

Effetti del miglioramento genetico sul frumento duro prodotto in Italia nel XX secolo

Pasquale De Vita^{*1}, Loredana Matteu¹, Anna Maria Mastrangelo¹,
Natale Di Fonzo², Luigi Cattivelli¹

¹CRA – Centro di Ricerca per la Cerealicoltura
S.S. 16 Km 675, 71100 Foggia

²CRA – Dipartimento di Biologia e Produzione Vegetale
Via Nazionale 82, 00184 Roma

Data di presentazione: 20 aprile 2007

Data di accettazione: 19 ottobre 2007

Riassunto

La coltivazione del frumento duro (*Triticum durum* Desf.) riveste un ruolo strategico nell'economia agricola italiana e la tradizione pastaria nazionale si è sviluppata e consolidata nel corso del secolo scorso anche grazie al lavoro di miglioramento genetico condotto su questa specie. Al fine di ricavare informazioni utili per la futura attività di miglioramento genetico, sono stati analizzati gli effetti prodotti dall'attività di *breeding* sulle principali caratteristiche morfologiche, agronomiche e qualitative delle varietà di frumento duro diffuse e coltivate in Italia nel XX secolo. L'aspetto più interessante dell'evoluzione varietale è indubbiamente costituito dalle modificazioni morfologiche che le piante hanno subito nel corso degli anni, insieme agli incrementi produttivi. Diversi lavori sperimentali condotti utilizzando germoplasma italiano sottolineano la progressiva riduzione della taglia della coltura ed il contemporaneo anticipo dell'epoca di spigatura passando dalle popolazioni locali, alle linee derivanti da selezione, fino alle varietà ottenute da incrocio. Il principale progresso, in termini produttivi, legato all'introduzione di genotipi migliorati è stato stimato tra i 17 e i 24.6 kg ha⁻¹ anno⁻¹. Dal punto di vista qualitativo, le esperienze italiane indicano una riduzione progressiva, in termini di contenuto proteico della granella, dello 0.02% anno⁻¹. Tuttavia, i dati evidenziano anche il progressivo miglioramento dell'attitudine alla pastificazione delle *cultivars* recenti legato alla maggiore frequenza, tra le proteine di riserva, di alcune subunità gluteniniche ad alto peso molecolare (7 + 8) capaci di garantire una migliore risposta tecnologica della semola.

Parole chiave: frumento duro, indice di raccolto, guadagno genetico, qualità, resa.

Summary

EFFECTS OF BREEDING ACTIVITY ON DURUM WHEAT TRAITS BREED IN ITALY DURING THE 20TH CENTURY

Italy is the first world producer of pasta from durum wheat (*Triticum durum* Desf.) and an intense breeding activity has been conducted over the last century to support the long tradition of pasta making. This manuscript reviews the results achieved through the Italian breeding programs over last century. The analysis of data allows to appreciate the selective pressure imposed by the breeders on plant height and phenology to select cultivars well adapted to the Italian semi-arid conditions, where early maturity allows to escape the drought season. The annual genetic gain in terms of yield ranged from 17 to 24.6 kg ha⁻¹ year⁻¹ and it was most clearly associated with a higher kernels number m⁻² indicating a larger grain-sink size and a higher number of spikes m⁻². Regarding the quality traits, the grain protein concentration showed a decreasing trend over time of release of about 0.02% per year, confirming the negative relationship with grain yield. The progressive incorporation into recent cultivars of favourable alleles (7+8 glutenin subunit composition) coding for superior quality subunits reflects the improvement in pasta making quality of the recent genotypes.

Key-words: durum wheat, harvest index, genetic gain, grain quality, yield.

* Autore corrispondente: tel.: +39 0881 714911-742972; fax: + 39 0881 713150. Indirizzo e-mail: pasquale.devita@entecra.it

Lavoro realizzato con il contributo finanziario del Ministero per le Politiche agricole, alimentari e forestali: Progetto SICERME. Il lavoro è da attribuirsi agli Autori in parti uguali.

1. Introduzione

La coltivazione del frumento duro (*Triticum durum* Desf.) riveste un ruolo strategico nell'economia agricola italiana alimentando processi di prima e di seconda trasformazione (molini e pastifici) e garantendo all'Italia il primato mondiale nella produzione (3 Mt anno⁻¹) e nel consumo (28 kg pro-capite) di paste alimentari (www.unipi-pasta.it).

La tradizione cerealicola nazionale si è sviluppata e consolidata nel corso del secolo scorso anche grazie alla meccanizzazione del settore agricolo, all'introduzione di nuovi mezzi tecnici e all'intenso lavoro di miglioramento genetico dei frumenti duri realizzato in Italia. Ciò ha determinato un progressivo incremento della superficie investita a frumento duro che raggiunse il culmine alla metà degli anni '80 con circa 1,8 milioni di ettari (Borghi et al., 1986; Porceddu, 1987).

Pur espandendosi su terreni fertili del centro-nord Italia, la coltura ha conservato la sua prevalente diffusione nell'areale meridionale dove le difficili condizioni pedoclimatiche hanno condizionato fortemente la potenzialità produttiva delle varietà coltivate. Infatti, seppure la produzione media per ettaro sia aumentata significativamente, passando da circa 1 t ha⁻¹ del primo ventennio del secolo alle 3 t ha⁻¹ del periodo compreso tra il 1975 ed il 1990 (Bozzini et al., 1998), l'incremento produttivo resta comunque limitato se paragonato a quello registrato per altri cereali come frumento tenero, mais ed orzo (Waddington et al., 1986; Cattivelli et al., 1994; Tollenaar et al., 1994).

Molteplici sono i fattori che influenzano l'espressione produttiva di una determinata coltura in uno specifico areale di coltivazione. Borghi et al. (1986) e Bianchi e Mariani (1993) hanno stimato come equivalente il contributo legato all'introduzione di varietà migliorate ed all'adozione di moderne tecniche colturali (rotazione, fertilizzazione azotata, diserbo), un dato confermato successivamente da ulteriori indagini condotte in contesti completamente diversi (Bell et al., 1995; Austin, 1999).

Per quanto riguarda il contributo legato al miglioramento genetico è necessario sottolineare che l'evoluzione varietale ha vissuto in Italia tre momenti significativamente diversi, come indicato da Porceddu (1987), a ciascuno dei quali sono riferibili diverse metodologie di miglio-

ramento, diversi materiali di partenza ed anche diversi costitutori.

La possibilità di stimare correttamente il guadagno genetico dovuto all'introduzione di nuove costituzioni è legata alla disponibilità di esperienze in cui vecchie e nuove varietà vengono messe a confronto ed allevate simultaneamente. In tabella 1, sono elencate le esperienze sperimentali riportate in letteratura riferite al frumento tenero e duro in condizioni ambientali e podologiche anche diverse da quelle tipiche mediterranee.

In generale, si osserva che le esperienze condotte in frumento tenero hanno fatto registrare guadagni genetici compresi tra 6 (Perry e d'Antuono, 1989) e 60 kg ha⁻¹ anno⁻¹ circa (Waddington et al., 1986) mentre quelle condotte utilizzando varietà di frumento duro riportano progressi produttivi che oscillano tra 17 (Pecetti e Annicchiarico, 1998) e 24,6 kg ha⁻¹ anno⁻¹ (Ramdani et al., 2003). In frumento duro, valori simili (17 kg ha⁻¹ anno⁻¹) sono stati registrati anche in un'esperienza condotta in Canada (McCaig e Clarke, 1995) analizzando le produzioni registrate nell'ambito di prove di confronto e con l'impiego di *cultivars* di riferimento.

Al fine di ricavare informazioni utili per la futura attività di miglioramento genetico, nella presente nota saranno analizzati gli effetti prodotti dall'attività di *breeding* sulle principali caratteristiche morfologiche, agronomiche e qualitative delle varietà di frumento duro diffuse e coltivate in Italia nel XX secolo.

2. Obiettivi del miglioramento genetico in Italia

2.1 Riduzione dell'altezza delle piante

La riduzione della taglia ha rappresentato per buona parte del secolo scorso un obiettivo estremamente difficile da realizzare, non essendo presente nel germoplasma di frumento duro una sufficiente variabilità naturale per questo carattere (Bozzini, 1970). In frumento tenero, l'introduzione nei programmi di incrocio della varietà giapponese "Akakomugi", donatrice del gene *Rht8* (Borojevic e Borojevic, 2005) permise a Nazareno Strampelli di ottenere i primi successi già all'inizio del secolo, realizzando alcune fra le varietà di frumento tenero più apprezzate nel mondo (Gloria, Ardito, Mentana, Damiano e San Pastore) (Lorenzetti, 2000).

Tabella 1. Valutazione del guadagno genetico in termini di resa: confronto diretto tra vecchie e nuove varietà allevate simultaneamente.

Table 1. Genetic gain for grain yield in bread and durum wheat varieties grown simultaneously in the same field trial.

Paese	Periodo	Numero di genotipi e specie	Guadagno genetico (kg ha ⁻¹ anno ⁻¹)	Riferimento
UK	1908-1978	12 (<i>T. aestivum</i>)	30.0	Austin et al., 1980
UK	1908-1985	13 (<i>T. aestivum</i>)	38.0	Austin et al., 1989
Svezia	1900-1970	20 (<i>T. aestivum</i>)	12.6	Ledent e Stoy, 1988
Australia	1884-1982	27 (<i>T. aestivum</i>)	5.8	Perry e d'Antuono, 1989
Mexico (N-W)	1950-1982	14 (<i>T. aestivum</i>)	59.0	Waddington et al., 1986
USA (Kansas)	1919-1987	38 (<i>T. aestivum</i>)	16.2	Cox et al., 1988
Croazia	1954-1985	7 (<i>T. aestivum</i>)	54.3	Novoselovic et al., 2000
Danimarca, Finlandia, Norvegia e Svezia	1901-1993	75 (<i>T. aestivum</i>)	18.5	Ortiz et al., 1998
Finlandia	1939-1990	10 (<i>T. aestivum</i>)	10.0	Peltonen-sainio e Peltonen, 1994
Francia	1946-1992	14 (<i>T. aestivum</i>)	49.0	Brancourt-Hulmel et al., 2003
Cina	1945-1995	18 (<i>T. aestivum</i>)	28.3	Jiang et al., 2003
Italia	1900-1983	34 (<i>T. aestivum</i>)	29.1	Canevara et al., 1994
Italia	1900-1994	16 (<i>T. aestivum</i>)	33.5	Guarda et al., 2004
Italia e Spagna	1900-2000	24 (<i>T. durum</i>)	24.6	Ramdani et al., 2003
Italia	1900-1970	50 (<i>T. durum</i>)	17.0	Pecetti and Annicchiarico, 1998
Italia	1900-1990	12 (<i>T. durum</i>)	20.0	De Vita et al., 2007

In frumento duro, invece, sebbene la riduzione dell'altezza della pianta sia stata la principale modificazione morfologica introdotta con il miglioramento genetico, i risultati sono stati conseguiti in maniera più graduale attraverso un lungo periodo di tempo.

I dati registrati in due differenti lavori sperimentali condotti utilizzando germoplasma italiano (Pecetti e Annicchiarico, 1998; Motzo et al., 2004), sottolineano la progressiva riduzione della taglia della coltura passando dalle popolazioni locali (125-132 cm), alle linee derivanti da selezione (104-109 cm), fino alle varietà ottenute da incrocio (83-89 cm). Nella figura 1 sono riportati i valori medi delle altezze registrate a Foggia in una prova condotta allevando contemporaneamente 14 tra le più diffuse varietà italiane di frumento duro nel corso del secolo scorso (De Vita et al., 2007). La taglia delle piante variava da 124 cm a 69 cm registrati, rispettivamente, per la varietà "Russello SG7" e la varietà "Arcangelo" separate da circa tre quarti di secolo. In generale, i genotipi più vecchi ("Timilia", "Ruscello SG7" e "Cappelli") hanno fatto registrare altezze del culmo comprese tra 110 e 120 cm, sebbene "Aziziah" e "Grifoni 235" mostrassero altezze più contenute. È, tuttavia, con l'introduzione di "Capeiti 8" (1950) che si ha una prima sostanziale riduzione

ne dell'altezza (91 cm) ed un concreto miglioramento nella resistenza all'allettamento, obiettivo prioritario della prima metà del secolo. Qualche decennio dopo è la varietà "Appulo", discendente di "Capeiti 8", a manifestare un'ulteriore riduzione della taglia, come confermano i risultati ottenuti a Foggia (85 cm). Il progressivo contenimento dell'altezza, fino all'iscrizione nel Registro Nazionale delle Varietà della cultivar "Appulo" (1973), è stato realizzato sfruttando la limitata variabilità genetica che il

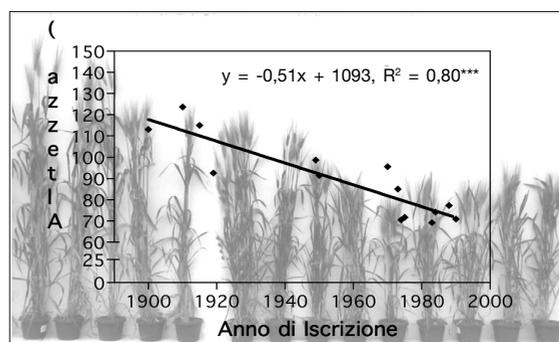


Figura 1. Altezza di 14 varietà di frumento duro iscritte e diffuse in Italia nel corso del secolo scorso (adattato da De Vita et al., 2007).

Figure 1. Plant height (cm) for 14 durum wheat cultivars released in Italy from 1900 to 1990 (adapted from De Vita et al., 2007).

carattere presentava all'interno della specie.

Nello stesso periodo cominciano ad essere disponibili materiali genetici con i geni *Rht1* e *Rht2* a comportamento sia dominante che recessivo capaci di ridurre ulteriormente la taglia (Borojevic e Borojevic, 2005). I risultati più importanti furono ottenuti incrociando alcuni frumenti teneri di origine giapponese [(Norin 10 x Brevor) e Norin 10] con frumenti duri (Borlaug, 1968; Lebsack, 1963). Una parte del materiale in segregazione derivante da alcuni cicli di reincrocio eseguiti in Messico presso il CIMMYT, infatti, fu introdotto in Italia per essere utilizzato in specifici programmi di *breeding* per la riduzione della taglia delle piante (Bozzini et al., 1970; Borghi, 2000). La varietà Creso (1974) e quelle del gruppo "Val" che rappresentano i principali prodotti del lavoro di costituzione varietale degli anni '70, manifestano una sensibile riduzione dell'altezza. Nei decenni successivi (anni '80 e '90), come si evince ancora dalla figura 1, si ha la netta affermazione di varietà con un'altezza del culmo simile a quella del periodo precedente (Arcangelo ed Ofanto) o addirittura superiore (Duilio e Simeto).

Studi recenti (Slafer et al., 2005) sottolineano un andamento parabolico della relazione tra resa ed altezza; la riduzione dell'altezza, infatti, oltre il valore di massima espressione produttiva determina una riduzione del potenziale produttivo. Per tale ragione le moderne *cultivars* di frumento manifestano valori di altezza del culmo compreso tra 70 e 100 cm (Fischer e Quail 1990; Richards, 1992; Miralles e Slafer, 1995; Flintham et al., 1997).

2.2 Precocità del ciclo colturale

L'iniziale intuizione di Strampelli di costituire varietà di frumento duro più adatte agli areali dell'Italia meridionale accorciando il ciclo della coltura rappresenta un altro importante filo conduttore che i costitutori italiani hanno seguito durante il lavoro condotto su questa specie. Studi successivi (Passioura, 1996, 2002; González et al., 1999; Villegas et al., 2000; Araus et al., 2002; Slafer et al., 2005), infatti, hanno chiaramente individuato nello sviluppo fenologico della coltura il carattere responsabile della maggiore adattabilità alle condizioni siccitose tipiche degli ambienti mediterranei. La selezione per questo carattere ha due importanti conseguenze sulla fisiologia della produzione dei ce-

reali: i) aumentare la probabilità di sfuggire allo stress idrico spesso atteso nella parte finale del ciclo della coltura; ii) migliorare la ripartizione dell'acqua totale usata dalla pianta per l'assorbimento e la traspirazione dopo la fioritura (Slafer et al., 2005).

Nell'esperienza condotta da De Vita et al. 2007, in cui sono state considerate le principali *cultivar* di frumento duro diffuse nel corso del XX secolo (Tab. 2), l'intervallo in giorni che separa la varietà più tardiva ("Timilia", 1900) da quella più precoce ("Duilio", 1984) è di 13 giorni (da 37 a 23 giorni dal 1 Aprile, rispettivamente). La riduzione della lunghezza del ciclo della coltura è stata progressiva nel corso degli anni, anche se è ancora con l'introduzione della varietà "Capeiti 8" che si registra il primo sostanziale anticipo nell'epoca di spigatura (circa 24 gg. dal 1 Aprile). Un comportamento analogo caratterizza le varietà "Trinakria" (24 gg. da 1/4) ed "Appulo" (23 gg. da 1/4).

Negli anni successivi l'esigenza di alcuni costitutori di allargare l'areale di coltivazione del frumento duro e sfruttare le maggiori potenzialità produttive delle Regioni centro-settentrionali, ha favorito l'ingresso, nel panorama varietale italiano, delle varietà "Creso" (1974) e "Valnova" (1975) contraddistinte da un sensibile ritardo nell'epoca di spigatura (rispettivamente 32 e 27 gg. dall'1 aprile). La necessità di adeguare l'ideotipo di pianta alle esigenze climatiche delle Regioni meridionali ha, tuttavia, spinto nuovamente i costitutori ad anticipare l'epoca di spigatura fino al punto che le varietà più diffuse in Italia negli ultimi anni del secolo scorso si caratterizzano per un intervallo di spigatura estremamente limitato (meno di 1 settimana). Dal momento che la lunghezza del ciclo colturale è rimasta pressoché invariata, l'anticipo dell'epoca di spigatura si è tradotta in un allungamento del periodo di riempimento della granella "grain filling period" (compreso tra la spigatura e la maturazione della coltura) garantendo alla pianta un tempo maggiore per traslocare fotosintati nei siti di accumulo (semi). Un sensibile anticipo nell'epoca di spigatura si osserva anche per le varietà di frumento duro migliorate in ambienti di coltivazione simili a quello italiano come la Spagna e l'Australia Occidentale (Siddique et al., 1989; Ramdani, 2004).

Sebbene numerosi autori (Hay e Ellis, 1998;

Tabella 2. Caratteristiche agronomiche e tecnologiche di 14 varietà di frumento duro coltivate a Foggia (adattato da De Vita et al., 2007).

Table 2. Agronomic and qualitative traits of 14 durum wheat cultivars evaluated at Foggia (adapted from De Vita et al., 1997).

Varietà	Anno di iscrizione	Altezza (cm)	Epoca di spigatura (da 1 Aprile)	Resa (t ha ⁻¹)	Harvest index (%)	Contenuto proteico (% s.s.)	Pigmenti carotenoidi (ppm)	Indice alveografico W (J 10 ⁻⁴) (es)
Timilia	1900	113	37	3.26	22	18.0	3.84	30 (3)
Russello S.G.7	1910	124	33	3.57	25	18.2	4.87	40 (3)
Cappelli	1915	115	33	3.88	25	18.3	4.51	80 (3)
Aziziah	1919	93	27	3.52	28	18.1	4.69	99 (3)
Grifoni 235	1949	99	26	3.66	28	17.2	4.77	104 (3)
Capeiti 8	1950	91	23	4.42	31	16.4	4.83	97 (3)
Trinakria	1970	96	23	4.29	29	18.0	4.74	75 (4)
Appulo	1973	85	23	4.37	32	16.5	4.56	58 (3)
Creso	1974	71	31	4.85	38	17.4	4.12	146 (3)
Valnova	1975	72	27	4.67	37	17.9	4.38	128 (4)
Arcangelo	1983	69	24	5.25	39	16.3	4.55	111 (3)
Duilio	1984	74	22	5.09	40	16.7	4.55	127 (4)
Simeto	1988	77	24	5.43	38	16.8	4.71	194 (3)
Ofanto	1990	71	26	4.88	38	16.5	5.57	49 (3)
Media		89	27	4.37	32	17.3	4.62	
LSD _{0.05}		1.5	0.5	0.29	1.4	0.26	0.25	

(es) = errore standard.

Snape, 1996; Slafer e Whitechurch, 2001) ritengono la precocità un carattere relativamente semplice da manipolare, il suo peso nella futura attività di miglioramento genetico appare estremamente limitato dal momento che un eccessivo anticipo determina una riduzione della resa (Slafer et al., 2005).

2.3 Resa unitaria e sue componenti

Dal punto di vista produttivo il principale risultato del miglioramento genetico è stato un notevole incremento delle rese unitarie nelle varietà moderne rispetto a quelle più antiche (Tab. 1). Nello studio condotto a Foggia, De Vita et al. (2007) hanno stimato, per le principali varietà di frumento duro coltivate in Italia durante il XX secolo, un incremento di produttività del 44% per il solo effetto del miglioramento genetico. In particolare, l'incremento di resa medio tra i genotipi più vecchi ("Timilia", "Russello S.G.7", "Cappelli" ed "Aziziah") ed i più moderni ("Arcangelo", "Duilio", "Simeto" ed "Ofanto") è stato di 1,4 t ha⁻¹ suggerendo un guadagno genetico di circa 20 Kg ha⁻¹ anno⁻¹ paragonabile a quello riportato in letteratura anche in condizioni ambientali e pedologiche diverse (Tab. 1). In particolare, lo studio di De Vita et al. (2007) descrive un andamento curvili-

neo con un ridotto incremento nelle rese medie nelle prime decadi del secolo fino all'introduzione della varietà "Capeiti 8". Le medie produttive delle varietà rilasciate in seguito mostrano, invece, un significativo incremento fino a raggiungere i valori più elevati con le *cultivars* più recenti "Arcangelo", "Duilio" e "Simeto" (Tab. 2).

In accordo con gli studi condotti su frumenti di origine diversa (Richards, 1991; Slafer e Andrade, 1993; Canevara et al., 1994; Ortiz-Monasterio et al., 1997) i risultati riportati dalla sperimentazione condotta sul germoplasma italiano (Pecetti e Annicchiarico, 1998; Motzo et al., 2004; De Vita et al., 2007) identificano nell'incremento nel numero di cariossidi per m² il carattere responsabile delle maggiori potenzialità produttive riscontrate nei genotipi moderni.

All'espressione di questo carattere hanno contribuito e contribuiscono due diversi fattori: a) la maggiore fertilità della spiga ed b) il maggior numero di spighe fertili per pianta. Nel primo caso, l'incremento della fertilità della spiga è sicuramente in parte attribuito all'effetto pleiotropico dei geni per la riduzione della taglia introdotti dalle varietà di frumento tenero (Gale, 1979) che determinano un maggior numero di cariossidi per spiga e per spighetta (Pe-

cetti e Annicchiarico, 1998; Motzo et al., 2004; De Vita et al., 2007). Nel secondo caso, invece, come indicato da Baldoni (1952) e da Sharma (1995), il maggior numero di spighe per m² registrate nei genotipi più moderni è il risultato di una maggiore capacità da parte di queste varietà di produrre un minor numero di accestimenti totali ma un maggior numero di spighe fertili.

2.4 Indice di raccolto

Il notevole incremento nelle rese registrato nel corso del secolo scorso ed in particolare nella seconda metà del secolo è ascrivibile, come detto in precedenza, ad una serie di cambiamenti che hanno interessato la morfologia e la fenologia della pianta. L'indice di raccolto (*harvest index*) proposto per la prima volta da Donald (1968) esprime il rapporto tra il peso della granella e il peso totale della pianta e sintetizza il risultato del progresso genetico conseguito con la ripartizione dei fotosintati tra gli organi della pianta. È su questo carattere che negli ultimi decenni del secolo scorso si è concentrata l'attenzione dei miglioratori genetici vegetali per molte specie di interesse agrario (Donald e Hamblin, 1976; Hay, 1995) anche se i risultati più sorprendenti sono stati conseguiti tra i cereali (Sinclair et al., 1998).

Dalla tabella 2 è facile osservare il progressivo incremento nei valori medi per questo carattere che passa mediamente dal 21% ("Timilia") al 39% circa nei genotipi moderni ("Simeto" ed "Ofanto"). I risultati registrati a Foggia concordano con quanto riportato da Motzo et al., (2004) che ha stimato un aumento di 11 punti, passando dal 18% al 29%. Sul carattere hanno inciso sia la riduzione della taglia delle piante che l'incremento della fertilità di spiga. La biomassa dei genotipi considerati, al contrario, resta pressoché invariata, indicando come l'incremento di resa sia associato esclusivamente ad una differente rilocalizzazione dei fotosintati (Austin et al., 1980; Perry e D'Antuono, 1989; Sayre et al., 1997).

2.5 Qualità della granella

È opinione condivisa che il guadagno genetico realizzato con l'introduzione delle moderne varietà è stato ottenuto a spese della qualità e in particolare della concentrazione proteica della granella (Jenner et al., 1991). Le esperienze ita-

liane condotte sul frumento duro (Motzo et al., 2004; De Vita et al., 2007) indicano una riduzione progressiva, in termini di contenuto proteico della granella, dello 0,02% anno⁻¹, e confermano l'associazione negativa con la produzione areica ($R^2 = -0,60$ $p < 0,05$). Tale correlazione negativa, in genere collegata ad un effetto diluizione delle proteine per il forte aumento dei carboidrati (Kibite e Evans, 1984; Guarda et al., 2004; Motzo et al., 2004), può essere attribuita anche a fattori ambientali, al diverso costo bioenergetico per la biosintesi di carboidrati e proteine e a componenti genetiche, come indicato dall'individuazione di QTL per il contenuto proteico indipendenti da quelli per la produzione (Blanco et al., 2006).

Il contenuto proteico è ritenuto il principale fattore responsabile della qualità della pasta (Dexter e Matsuo, 1977) anche se questo carattere, da solo, non è sufficiente a spiegare le differenze qualitative tra *cultivars* diverse. Le proprietà reologiche degli impasti di frumento, infatti, sono legate alle caratteristiche fisico-chimiche delle proteine costituenti il glutine (gliadine e glutenine), che si organizzano in un reticolo complesso stabilizzato da legami covalenti (legami disolfuro) e da legami di natura secondaria (legami ad idrogeno e di natura idrofobica) (Belton, 1999; Shewry et al., 2001). In particolare, mentre le glutenine sono proteine polimeriche le cui singole unità componenti sono unite fra di loro da legami disolfuro inter-molecolari e conferiscono agli impasti le caratteristiche di forza ed elasticità, le gliadine sono proteine monomeriche che prendono parte alla formazione del glutine mediante legami idrogeno inter-catena, grazie ai numerosi residui di glutamina presenti, e mediante legami di natura idrofobica fra le catene non polari degli amminoacidi.

In seguito a riduzione dei ponti disolfuro inter ed intra-molecolari, le subunità gluteniniche possono essere separate su gel di poliaccrilamide in condizioni denaturanti (SDS-PAGE) in due gruppi a diversa mobilità elettroforetica, costituiti da subunità ad alto peso molecolare (HMW-GS) e subunità a basso peso molecolare (LMW-GS). Le HMW-GS sono rappresentate da un numero ridotto di subunità che varia da 3 a 5 (raramente 6), mentre le LMW-GS sono molto più abbondanti ed eterogenee. Le su-

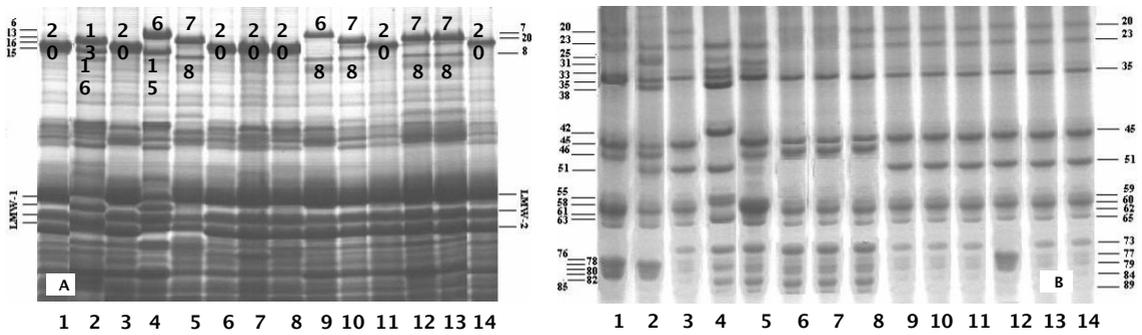


Figura 2. Separazione elettroforetica delle subunità gluteniniche (A) e gliadiniche (B) di 14 varietà di frumento duro diffuse e coltivate in Italia durante il XX secolo: 1) Timilia; 2) Russello S.G.7; 3) Cappelli; 4) Aziziah; 5) Grifoni 235; 6) Capeiti 8; 7) Trinakria; 8) Appulo; 9) Creso; 10) Valnova; 11) Arcangelo; 12) Duilio; 13) Simeto; 14) Ofanto.

Figure 2. Glutenins (a) and gliadins (B) composition evaluated for 14 durum wheat cultivars: 1) Timilia; 2) Russello S.G.7; 3) Cappelli; 4) Aziziah; 5) Grifoni 235; 6) Capeiti 8; 7) Trinakria; 8) Appulo; 9) Creso; 10) Valnova; 11) Arcangelo; 12) Duilio; 13) Simeto; 14) Ofanto.

bunità gluteniniche ad alto peso molecolare sono codificate da geni i cui *loci* sono localizzati sui bracci lunghi dei cromosomi 1A, 1B, 1D (Payne et al., 1981) e sono indicati come *Glu-1* (*Glu-A1*, *Glu-B1* e *Glu-D1*).

Le gliadine sono state classificate in quattro gruppi, α , β , γ e ω -gliadine (Woychik et al., 1961), a seconda della loro mobilità elettroforetica su gel di poliacrilammide a pH acido (A-PAGE) e sono codificate da geni i cui *loci* sono localizzati sul braccio corto dei cromosomi omeologhi dei gruppi 1 e 6 (Du Cros et al., 1983; Lafiandra et al., 1984). I *loci* che codificano per la maggior parte delle α e β -gliadine sono localizzati sui cromosomi della serie 6 e sono indicati come *Gli-2* (*Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*), mentre quelli codificanti la maggior parte delle γ e ω -gliadine sono localizzati sui cromosomi della serie 1 e sono indicati come *Gli-1* (*Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*).

La selezione per la quantità e la qualità delle proteine di riserva del seme è diventato un obiettivo dei costitutori solo nelle ultime decadi del secolo scorso (Boggini et al., 1995) cosicché la pressione selettiva esercitata sulle moderne costituzioni per la forza del glutine rappresenta un risultato recente (Blum et al., 1987).

Per molti anni la selezione operata sui frumenti duri per migliorare la forza del glutine si è basata sulla identificazione di profili elettroforetici caratterizzati dalla presenza della banda gliadinica γ -45, ben nota per essere associata ad una superiore qualità di cottura della pasta (Damidaux et al., 1978; Kosmolak et al.,

1980). Infatti, tutte le *cultivars* di frumento duro provviste della banda gliadinica γ -42, peraltro associata ad un marcatore morfologico (colore delle glume giallo-rosa opaco) (Leisle et al., 1981), sviluppano un glutine debole. Il risultato di questo lavoro ha condotto a partire dall'inizio degli anni '70 alla iscrizione di varietà che presentavano la banda γ -45. Studi successivi (Payne et al., 1984), hanno, tuttavia, chiarito che le subunità responsabili della qualità alla cottura della pasta sono principalmente le LMW-GS e che le subunità gliadiniche (γ -42 e γ -45) rappresentano soltanto dei marcatori genetici associati ai *loci Glu1*. In particolare, le componenti gluteniniche a basso peso molecolare denominate di tipo 2 (LMW-GS2) sono associate ad una elevata qualità, al contrario delle componenti di tipo 1 (LMW-GS1). Un peso rilevante sulla qualità del glutine hanno anche le HMW-GS. In particolare, le bande 1 e 2* conferiscono una qualità superiore, così come le bande 17+18 e 7+8 risultano correlate ad una migliore risposta tecnologica della semola rispetto ai materiali provvisti delle bande 7+9, 20, 7 o 6+8 (Pogna et al., 1990).

Nell'esperienza condotta da De Vita et al. (2007), infatti, sono le HMW-GS a giocare un ruolo determinante nella definizione della qualità finale della granella delle moderne varietà di frumento duro. L'effetto del genotipo appare particolarmente evidente sui parametri alleografici analizzati i cui risultati indicano la scarsa attitudine alla pastificazione dei genotipi più vecchi ("Timilia", "Russello S.G.7" e "Cap-

PELLI”) ed un progressivo miglioramento nel corso del secolo fino a raggiungere i valori migliori con l’introduzione delle varietà più moderne (“Duilio” e “Simeto”). Infatti, l’aumento nei valori medi di indice alveografico sono stati realizzati introducendo nel genoma delle nuove varietà l’allele *Glu-B1b* che codifica per la subunità proteica 7+8 responsabile della forza del glutine.

La figura 2 riporta la composizione gliadinica e gluteninica delle principali *cultivars* rilasciate in Italia nel XX secolo. Il profilo elettroforetico della componente gliadinica, codificata al locus *Gli-B1*, evidenzia in tutte le *cultivars* di frumento duro valutate, la presenza della banda γ -45 frequentemente associate alle subunità γ -23 e 35 con un’unica eccezione rappresentata dalla cultivar “Aziziah” che possiede la banda γ -42 associata alle gliadine γ -25, 33, 35 e 38. L’analisi, indica, inoltre che tutte le *cultivars* γ -45 possiedono la subunità gluteninica a basso peso molecolare LMW-2 con un’unica eccezione rappresentata dal genotipo “Russello S.G.7” in cui una rara ricombinazione intra-locus dimostra come le subunità gliadiniche γ -42 e 45 rappresentano solo dei marcatori genetici. Ai loci *Gli-A2* e *Gli-B2* non si osservano differenze tra le *cultivars* nella composizione elettroforetica per le subunità gliadiniche α ed ω .

La selezione di varietà con una superiore qualità tecnologica operata utilizzando, inizialmente, come marcatori genetici le subunità gliadiniche γ -45 e γ -42 e, successivamente, integrando nei programmi di miglioramento il test di sedimentazione in sodio dodecil solfato (Dexter and Matsuo, 1980) e l’indice di glutine (Cubadda et al., 1992) ha condotto, probabilmente indirettamente, ad aumentare la frequenza di particolari subunità proteiche HMW (7+8) nelle *cultivars* più recenti.

L’ultimo decennio del secolo scorso, infine, è stato caratterizzato anche dal crescente interesse dell’industria di trasformazione per il colore della pasta, un importante fattore estetico, ed ultimamente anche nutrizionale, a cui sono legate le scelte dei consumatori. Il colore della pasta è legato sia al contenuto in pigmenti della granella, sia all’attività della lipossigenasi che ne causa l’ossidazione durante la lavorazione dell’impasto e quindi lo sbiancamento (*bleaching*) della pasta (Borrelli et al., 1999). Risultati soddisfacenti nel miglioramento genetico per il co-

lore sono stati ottenuti negli USA, in Canada e, più recentemente, in Francia (Boggini, 1996). In Italia, invece, la selezione per questo carattere non ha ricevuto la giusta attenzione come dimostrato dai risultati di De Vita et al. (2007). Il contenuto in pigmenti carotenoidi, infatti, non presenta un *trend* definito nel tempo passando dalle vecchie alle moderne varietà con valori medi estremamente bassi (4.62 p.p.m.).

3. Conclusioni

L’aspetto più interessante dell’evoluzione varietale è indubbiamente costituito dalle modificazioni morfologiche che le piante hanno subito nel corso degli anni, insieme agli incrementi produttivi. Altezza, fogliosità, lunghezza del periodo vegetativo, ampio apparato radicale erano le caratteristiche che determinarono il successo delle piante nelle razze locali all’inizio dell’attività di miglioramento genetico in Italia; taglia bassa, ridotta superficie fogliare, limitato accostamento, ridotto ciclo colturale, invece, le caratteristiche che hanno determinato il successo nelle condizioni di intensa competizione intragenotipica nelle costituzioni degli ultimi decenni del secolo scorso.

Si sono affermati, in altre parole, quei materiali genetici in cui l’elevata produzione economica non è più legata alla capacità competitiva della pianta, ma al contrario alla capacità di interferire meno con quelle vicine. L’ideotipo di pianta perseguito dai costitutori nella seconda metà del secolo scorso è stato dunque quello codificato da Donald (1968). La riduzione nella crescita del culmo ha consentito alla spiga di godere di una maggiore quantità di assimilati, altrimenti utilizzati dalla vigorosa vegetazione della pianta. Anche se Austin et al. (1980) hanno indicato, per il frumento tenero, la possibilità di raggiungere un ulteriore incremento nei valori medi di *harvest index*, fino ad arrivare al 62%, l’andamento parabolico tra l’altezza e la resa delle piante ne suggerisce un limitato margine di miglioramento.

Nonostante i notevoli successi conseguiti dall’intenso lavoro di miglioramento genetico condotto in Italia, negli ambienti tradizionalmente interessati dalla coltivazione del frumento duro, l’imprevedibilità dell’andamento climatico, l’irregolare distribuzione delle precipita-

zioni nel corso dell'anno accompagnate da lunghi periodi siccitosi, rendono ancora oggi instabili ed altalenanti le produzioni cerealicole incidendo, nel contempo, anche sulle caratteristiche qualitative della produzione. Nell'immediato futuro sarà necessario l'avvio di nuovi programmi di miglioramento genetico in cui le procedure classiche di costituzione varietale sfruttino le nuove piattaforme tecnologiche messe a disposizione dalla biologia molecolare. In particolare, l'impiego di marcatori molecolari, numerosissimi e non soggetti ad influenze ambientali, consentiranno di affrontare con più sicurezza e precisione, rispetto ai marcatori morfologici, lo studio dell'organizzazione dei geni e della loro azione e di migliorare l'efficienza di programmi di ricombinazione e selezione genica, garantendone il risultato e riducendo i tempi di lavoro con l'obiettivo di qualificare l'attività produttiva di tipo sementiero.

Bibliografia

- Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. 2002. Plant breeding and water relations in C3 cereals: what to breed for? *Ann. Bot.*, 89:925-940.
- Austin R.B. 1999. Yield of wheat in the United Kingdom: Recent advances and prospects. *Crop Sci.*, 39:1604-1610.
- Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D., Evans L.T., Ford M.A., Morgan C.L., Taylor M. 1980. Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci.*, 94:675-689.
- Austin R.B., Ford M.A., Morgan C.L. 1989. Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. Agric. Sci.*, 112:295-301.
- Baldoni R. 1952. Prova quadriennale su varietà di frumento. *Ann. Sper. Agr.*, 7:1235-1236.
- Bell M.A., Fischer R.A., Byerlee D., Sayre K. 1995. Genetic and agronomic contributions to yield gains: A case study for wheat. *Field Crops Res.*, 44:55-65.
- Belton P.S. 1999. On the elasticity of wheat gluten. *J. Cereal Sci.*, 29:103-107.
- Bianchi A., Mariani B.M. 1993. La rete nazionale di prove di confronto tra varietà di frumento duro: un bilancio dopo venti anni. *L'Informatore Agrario*, 34: 5-7.
- Blanco A., Simeone R., Gadaleta A., 2006. Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 112:1195-1204.
- Blum A., Sinmena B., Golan G., Mayer J. 1987. The grain quality of landraces of wheat as compared with modern cultivars. *Plant Breed.*, 116:541-545.
- Boggini G., Tusa P., Pogna N.E. 1995. Bread making quality of durum genotypes with some novel glutenin compositions. *J. Cereal Sci.*, 22:105-113.
- Boggini G., Pogna N.E., Tusa P. 1996. Genetic and biochemical aspects of dough quality in wheat. *Adv. Food Sci.*, 18:145-151.
- Borghini B., Corbellini M., Cattaneo M. 1986. Modification of the sink/source relationships in bread wheat and its influence on grain yield and grain protein content. *J. Agron. Crop Sci.*, 157:245-254.
- Borghini B. 2000. The varietal evolution of common wheat in Italy in the last century. In: *Wheat from Rieti worldwide. Atti Convegno. Rieti.*
- Borlaug N. 1968. Wheat Breeding and Its Impact on World Food Supply. Public lecture at the 3th International Wheat Genetics Symposium Australian Academy of Science, 5-9 August, Canberra (AUS).
- Borojevic K., Borojevic K. 2005. The transfer and history of "reduced height genes" (Rht) in wheat from Japan to Europe. *J. Hered.*, 96:455-459.
- Bozzini A. 1970. Genetica e miglioramento genetico dei frumenti duri. *Genetica Agraria*, 7:145-194.
- Bozzini A., Corazza L., D'Egidio M.G., Di Fonzo N., La Fiandra D., Pogna N.E., Poma I. 1998. Durum Wheat (*Triticum turgidum* spp. *durum*). In: Scarascia Mugnozza G.T., Pagnotta M.A. (eds.): *Italian contribution to plant genetics and breeding. Viterbo (I).*
- Brancourt-Hulmel M., Doussinault G., Lecomte C., Bérard P., Le Buanec B., Trottet M. 2003. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci.*, 43:37-45.
- Canevara M.G., Romani M., Corbellini M., Perenzin M., Borghini B. 1994. Evolutionary trends in morphological, physiological, agronomical and qualitative traits of *Triticum aestivum* L. cultivars bread in Italy since 1990. *Eur. J. Agr.*, 3:175-185.
- Cattivelli L., Delogu G., Terzi V., Stanca A. M. 1994. Progress in barley breeding. In: Slafer G.A. (ed.): *Genetic improvement of field crops*, 95-181. Dekker M., New York.
- Cox T.S., Shroyer J.P., Liu B.H., Sears R.G., Martin T.J. 1988. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. *Crop Sci.*, 28:756-760.
- Cubadda R., Carcea M., Pasqui L. 1992. Suitability of the gluten index test for assessing gluten strength in durum wheat and semolina. *Cereal Foods World*, 37:866-869.
- Damidaux R., Autran J.C., Grignac P., Feillet P. 1978. Mise en évidence de relations applicable en sélection entre l'électrophorogramme des gliadines et les propriétés viscoélastiques du gluten de *Triticum durum* Desf. *C.R. Acad. Sc. Paris.*, 287:701-704.
- De Vita P., Li Destri Nicosia O., Nigro F., Platani C.,

- Riefolo C., Di Fonzo N., Cattivelli L. 2007. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. *Eur. J. Agr.*, 26:39-53.
- Dexter J.E., Matsuo R.R. 1977. The spaghetti making quality of developing durum wheats quality parameters. *Can. J. Plant Sci.*, 57:717-727.
- Dexter J.E., Matsuo R.R. 1980. Relationship between durum wheat protein properties and pasta dough rheology and spaghetti cooking quality. *J. Agric. Food Chem.*, 28:899-902.
- Donald C.M. 1968. The design of a wheat ideotype. *Proceed. 3rd Int. Wheat Gen. Symp. Camberra (AUS)*.
- Donald C.M., Hamblin J. 1976. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.*, 28:361-405.
- Du Cros D.L., Joppa L.R., Wrigley C.W. 1983. Two-dimensional analysis of gliadin proteins associated with quality durum wheat: chromosomal location of genes for their synthesis. *Theor. Appl. Genet.*, 66:297-302.
- Fischer R.A., Quail K.J. 1990. The effect of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats. *Euph.*, 46:51-56.
- Flintham J.E., Borner A., Worland A.J., Gale M.D. 1997. Optimizing wheat grain yield: Effects of *Rht* (gibberellin insensitive) dwarfing genes. *J. Agr. Sci.*, 128:11-25. Cambridge.
- Gale M.D. 1979. The effects of Norin 10 dwarfing genes on yield. In: *Indian Society of genetics & Plant Breeding: Proceedings of Fifth International wheat genetic Symposium*, 2:978-987. New Delhi (IND).
- González A., Martín I., Ayerbe L. 1999. Barley yield in water stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Res.*, 62:23-34.
- Guarda G., Padovan S., Delogu G. 2004. Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *Eur. J. Agr.*, 21:181-192.
- Hay R.K.M. 1995. Harvest index. A review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.*, 126:197-216.
- Hay R.K.M., Ellis R.P. 1998. The control of flowering in wheat and barley: what recent advances in molecular genetics can reveal. *Ann. Bot.*, 82:541-554.
- Jenner C. F., Uglade T. D., Aspinall D. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 18:211-226.
- Jiang G.M., Sun J.Z., Liu H.Q., Qu C.M., Wang K.J., Guo R.J., Bai K.Z., Gao L.M., Kuang T.Y. 2003. Changes in the rate of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years. *J. Plant Res.*, 116:347-354.
- Kibite S., Evans L.E. 1984. Causes of negative correlations between grain yield and grain protein concentration in common wheat. *Euph.*, 33:801-810.
- Kosmolak F.G., Dexter J.E., Matsuo R.R., Leisle D., Marchylo B.A. 1980. A relationship between durum wheat quality and gliadin electrophoerograms. *Can. J. Plant Sci.* 60:427-432.
- Lafiandra D., Kasarda D.D., Morris R., 1984. Chromosomal assignment of genes coding for the wheat gliadin protein components of the cultivars Cheyenne and Chinese Spring by two dimensional electrophoresis. *Theor. Appl. Genet.*, 68:531-539.
- Lebsock K.L. 1963. Trasfer of Norin 10 genes for dwarfness to durum wheat. *Crop Sci.*, 3:450-451.
- Ledent J.F., Stoy V. 1988. Yield of winter wheat, a comparison of genotype from 1910 to 1976. *Cereal Res. Commun.*, 16:151-156.
- Leisle D.F., Kosmolak G., Kovaks M. 1981. Association of glume color with gluten strength and gliadin bands in durum wheat. *Can. J. Plant Sci.*, 61:149-151.
- Lorenzetti R. 2000. *The Wheat Science. The Green Revolution of Nazareno Strampelli*. *J. Genet. Breed. (pubblicazione speciale)*, p. 40. Roma.
- McCaig T.N., Clarke J.M. 1995. Breeding durum wheat in western Canada – Historical trends in yield and related variables. *Can. J. Plant Sci.*, 75:55-60.
- Miralles D.J., Slafer G.A. 1995. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulation. *Field Crops Res.*, 43:55-66.
- Motzo R., Fois S., Giunta F. 2004. Relationship between grain yield and quality of durum wheats from different eras of breeding. *Euph.*, 140:147-154.
- Novoselovic D., Drezner G., Lalic A. 2000. Contribution of wheat breeding to increased yields in Croatia from 1954 to 1985. *Cereal Res. Comm.*, 28:95-99.
- Ortiz R., Madsen S., Andersen S.B. 1998. Diversity in Nordic spring wheat cultivars (1901-1993). *Acta Agri. Scand. Sect. B. Soil Plant Sci.*, 48:229-238.
- Ortiz-Monasterio J.I., Pena R.J., Sayre K.D., Rajaram S. 1997. CIMMYT's genetic progress in wheat grain quality under four nitrogen rates. *Crop Sci.*, 37:892-897.
- Passioura J.B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regul.*, 20:79-83.
- Passioura J.B. 2002. Environmental biology and crop improvement. *Funct. Plant Biol.*, 29:537-546.
- Payne P.I., Holt L.M., Law C.N. 1981. Structural and genetic studies of the high molecular weight subunits amongst varieties of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 60:229-241.
- Payne P.I., Jackson E.A., Holt L.M. 1984. The association between gamma-gliadin 45 and gluten strength in durum wheat varieties: a direct casual effect or the result of genetic linkage. *J. Cereal Sci.*, 2:73-81.
- Pecetti L., Annicchiarico P. 1998. Agronomic value and plant type of Italian durum wheat cultivars from different eras of breeding. *Euph.*, 99:9-15.
- Peltonen-Sainio P., Peltonen J. 1994. Progress since the 1930s in breeding for yield, its components, and qua-

- lity traits of spring wheat in Finland. *Plant Breed.*, 113:177-187.
- Perry M.W., D'Antuono M.F. 1989. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust. J. Agric. Res.*, 40:457-472.
- Pogna N.E., Autran J.C., Mellini F., Lafiandra D., Feillet P. 1990. Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: Genetics and relationship to gluten strength. *J. Cereal Sci.*, 11:15-34.
- Porceddu E. 1987. Evoluzione varietale e problemi attuali del miglioramento genetico dei cereali vernini. *Rivista di Agronomia*, 21:33-54.
- Ramdani A. 2004. Impact of Spanish and Italian breeding activities on durum wheat yield and associated morphological-physiological and quality traits. Throughout the 20th Century, Ph.D. Thesis, University of Lleida.
- Ramdani A., Martos-Nuñez V., Villegas D., Garcia del Moral L.F., Rharrabti Y., Royo C. 2003. Changes on some agronomic and physiological traits of durum wheat cultivars release in Italy and Spain throughout the 20th Century. In: Pogna N.E., Romanò M., Pogna E.A., Galterio G. (eds): *Proceedings of the 10th International Wheat Genetics Symposium*, 1:163-166.
- Richards R.A. 1991. Crop improvement for temperate Australia: future opportunities. *Field Crops Res.*, 26:141-169.
- Richards R.A. 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments: agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.*, 43:517-527.
- Sayre K.D., Rajaram S., Fischer R. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crop Sci.*, 37:36-42.
- Sharma R.C. 1995. Tiller mortality and its relationship to grain yield in spring wheat. *Field Crops Res.*, 41:55-60.
- Shewry P.R., Popineau Y., Lafiandra D., Belton P., 2001. Wheat glutenin subunits and dough elasticity: findings of the EUROWHEAT project. *Trends in Food Science and Technology*, 11:433-441.
- Siddique K.H.M., Belford R.K., Perry M.W., Tennant D. 1989. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Austr. J. Agr. Res.*, 40:473-487.
- Sinclair T. 1998. Histological changes in harvest index and Crop Nitrogen accumulation. *Crop Sci.*, 38:638-643.
- Slafer G.A., Andrade F.H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different areas. *Field Crops Res.*, 31:351-367.
- Slafer G.A., Whitechurch, E.M. 2001. Manipulating wheat development to improve adaptation and to search for alternative opportunities to increase yield potential. In: Reynolds M.P., Ortiz-Monasterio I., McNab A. (eds.): *Application of physiology in wheat*, 160-170. CIMMYT, Mexico DF.
- Slafer G.A., Araus J.L., Royo C., Luis F., García del Moral L.F. 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of winter cereal yields in Mediterranean environments. *Ann. Appl. Biol.*, 146: 61-70.
- Snape J.W. 1996. The contribution of new biotechnologies to wheat breeding. In: Reynolds M.P., Rajaram S., McNab A. (eds.): *Increasing yieldp in wheat. Breaking the barriers*, 167-180. México.
- Tollenaar M., McCullough D.E., Dwyer L.M. 1994. Physiological basis of the genetic improvement of corn. In: Slafer G.A. (ed.): *Genetic improvement of field crops*, 183-236. M. Dekker, New York.
- Villegas D., Aparicio N., Nachit M.M., Araus J.L., Royo C.A. 2000. Photosynthetic and developmental traits associated with genotypic differences in durum wheat yield across the Mediterranean basin. *Aust. J. Agr. Res.*, 51:891-901.
- Waddington S.R., Ransom J.K., Osmanzai M., Saunders, D.A. 1986. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. *Crop Sci.*, 26:698-703.
- Woychik J.H., Boundy J.A., Dimler R.J. 1961. Starch gel electrophoresis of wheat gluten proteins with concentrated urea. *Arch. Biochem. Biophys.*, 94:477-482.

