRLR se presentaron mayores en las siembras primaverales; esto puede deberse a que, al ser las siembras primaverales más riesgosas que las otoñales y que por diferentes factores conllevan a un menor stand de plantas o mayor distanciamiento entre ellas, se genera menor competencia y mayores recursos a favor del aumento del diámetro de raíces. Upchurch & Lovvorn (1951) mencionaron que el diámetro de la raíz pivotante está correlacionado positivamente con el bajo stand de plantas.

La variable NRLR, transformada en raíz cuadrada, no presentó interacción P*A, aunque sí hubieron diferencias significativas entre ambientes y entre poblaciones. Las mayores diferencias dentro de poblaciones se registraron entre s545 y s616. Considerando todos los materiales, las variedades Gala y Monarca fueron las que presentaron los menores valores de NRLR.

La SFR por alto número de raíces laterales o ramificadas aplicada a las poblaciones en estudio fue eficiente en los casos de s545 y s614, que expresaron mayores números de raíces laterales o ramificadas. Por el contrario, en las poblaciones s923, s616 y s634 se observaron bajos números de raíces laterales o sistemas ramificados, lo que indica que en estos casos la SFR fue menos eficiente y produjo poblaciones no muy diferentes a los testigos de raíz pivotante utilizados. Esto puede estar relacionado también al GRI donde podría esperarse que aquellos materiales de reposo intermedio respondan mejor a la SFR por raíz ramificada que aquellos sin reposo. Los ambientes de siembra primaverales presentaron las mayores medias para la variable rNRLR. Es de hacer notar que las condiciones de humedad (riego o secano) no produjeron ninguna diferencia dentro de cada época de siembra.

En el análisis de BT para un modelo GGE (Figura 2), los extremos que definieron el polígono envolvente del biplot estuvieron dados por las poblaciones s616, s461, s545, s463, Monarca y s755. Éstas fueron las poblaciones de comportamiento extremo, o sea las de mayor o menor BT en determinados ambientes. Considerando que las poblaciones que definen el vértice de cada sector del polígono son las que poseen la mayor BT para los ambientes que quedan encerrados en el sector, se observa que: a) las poblaciones s616 y s461 se destacaron en el ambiente de otoño con riego; a su vez,

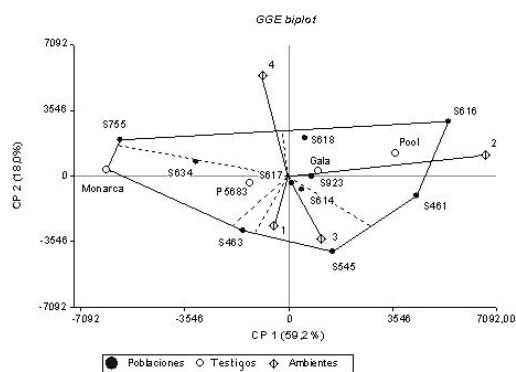


Figura 2. Biplot generado por el análisis GGE de la variable biomasa total para la identificación de las mejores poblaciones y testigos en cada ambiente. Ref: 1= otoño secano, 2= otoño riego, 3= primavera secano y 4= primavera riego.

cabe recordar que s616 tuvo los valores más bajos en cuanto a DRLR y rNRLR; b) la población s755 se destacó en el ambiente de primavera con riego; y c) la población s545 exhibió buen comportamiento productivo en los ambientes bajo condiciones de secano, tanto en siembra otoñal como primavera, los que conforman un mega-ambiente.

La heredabilidad en sentido amplio (H) para el carácter BP, alcanzó valores de 46,1% y 54,5% en los ambientes en secano de otoño y primavera, respectivamente, pero presentó un valor bajo (15,5%) en otoño con riego y medio (37,6%) en primavera con riego (Tabla 3). El carácter DP presentó una alta H sólo en el ambiente de primavera con riego; en los demás ambientes el valor fue moderado. Para el carácter DRLR, tanto los valores de H, como los de H_n fueron bajos para todos los ambientes. Para el carácter rNRLR, el valor de H sólo pudo ser estimado en las condiciones de otoño con riego, ya que en las restantes su valor fue negativo o cero; en ese único ambiente, el valor de H estimado fue bajo pero el de H_n llegó a ser moderado. Una práctica común en nuestro país es la siembra otoñal en condiciones de secano. En el presente trabajo, las poblaciones en este ambiente no presentaron diferencias significativas con respecto a BP, las que sí fueron detectables en la siembra primaverales en secano. No obstante, los valores de H del carácter BP para ambas situaciones de secano (otoño y primavera) fueron altos, lo que sugiere que desde el punto de vista de H y su implicancia en el mejoramiento podrían conformar un mega-ambiente. El carácter DP presentó alta variabilidad y resultó ser el más influenciado por el ambiente. Esto concuerda con Barnes *et al.* (1988), quienes encontraron al carácter DP como uno de los más influenciados por el ambiente. Los caracteres DRLR y NRLR no presentaron gran varia-

bilidad y se presentaron como los menos influenciados por el ambiente. Johnson *et al.* (1996) también observaron que el carácter NRLR era uno de los menos influenciados por el ambiente. En un trabajo previo, Johnson *et al.* (1992) habían estimado altas heredabilidades para diámetro de raíces laterales y número de raíces laterales, con valores de 67% y 64%, respectivamente. En el presente trabajo, los valores de H para estos caracteres fueron de 10% para número y 12% para diámetro de raíces

laterales o ramificadas; es decir, mucho más bajos que aquéllos. Respecto de DP, los valores de H y de variabilidad encontrados en este trabajo indican que —para modificar este carácter— la selección sería más efectiva si se hiciera en un ambiente con riego y preferentemente en siembra primaveral.

La estimación y el análisis de los coeficientes de correlación (*r*) (Tabla 4) indicaron que: a) hubo más valores significativos en ambientes con riego que en seco, y dentro de estos últimos, aumentaron en el

Tabla 3. Componentes de varianza y heredabilidades en sentido amplio (individual y promedio de parcelas) para las variables de raíz y biomasa aérea en cada ambiente.

Variables ^(†)	Parámetros ^(††)	Ambientes			
		Otoño seco	Otoño riego	Primavera seco	Primavera riego
BP	σ_p^2	31415,00	36891,00	72499,00	49651,00
	σ_E^2	36712,00	199773,00	60390,00	82172,00
	H	46,10	15,59	54,56	37,66
	H _n	71,97	35,65	78,27	64,45
DP	σ_p^2	0,18	0,96	sd ^(†††)	3,03
	σ_E^2	0,37	1,19	1,00	1,31
	H	33,09	44,56	sd	69,88
	H _n	59,74	70,68	sd	87,44
DRLR	σ_p^2	sd	0,01	0,03	0,02
	σ_E^2	0,06	0,12	0,18	0,18
	H	sd	10,27	13,17	12,14
	H _n	sd	25,56	31,27	29,30
rNRLR	σ_p^2	sd	0,01	sd	sd
	σ_E^2	0,03	0,05	0,01	0,01
	H	sd	10,37	sd	sd
	H _n	sd	25,77	sd	sd

^(†)BP: biomasa promedio, DP: diámetro de pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR: raíz del número de raíces laterales o ramificadas.

^(††) σ_p^2 : varianza poblacional, σ_E^2 : varianza residual, H: heredabilidad (individual), H_n: heredabilidad (promedio de parcela).

^(†††)sd: sin dato (no estimado por obtener valor negativo).

Tabla 4. Correlaciones fenotípicas de Pearson para las variables de raíz y biomasa aérea entre poblaciones por ambiente.

Variables ^(†)	Otoño seco				Otoño riego			
	BP	DP	DRLR	rNRLR	BP	DP	DRLR	rNRLR
DP	ns	-	-	-	0,47**	-	-	-
DRLR	ns	ns	-	-	-0,43*	ns	-	-
rNRLR	ns	ns	0,61**	-	ns	ns	0,75**	-
R	ns	-0,75**	0,51**	ns	-0,52**	-0,68**	0,67**	0,50**
Variables ^(†)	Primavera seco				Primavera riego			
	BP	DP	DRLR	rNRLR	BP	DP	DRLR	rNRLR
DP	ns	-	-	-	ns	-	-	-
DRLR	ns	ns	-	-	ns	-0,64**	-	-
rNRLR	ns	ns	ns	-	ns	-0,55**	0,39*	-
R	ns	-0,78**	ns	ns	ns	-0,82**	0,77**	0,62**

^(†)BP: biomasa promedio, DP: diámetro de pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas, rNRLR: raíz del número de raíces laterales o ramificadas y R: sistema tipo ramificado.

*,**,ns: significativo a los niveles de probabilidad 0,05, 0,01 y no significativo, respectivamente.

otoño; b) particularmente, el carácter BP sólo se correlacionó positivamente con el carácter DP en la siembra de otoño con riego; en el mismo ambiente, se correlacionó negativamente con los caracteres DRLR y R, respectivamente; c) los caracteres de raíz pivotante se correlacionan negativamente con los de raíces laterales o ramificadas; d) los caracteres de raíces laterales o ramificadas tienden a correlacionarse positivamente entre sí.

En el ACP de las correlaciones genéticamente determinadas (Figura 3), las dos primeras CP explicaron el 85,5% de la variabilidad total entre poblaciones. Aquí se vuelve a poner de manifiesto que, para los caracteres evaluados, las poblaciones s923 y s616 fueron diferentes a las poblaciones s545 y s614. Los caracteres que marcaron la mayor diferenciación genética a nivel de la CP1 fueron DRLR y rNRLR, que estuvieron asociados a las poblaciones s545 y s614 (izquierda del gráfico); y DP, que se relacionó con las poblaciones s923, s616 y s634 (derecha del gráfico). La CP2 identificó al carácter BP como no relacionado genéticamente con los demás caracteres. En consecuencia, se infiere que la correlación entre las variables DRLR y rNRLR se encuentra genéticamente determinada.

En el análisis de las correlaciones ambientalmente determinadas (Figura 4), la CP1 separó los ambientes de primavera (3 y 4) de los de otoño (1 y 2). Las siembras primaverales se asociaron alta y positivamente con las variables DRLR y rNRLR y, en menor medida, con DP. Las siembras de otoño no se asociaron con ningún carácter. La CP2 separó los ambientes de primavera entre sí. Los ambientes con riego se asocian a las variables BP y DP.

En todos los ambientes se observó que aquellas plantas que dispusieron de mayor distanciamiento entre ellas, o las que se situaron en los bordes de las parcelas, presentaron raíces pivotantes más largas y de mayor diámetro y mayor cantidad de raíces laterales. Garver (1946) y Johnson *et al.* (1996) también demostraron un incremento de estas características en stand de plantas espaciadas.

De lo anterior se desprende que, en programas de selección donde se evalúen características de raíz, sería deseable que el espaciamiento entre plantas fuera uniforme. Esto sería particularmente importante para la expresión de los caracteres DRLR y NRLR en siembras de primavera, las que, por su riesgosa implantación, usualmente presentan menores stands de plantas y, por ende, mayor espaciamiento entre ellas; bajo estas condiciones, las plantas sobrevivientes desarrollarían mayor número y diámetro de raíces laterales o ramificadas.

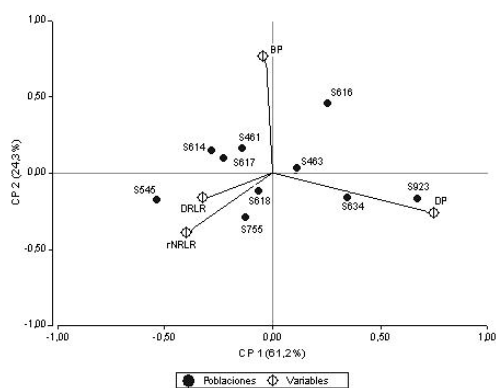


Figura 3. Biplot generado por el análisis de correlaciones genéticamente determinadas para las variables de raíz y biomasa aérea entre la media de las poblaciones. Ref: BP: biomasa promedio, DP: diámetro de raíz pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR: raíz del número de raíces laterales o ramificadas.

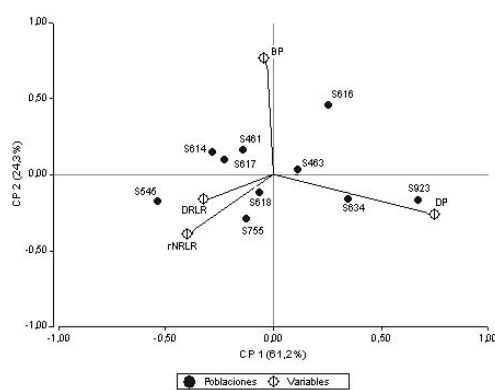


Figura 4. Plano biplot generado por el análisis de correlaciones ambientalmente determinadas para las variables de raíz y biomasa aérea entre la media de las poblaciones. Ref: BP: biomasa promedio, DP: diámetro de raíz pivotante, DRLR: diámetro de raíces laterales o ramificadas y rNRLR: raíz del número de raíces laterales o ramificadas.

CONCLUSIONES

Los caracteres de raíz evaluados en este trabajo influyeron en el rendimiento de biomasa aérea en forma diferencial, según el tipo de ambiente donde se evaluaron. Así entonces, en un programa de mejoramiento, si se quiere obtener un cultivar que reúna alta producción forrajera y alto número de raíces laterales, se debería seleccionar por ambos caracteres en forma específica e individual. Con base en la variabilidad detectada, la SFR por alto número de raíces laterales o sistema ramificado aplicada al desarrollo de las poblaciones experimentales utilizadas en este estudio parece haber sido más eficiente en algunas poblaciones (como s545

y s614) que en otras. Los valores más altos de H se encontraron para los caracteres BP y DP en todos los ambientes generados en este trabajo. En condiciones óptimas de cultivo y sin estrés hídrico, el carácter sistema ramificado se expresó en menor medida que bajo condiciones de estrés hídrico. En ambientes con riego, el carácter DP fue el que más se correlacionó con BP y el que más variabilidad expresó. Los caracteres DRLR y NRLR no presentaron gran variabilidad, y fueron los menos influenciados por el ambiente. Las poblaciones sin reposo invernal (GRI 8-9) presentaron menor grado de ramificación que las poblaciones con reposo invernal intermedio (GRI 6-7). El aporte de riego duplicó, en términos generales, la producción de forraje con respecto a los ambientes de secano.

BIBLIOGRAFÍA

- Bariggi, C., B. Marble, C. Itria y J. Brun (Eds.), 1986. Investigación, tecnología y producción de alfalfa. Colección científica del INTA, Tomo XXII, Buenos Aires, 488 pp.
- Barnes, D., B. Goplen and J. Baylor, 1988. Highlights in the U.S.A. and Canadá. En alfalfa and alfalfa improvement. Ed. Hanson D. K. and Hill R. R. Cap 1: 1-82.
- Basigalup, D. y E. Hijano, 1995. Mejoramiento genético de la alfalfa. En: La alfalfa en la Argentina. Subprograma alfalfa. INTA Manfredi. 272 pp.
- Burton, G., 1937. The inheritance of various morphological characters in alfalfa and their relations to plants yields in New Jersey. New Jersey Agric. Exp. Stn. Bull. 628 pp.
- Carlson, F., 1925. The effect of soil structure on the character of alfalfa root systems. J. Am. Soc. Agron. 17: 336-345.
- De Durana, J., 1981. Establecimiento y manejo del cultivo de alfalfa en la región subhúmeda y semiárida pampeana. Boletín de divulgación. N° 3 INTA Anguil. La Pampa. 68 pp.
- Di Rienzo, J., A. Guzmán y F. Casanoves, 2001. A multiple comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. Journal of Agricultural, Biological and Environment Statistic, 7 (1): 146-159.
- Falconer D. and T. Mackay, 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Fourth Edition. Longman Group Ltd.
- Garver, S., 1922. Alfalfa root studies. USDA Bull. N° 1087.
- Garver, S., 1946. Alfalfa in South Dakota. SD. Agric. Expt. Stn. Bull. 383. 79pp.
- Goplen, B., H. Baenziger, L. Bailey, A. Gross, M. Hanna, R. Michaud, K. Richards and J. Waddington, 1980. Growing and managing alfalfa in Canada. Agriculture Canada. Publication 1705. Ottawa, Canada, 50 pp.
- Heinrichs, D., 1968. Alfalfa in Canada. Canada Department of Agriculture. Ottawa (Canada). Publication 1377, 28 pp.
- Johnson, L., J. Marquez-Ortiz and D. Barnes, 1992. Inheritance of tap, secondary and fibrous root traits in alfalfa. Report of the thirty-third North American alfalfa improvement conference. Georgia. P. 6.
- Johnson, L., J. Marquez-Ortiz, D. Barnes, and J. Lamb, 1996. Inheritance of root traits in alfalfa. Crop. Sci. 36: 1482-1487.
- Johnson, L., J. Marquez-Ortiz, J. Lamb and D. Barnes, 1998. Root morphology of alfalfa plant introductions and cultivars. Crop Sci. 38: 497-502.
- Lamb, J., Barnes, D. and K. Henjum, 1999. Gain from two cycles of divergent selection for root architecture in alfalfa. Crop. Sci. 39: 1026-1035.
- López, A., J. Dardanelli, D. Collino, R. Sereno y R. Racca, 1997. Necesidad de riego suplementario en alfalfa para corte. PRONALFA-INTA. 4 pp.
- McIntosh, M. and D. Miller, 1981. Genetics and soil moisture effects on the branching root traits in alfalfa. Crop. Sci. 21: 15-18.
- Pederson, G., R. Hill Jr. and W. Kendall, 1984. Genetics variability for root characters in alfalfa populations differing in winterhardiness. Crop. Sci. 24: 465-468.
- Peterson, M., 1982. An evaluation of the relationship between seed size and combining ability in crosses among diverse alfalfa germplasms. Ph. D. thesis. Univ. Of Minessota, St. Paul. (Diss. Abstr. 83-01986).
- S.A.S., 1982. SAS User's Guide: Statistics. 5. Ed. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Todd, J., 1968. Laboratory evaluation of insecticides against white-fringed weevil (*Graphognatus leucomoma*). J. Agric. Research. 11: 903-910.
- Upchurch, R. and R. Lovvorn, 1951. Gross morphological root habits of alfalfa in North Carolina. Agron. J. 43:493-499.