

CAPÍTULO 1

Trigo: origen, sistemática, importancia

Silvina Inés Golik

Importancia

El trigo junto con el maíz y el arroz se cuenta entre los 'tres grandes' cultivos de cereales, con más de 700 millones de toneladas que se cosechan anualmente (FAO). Sin embargo, el trigo no tiene rival en su amplitud geográfica de cultivo, desde los 67° de latitud norte en Escandinavia y Rusia hasta los 45° de latitud sur en Argentina, incluyendo regiones elevadas en los trópicos y subtropicales (Feldman, 1995).

El trigo es ampliamente consumido por los seres humanos, en los países de producción primaria y en otros países donde no se puede cultivar. Por ejemplo, el trigo importado se utiliza para satisfacer las demandas de los consumidores de pan y otros productos alimenticios en los trópicos húmedos, particularmente aquellos con una tradición culinaria que se remonta a la ocupación colonial. A nivel mundial, no hay duda de que varios miles de millones de personas dependen del trigo para una parte sustancial de su alimentación.

Debido al alto contenido de almidón que posee el grano de trigo, aproximadamente del 60 al 70% en la harina integral y del 65 al 75% en la harina blanca, se considera una gran fuente de energía y a pesar de que su contenido de proteína es relativamente bajo (generalmente 8-15%), el trigo proporciona tanta proteína para la nutrición humana y ganadera como la cosecha total de soja (Shewry, 2000). Por lo tanto, no debe subestimarse la importancia nutricional del trigo, especialmente en los países subdesarrollados donde el pan, los fideos y otros productos (como el burgol y el cuscús) pueden constituir una proporción sustancial de la dieta.

Es reconocido el significado del pan en la tradición judeocristiana, incluido el uso de matzá (pan duro y plano) en la Pascua judía y del pan para representar a la 'hostia' en la Eucaristía cristiana (Santa Comunión). Este último puede ser una oblea delgada sin levadura, similar al matzo judío, en la Iglesia Católica Romana y algunas Iglesias protestantes, o leudada en otras Iglesias protestantes y la Iglesia Ortodoxa Oriental. También el pan se considera sagrado en la vida cotidiana en las comunidades mayoritariamente musulmanas de Asia Central, como Uzbekistán y Kirguistán. En esta cultura, los panes redondos con levadura (nan) se sellan antes de hornear y deben tratarse con respeto, lo que incluye mantenerlos en posición vertical y nunca dejarlos en el suelo o tirarlos en público. Es prácticamente seguro que estas costumbres se originan en religiones indígenas anteriores en el Medio Oriente, en las que el trigo desempeñaba un papel similar y, a veces, se equiparaba con el sol y su dios.

A pesar de su origen relativamente reciente, el trigo harinero o trigo pan muestra suficiente diversidad genética para permitir el desarrollo de más de 25000 tipos (Feldman, 1995) que se adaptan a una amplia gama de ambientes templados. Siempre que se disponga de suficiente agua y nutrientes minerales y se garantice un control eficaz de plagas y patógenos, los rendimientos pueden llegar a superar las 10 t ha⁻¹. Sin embargo, las deficiencias de agua y nutrientes y los efectos de plagas y patógenos hacen que el rendimiento promedio mundial sea bajo, de aproximadamente 2,8 t ha⁻¹. El trigo también se cosecha fácilmente utilizando cosechadoras mecánicas y se puede almacenar de manera efectiva indefinidamente antes de su consumo, siempre que el contenido de agua sea inferior al 15% del peso seco y se controlen las plagas (Shewry, 2009). No hay duda de que la adaptabilidad y los altos rendimientos del trigo han contribuido a su éxito, pero estos por sí solos no son suficientes para explicar su dominio actual sobre gran parte del mundo templado.

La característica clave que le ha dado una ventaja sobre otros cultivos de clima templado son las propiedades únicas de las masas formadas a partir de harinas de trigo, que le permiten transformarse en una gama de panes y otros productos horneados (incluidos pasteles y galletas), pastas y fideos, y otros alimentos procesados. Estas propiedades dependen de las estructuras e interacciones de las proteínas de almacenamiento de los granos, que juntas forman el gluten (Shewry, 2009). El gluten fue una de las primeras fracciones de proteínas descritas por los químicos, siendo descrita por primera vez por Beccari en el año 1728 (Bailey, 1941). Se prepara tradicionalmente lavando suavemente la masa de trigo en agua o solución salina diluida, dejando una masa cohesiva que comprende aproximadamente un 80% de proteína, siendo el resto principalmente gránulos de almidón que quedan atrapados en la matriz de proteína. La capacidad de preparar las proteínas del gluten en un estado esencialmente puro mediante un procedimiento tan simple depende de sus propiedades inusuales. En primer lugar, son insolubles en agua o en soluciones salinas diluidas, pero son solubles en mezclas de alcohol/agua (Osborne, 1924). En segundo lugar, las proteínas individuales del gluten están asociadas por fuertes fuerzas covalentes y no covalentes que permiten aislar la fracción completa como una masa cohesiva.

Actualmente, alrededor del 95% del trigo cultivado en todo el mundo es trigo harinero hexaploide, y la mayor parte del 5% restante es trigo duro tetraploide. Este último está más adaptado al clima mediterráneo seco que el trigo harinero y se lo llama vulgarmente trigo para pasta o trigo fideo para reflejar su principal uso. Sin embargo, también se puede usar para hornear pan y se usa para hacer alimentos regionales como el cuscús y el burgol en el norte de África. Todavía se cultivan pequeñas cantidades de otras especies de trigo: einkorn (diploides), emmer (tetraploides), espelta (hexaploide: esencialmente *T aestivum* ssp *spelta*) en algunas regiones, como España, Turquía, los Balcanes y el subcontinente indio. En Italia, estos trigos que deben ser descascarados porque en la trilla salen cubiertos por sus glumas y glumelas se denominan juntos faro (Szabó & Hammer, 1996).

El reciente interés en el espelta y otros trigos antiguos (incluido el kamut, un trigo tetraploide de taxonomía incierta, relacionado con el trigo duro) como alternativas saludables al trigo harinero (Abdel-Aal *et al.*, 1998) también puede conducir a un incremento de nichos de mercado en el futuro.

Sistemática

En el primer cuarto del siglo 20 se concretaron una serie de trabajos que ampliaron significativamente el conocimiento. Schulz (1913) ordenó los trigos en tres series naturales (Pequeño Spelta, Emmer y Gran Spelta), que luego fueron confirmadas por otros autores, fundamentalmente de la escuela japonesa, quienes, trabajando sobre extremos de raicillas, determinaron el número cromosómico de las especies. En 1921, Percival presentó su completísimo, y aún hoy vigente, trabajo sobre la morfología, la nomenclatura y descripción de trigos de casi todas las regiones.

El trigo pertenece a la familia Poaceae (generalmente conocida como Gramíneas), subfamilia Pooideae, tribu Triticeae. Para la mejor comprensión de sus relaciones taxonómicas, la tribu se divide en las subtribus Triticinae y Hordeinae y está formada por distintos grupos naturales caracterizados por una espiga compuesta comprimida lateralmente, con inflorescencia elemental en espiguilla definida por dos glumas, gránulos individuales de almidón y cromosomas largos, en múltiplos de 7.

En la tribu existen géneros que se pueden reunir dentro de grandes grupos con algún genoma en común y es así como los géneros *Triticum* y *Aegilops* se pueden combinar. Las especies de ambos forman series poliploides (diploides, tetraploides, hexaploides).

Origen filogenético

El primer cultivo de trigo se produjo hace unos 10000 años, como parte de la Revolución Neolítica, que vio una transición de la caza y la recolección de alimentos a la agricultura sedentaria. Estas formas cultivadas más tempranas fueron trigos diploides (genoma AA) (einkorn) y tetraploides (genoma AABB) (emmer) y sus relaciones genéticas indican que se originaron en la parte sureste de Turquía (Heun *et al.*, 1997, Nesbitt, 1998, Dubcovsky & Dvorak, 2007). El cultivo se extendió al Cercano Oriente hace unos 9000 años cuando hizo su primera aparición el trigo harinero hexaploide (Feldman, 2001).

Las primeras formas cultivadas de trigo fueron esencialmente variedades locales seleccionadas por agricultores de poblaciones silvestres, presumiblemente debido a su rendimiento superior y otras características. Una forma temprana y claramente no científica de fitomejoramiento, sin embargo, la domesticación también se asoció con la selección de rasgos genéticos que los separaban de sus parientes silvestres.

Otros dos rasgos lo suficientemente importantes fueron: la pérdida de rotura de la espiga a la madurez, lo que resultaba en la pérdida de semillas en la cosecha. Este es claramente un rasgo importante para asegurar la dispersión de semillas en poblaciones naturales (Nalam *et al.*, 2006). El segundo rasgo importante fue el cambio de formas que deben ser descascaradas, en las que las glumas se adhieren firmemente al grano, a formas desnudas a la trilla. Las formas cultivadas de trigo diploide, tetraploide y hexaploide tienen un raquis duro. De manera similar, las primeras formas domesticadas de einkorn, emmer y espelta son todas cubiertas o

vestidas por sus glumas y glumelas, mientras que las formas modernas de trigo tetraploides y hexaploides son de trilla libre.

La producción de trigo cultivado, especialmente de trigo pan, ha ido en aumento en forma permanente y constante durante las últimas décadas y ello se ha debido exclusivamente al aumento de rendimiento. Este incremento se verifica a fines de los '60 y principio de los '70 y es coincidente con el cambio de germoplasma que llevó a la difusión de variedades con mayor potencial de rinde, junto con técnicas de cultivo tendientes a lograr esos rendimientos.

Se prevé que el aumento en la producción continuará y que la herramienta genética seguirá siendo importante para el desarrollo de nuevos cultivares con mayores rendimientos o mejor adaptados para el cultivo en áreas marginales o no tradicionales. En este sentido, existen limitantes, ya que el material genético de los trigos cultivados ha sido utilizado dentro de los métodos convencionales de mejoramiento hasta casi su límite. Ello ha traído aparejada una reducción en la variación genética de los trigos cultivados, que no solo dificulta la obtención de cultivares de mayor rendimiento, sino que también acrecienta la vulnerabilidad de la producción frente a factores adversos.

En la actualidad, se intenta aumentar la variabilidad genética por varias vías, tales como la modificación de los métodos convencionales de mejoramiento, la utilización de mutaciones, la incorporación de genes extraespecíficos y el aprovechamiento de los amplios recursos genéticos que se encuentran en las especies silvestres de trigo y géneros afines.

La magnitud de la reserva de genes útiles en las especies silvestres se pone en evidencia al evaluar su adaptación a ambientes muy diferentes y el espectro de resistencia presentes en ellas. Dentro de la evaluación del material silvestre es muy importante conocer las probables interacciones génicas, ya que cuando se extraen genes del genoma silvestre y se introducen en el del cultivado, los efectos son muy difíciles de predecir.

Cuando las especies silvestres relacionadas tienen uno o más genomas homólogos con trigo, los genes allí situados se aparean sin mucha dificultad. No obstante, como la mayoría de las formas cultivadas tienen genomas lo suficientemente diferentes, existe necesidad de aplicar técnicas especiales para conseguir los resultados esperados. Para ello, es imprescindible el conocimiento de la evolución, el origen filogenético y las relaciones taxonómicas y citogenéticas entre las especies silvestres y de éstas con las cultivadas.

Dentro de las especies o géneros relacionados con trigo se destacan los géneros que integran la subtribu de las Triticinae, con los que se han obtenido híbridos interespecíficos, intergenéricos, anfidiplóides y líneas de adición o sustitución interespecíficas. Las diferentes especies diploides de la subtribu Triticinae derivan de un antepasado común. En virtud de ello, sus cromosomas conservan cierto grado de similitud (homólogos) y en ausencia de los homólogos, se pueden aparear sin inconvenientes. Este apareamiento inducido suele constituir un método elegido para la transferencia de genes desde cromosomas extras hasta los del trigo. Este es el mecanismo que ha ido produciendo la evolución de los trigos. Así, la especie tetraploide es el producto de la hibridación de dos especies diploides (AA x BB) y su duplicación. Un proceso similar ha generado los hexaploides, con el producto del cruzamiento de 4X por 2X y su posterior duplicación.

Mientras que el einkorn y el emmer se desarrollaron claramente a partir de la domesticación de poblaciones naturales como ya dijimos, el trigo harinero solo ha existido en el cultivo, habiendo surgido por hibridación de emmer cultivado con la hierba silvestre llamada *Aegilops tauschii* o *Aegilops squarosa*. Esta hibridación probablemente se produjo varias veces de forma independiente y los agricultores seleccionaron el nuevo hexaploide (genoma AABBDD) por sus propiedades superiores. Los cambios genéticos durante la domesticación significan que los trigos modernos no pueden sobrevivir en estado silvestre compitiendo con especies mejor adaptadas. Esto fue probado por John Bennet Lawes en la década de 1880 cuando decidió dejar parte de su trigo sin cosechar y supervisó el crecimiento en años sucesivos. Después de una buena cosecha en 1883, las malas hierbas dominaron y en 1885 se recolectaron y fotografiaron las pocas plantas de trigo que quedaban (que eran delgadas y con espigas pequeñas) (Dyke, 1993).

Los genomas AA de trigos tetraploides y hexaploide están claramente relacionados con los genomas AA de einkorn silvestres y cultivadas, mientras que el genoma DD de trigo hexaploide se deriva claramente de la de *Aegilops tauschii*. A su vez, el genoma BB de los trigos tetraploides y hexaploides probablemente deriva del genoma SS presente en la sección Sitopsis de *Aegilops* (Ae.), con *Ae. speltoides* como la especie existente más cercana. El genoma SS de *Ae. speltoides* es cercano al también genoma G de *T. timopheevi*, una especie tetraploide con los genomas AA y GG (Feldman, 2001).

Los trigos cultivados y sus parientes cercanos silvestres pertenecen al género *Triticum* L., miembro de la tribu Triticeae (Clayton & Renvoize 1986). El género *Triticum* tiene un número relativamente pequeño de especies (seis especies): *Triticum monococcum* L. (genoma AA), *Triticum urartu* Tumanian ex Gandilyan (genoma AA), *Triticum turgidum* L. (genoma AABB), *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (genoma AAGG), *Triticum aestivum* L. (genoma AABBDD), y *Triticum zhukovskiyi* Menabde y Ericz. (genoma AAAAGG). De estas especies, *T. urartu* sólo existe en su forma silvestre, mientras que *T. aestivum* y *T. zhukovskiyi* sólo existen como formas cultivadas. Las otras especies, *T. monococcum*, *T. turgidum* y *T. timopheevii*, tienen tanto una forma salvaje como una forma domesticada (Fig. 1.1). Todas las especies de *Triticum* son nativas de la "Creciente Fértil" de Oriente Próximo, que abarca el Mediterráneo oriental, el sureste de Turquía, el norte de Irak y en el oeste de Irán, y sus regiones vecinas de la Transcaucasia, y el norte de Irán.

La alopoliploidización vía hibridación con especies del género *Aegilops* fue la fuerza principal que condujo a la diversificación en la evolución de las especies de *Triticum* (Tsunewaki, 2009). Las especies diploides con genoma AA, *T. urartu* y *T. monococcum*, divergieron hace menos de un millón de años (Huang *et al.*, 2002). La evidencia sobre la base de los estudios morfológicos, citológicos y genéticos sugiere que, después de la divergencia de *T. urartu* y *T. monococcum*, se han desarrollado espontáneamente las especies tetraploides con genoma AABB y con genoma AAGG, hace menos de 0,5 millones de años, a través de la hibridación entre *T. urartu* y una de las especies del género silvestre *Aegilops*, muy probablemente *Aegilops speltoides* Tausch (genoma SS).

En este proceso, se cree que al menos dos eventos de hibridación independientes se han producido: uno asociado con el origen de *T. turgidum* (genoma AABB), y el otro con el origen de *T. timopheevii* (genoma AAGG), dando sus formas silvestres: *T. turgidum* ssp. *dicocoides* y

T. araraticum respectivamente, que luego fueron domesticadas (Sarkar & Stebbins, 1956, Shands & Kimber, 1973, Chapman *et al.*, 1976, Dvorak *et al.* 1988, 1993, Ogihara & Tsunewaki, 1988, Noda & Ge, 1989, Dvorak & Zhang, 1990, Miyashita *et al.*, 1994, Huang *et al.*, 2002).

Los orígenes independientes para las especies tetraploides con genoma AABB y AAGG proporcionan el marco para la evolución de *Triticum*. Hay dos linajes poliploides en el género: el linaje de *T. turgidum* (que consiste en *T. turgidum* y *T. aestivum*) y el linaje de *T. timopheevii* (que consiste en *T. timopheevii* y *T. zhukovskyi*). De éstos, el linaje *T. timopheevii* tiene una distribución limitada y sus variedades son endémicas de la Transcaucasia. La evolución del linaje *T. turgidum* como cultivo se inició cuando el emmer silvestre de trigo (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*) fue sometido al proceso de domesticación. El trigo emmer doméstico (*T. turgidum* ssp. *dicoccum*) fue el producto de este proceso. La evidencia arqueológica indica que el trigo emmer fue domesticado en la región del Creciente Fértil hace ~ 10.000 años. Las otras especies cultivadas han derivado de formas iniciales sobre las cuales se ha aplicado la selección corriente para obtener grano desnudo y raquis tenaz. En 1986, se demostró que los tetraploides poseen el gen “Q”, asociado al genotipo de grano desnudo, raquis tenaz y espiga cuadrada, lo que indicaría que el origen de estos caracteres deriva del nivel tetraploide. La expresión recesiva “q” condiciona formas vestidas o cubiertas y de raquis frágil. (Jantasuriyarat *et al.*, 2004; Simons *et al.*, 2006; Dubcovsky & Dvorak, 2007).

Entre los trigos tetraploides encontramos las **siguientes subespecies**:

T. turgidum ssp. *durum* (2n= 28, AABB), vulgarmente llamado trigo fideos, tiene raquis tenaz, glumas relativamente flojas, dos a cuatro granos por espiguilla que se desnudan en la trilla y su espiga no está comprimida lateralmente. La mayoría de sus formas son de hábito primaveral y espigas aristadas. Los granos son blancos, ambarinos, rojos o púrpuras, aunque este color es muy raro. Son largos, duros y translucidos, siendo la especie que presenta la mayor dureza de grano. La quilla de la gluma externa es muy marcada desde la base y los tallos son típicamente altos. Es la especie que sigue en importancia al trigo pan y se cultiva en casi todos los países que bordean al Mediterráneo y con diferente intensidad, en casi todos los países productores de trigo pan. Sus sémolas son las de mayor calidad para la elaboración de pastas.

T. turgidum ssp. *turgidum* (2n= 28, AABB), llamado trigo inglés, es la especie de mayor altura del género y se asemeja en general a *T. turgidum* ssp. *durum*. Tiene una variedad, *T. turgidum* var. *mirabilis*, que se caracteriza por tener espigas ramificadas.

T. turgidum ssp. *polonicum* (2n= 28, AABB), llamado trigo de Polonia tiene una espiga generalmente aristada, larga y laxa, con glumas de textura papirácea, usualmente más largas que las glumelas. Se cultiva limitadamente en Rusia y Etiopía.

T. turgidum ssp. *carthlicum* = *T. turgidum* ssp. *persicum* (2n= 28, AABB), llamado trigo de Persia es en apariencia similar a los trigos hexaploides. La espiga es laxa, con raquis fino, tenaz y flexible. Se adapta a regiones de alta montaña, con aptitud para desarrollar con bajas temperaturas y es resistente a oídio y royas. Se cultiva en algunas áreas de Turquía y Transcaucasia.

T. timopheevii (2n = 28, AAGG), llamado trigo de Georgia, donde se lo cultiva en las zonas montañosas. Tiene esterilidad citoplasmática que es utilizada para la obtención comercial de trigo híbrido. Presenta considerable resistencia a roya, carbón y oídio.

La génesis de las especies tetraploides con genoma AABB y AAGG sentó las bases para una mayor diversificación a través de la especiación aloploiploide algunos cientos de miles de años más tarde. Durante el desarrollo de la agricultura en el Creciente Fértil hace alrededor de 10.000 años, *T. turgidum* y *T. timopheevii* fueron domesticados y entonces aparecieron sus formas cultivadas (Feldman, 2001, Salamini *et al.*, 2002). El diploide silvestre *T. monococcum* ssp. *boeoticum* también fue domesticado en la misma zona, llamándose *T. monococcum* ssp. *monococcum*. Después de este período, los trigos hexaploides surgieron a través de la hibridación natural entre los cultivares tetraploides de *Triticum* y diploides de *Aegilops*. Se cree que *T. aestivum* (genoma AABBDD) ha surgido a través de la hibridación de *T. turgidum* con la especie silvestre *Aegilops tauschii* Coss. (= *Aegilops squarrosa*) (genoma DD) (Kihara 1944, McFadden & Sears 1944). *T. zhukovskyi* (genoma AAAAGG) se originó a través de la hibridación de *T. timopheevii* con el einkorn cultivado: *T. monococcum* ssp. *monococcum* (=pequeño spelta o escaña menor o escanda menor) en Transcaucasia. Hasta la fecha no se conocen formas silvestres, ya sea para *T. aestivum* y *T. zhukovskyi* (Kihara, 1966; Dorofeev, 1966; Dvorak *et al.* 1993; Matsuoka, 2011).

Para las especies hexaploides las diferencias principales que se detectan son debidas a un único par de genes, con la posible excepción de *T. aestivum* ssp. *vavilovii* que puede diferir en dos pares. En el cromosoma 2 D se localiza el carácter “C” (espiga compacta) versus “c” (espiga laxa) y en el 3 D, “S” (grano aguzado) versus “s” (grano esférico, grueso). Como en *Aegilops squarrosa* no se han encontrado “C” ni “s”, no han podido ser *T. aestivum* ssp. *compactum*, *T. aestivum* ssp. *sphaerococcum* ni *T. aestivum* ssp. *aestivum* los primeros hexaploides. Entre ellas encontramos las siguientes especies:

T. aestivum ssp. *aestivum* (2n= 42, AABBDD), el trigo común o de pan, es significativamente la especie más desarrollada y cultivada. Existen más de 20.000 cultivares, adaptados a diferentes condiciones. Hay formas aristadas y místicas; generalmente la espiga es larga, semidensa y las glumas son aquilladas solamente en la mitad superior, con la base redondeada. El raquis y los granos, rojos, ambarinos y blancos, se desnudan a la trilla. Presenta un gran rango de texturas, que van desde los duros y vítreos hasta los blandos y harinosos, lo que lo hace apto para otros usos además de la panificación, tales como la repostería y galletitería.

T. aestivum ssp. *compactum* (2n= 42, AABBDD), trigo compacto o “club”, es muy similar a *T. aestivum* ssp. *aestivum*. Tiene una espiga muy corta, compacta y lateralmente comprimida. El raquis es tenaz; las espiguillas anchas y cortas se presentan como imbricadas dado lo extremadamente corto de sus artejos. Sus granos son típicamente blandos y harinosos, aunque hay formas vítreas. Produce una harina de pobre a mediocre calidad panadera, pero muchas de sus variedades son excelentes para galletitas, tortas, etc. Se cultiva principalmente en el oeste de EEUU sobre la costa del Pacífico donde se adapta muy bien a los climas fríos y secos.

T. aestivum ssp. *sphaerococcum* (2n= 42, AABBDD), llamado trigo indio, posee cañas, hojas, espigas, artejos, glumas y granos cortos. Estos son pequeños y globosos, de textura blanda. Se lo cultiva en reducidas extensiones de India y Pakistán.

Se considera que *T. aestivum* ssp. *aestivum*, *T. aestivum* ssp. *sphaerococcum* y *T. aestivum* ssp. *compactum* son genéticamente más evolucionadas que *T. aestivum* ssp. *vavilovii*, *T. aestivum* ssp. *spelta* y *T. aestivum* ssp. *macha*.

El carácter polimórfico de *T. aestivum* ssp. *macha*. (2n= 42, AABBDD), su amplia distribución en tiempos prehistóricos (hoy está muy limitado) y la presencia de “CC”, lo sugieren como el hexaploide más primitivo, tiene bastante similitud con algunos tetraploides, con espigas densas, raquis desarticulable y granos vestidos a la trilla. Se lo cultiva en el oeste de Georgia.

T. aestivum ssp. *vavilovii* (2n= 42, AABBDD), tiene una espiga grande y gruesa, con artejos largos y frágiles y granos vestidos. Se lo encuentra en Turquía y Armenia.

T. aestivum ssp. *spelta*, llamado espelta o escaña mayor o escanda mayor (2n= 42, AABBDD), tiene espiga larga, estrecha y muy laxa, con artejos largos que se quiebran inmediatamente por debajo de la espiguilla. Las espiguillas usualmente tienen dos granos (a veces tres) que permanecen vestidos a la trilla. Esta especie es muy resistente al frío. Se ha cultivado zonas montañosas de España, Alemania e Italia y se lo encuentra en Irán.

Las siguientes denominaciones son un esquema práctico que tiende a simplificar el problema y, aún con licencias taxonómicas y de nomenclatura, dan a los trigos nombres específicos, extensamente aplicados y aceptados:

		Genomio
Diploides	<i>T. urartu</i> Tum	AA
	<i>T. monococcum</i> ssp. <i>boeoticum</i> L.	AA
	<i>T. monococcum</i> ssp. <i>monococcum</i> L.	AA
Tetraploides	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccoides</i> (Korn) Schweinf.	AABB
	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i> (Schränk.) Schulb.	AABB
	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>carthlicum</i> Nevski	AABB
	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>turgidum</i> L.	AABB
	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>polonicum</i> L.	AABB
	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> Desf.	AABB
	<i>T. araraticum</i>	AAGG
	<i>T. timopheevii</i> Zhuk	AAGG
Hexaploides	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>spelta</i> L.	AABBDD
	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>vavilovii</i> (Tum) Jakubz.	AABBDD
	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>macha</i> Dek. & Men.	AABBDD
	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i> Pere.	AABBDD
	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>compactum</i> Host.	AABBDD
	<i>T. aestivum</i> ssp. <i>aestivum</i> L.	AABBDD
	<i>T. zhukovsky</i> Men. & Er.	AAAAGG

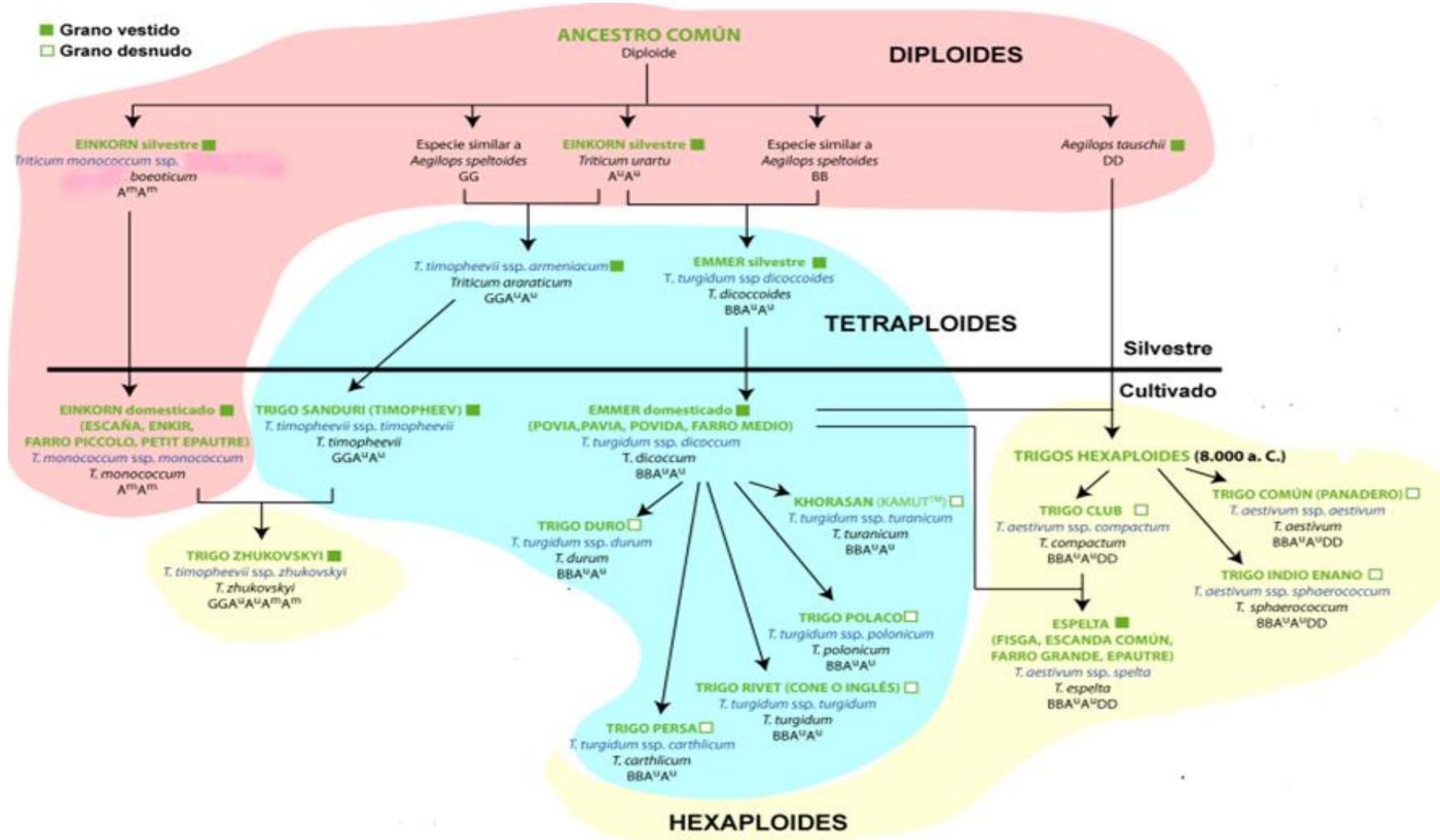


Fig.1.1. Evolución del trigo. Imagen creative commons.

Fuente: <https://paniquesillo.wordpress.com/2014/04/22/trigos-nuevos-trigos-salvajes-i-origen/>

Origen geográfico, historia y difusión del trigo cultivado

Las más tempranas evidencias de la agricultura neolítica se ubican en la región denominada de la “Creciente o Media Luna Fértil”, situada en la mesopotamia del Tigris y Éufrates y las montañas adyacentes. Allí se establecieron las primeras granjas, con la domesticación de cabras y ovejas y el cultivo de trigo, centeno y cebada, entre 7000 y 10000 años aC.

Los restos arqueológicos hallados en el norte de Siria indican la presencia de granos y espiguillas de las especies silvestres *T. monococcum* ssp. *boeoticum*, *T. araraticum* y *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* y de las especies cultivadas de ellas derivadas.

Se estima que 7000 años aC *T. monococcum* y, principalmente, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* estaban totalmente difundidos en las áreas agrícolas de Cercano Oriente y de allí, entre 6000 y 4000 años aC, se extendieron a Egipto, Etiopía, India y Europa Central. *T. turgidum* ssp. *dicoccum* mantiene su predominio hasta el 1000 aC, cuando es reemplazado por *T. turgidum* ssp. *durum*.

Otros tetraploides de grano desnudo pudieron ser posteriores en su origen y a ellos siguieron formas de *T. aestivum*. La primera forma difundida de hexaploide cultivado fue *T. aestivum* ssp. *compactum*, 7000 años aC en Siria. Se identifican formas hexaploides existentes entre 6000 y 5000 años aC en Irak, Irán y Anatolia Central (actualmente Turquía).

El trigo tuvo dos rutas de ingreso a Europa. En un caso se difundió, entre 4000 y 3500 años aC, siguiendo las cuencas del Danubio y del Rin, atravesando Hungría, Checoslovaquia, Polonia y Alemania. La otra vía fue a costa del Mediterráneo, por donde llegó a España y las islas británicas. Existen evidencias del cultivo de *T. aestivum* ssp. *spelta* en Italia entre el 2900 y 2700 aC.

La ruta principal hacia Europa fue a través de Anatolia a Grecia (8000 aC.) y luego hacia el norte a través de los Balcanes hasta el Danubio (7000 aC.) y a través de Italia, Francia y España (7000 aC.), llegando finalmente al Reino Unido y Escandinavia en aproximadamente 5000 años aC. De manera similar, el trigo se extendió a través de Irán hacia Asia central, llegando a China alrededor de 3000 aC. y a África, inicialmente a través de Egipto. Fue introducido por los españoles en México en 1529 y en Australia en 1788 (Feldman, 2001)

Referencias

- Abdel-Aal, E.S.M., Sosulski, F.W. & Hucl, P. (1998). Origins, characteristics and potentials of ancient wheats. *Cereal Foods World*, 43, 708–715.
- Bailey, C.H. (1941). A translation of Beccari’s lecture ‘Concerning Grain’ (1728). *Cereal Chemistry*, 18, 555–561.
- Chapman, V., Miller, T.E. & Riley, R. (1976). Equivalence of the A genome of bread wheat and that of *Triticum Urartu*. *Genetics Research*, 27, 69–76.

- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. (1986) In *Genera Graminum Grasses of the World* (146–158). London: HMSO.
- Dyke, G.V. (1993). John Lawes of Rothamsted. Pioneer of science farming and industry. Harpenden, UK: Hoos Press.
- Dorofeev, V.F. (1966) Geographic localization and gene centers of hexaploid wheats in Transcaucasia. *Genetics*, 3, 16–33.
- Dubcovsky, J. & Dvorak, J. (2007). Genome plasticity a key factor in the success of polyploidy wheat under domestication. *Science* 316, 1862–1866.
- Dvorak, J., Di Terlizzi, P., Zhang, H.B. & Resta, P. (1993) The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species. *Genome*, 36, 21–31.
- Dvorak, J., McGuire, P.E. & Cassidy, B. (1988). Apparent sources of the A genomes of wheats inferred from polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences, *Genome*, 30, 680 – 689.
- Dvorak, J. & Zhang, H.B. (1990). Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on the phylogeny of the wheat B and G genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87, 9640–9644.
- FAO. Recuperado de: <http://faostat.fao.org/>. Ultimo acceso abril 2021.
- Feldman, M. (1995). Wheats. En J. Smartt, N. W. Simmonds NW (Eds.), *Evolution of crop plants* (185-192). Harlow, UK: Longman Scientific and Technical.
- Feldman, M. (2001) Origin of cultivated wheat. En A.P. Bonjean, W.J. Angus (Eds.), *The World Wheat Book* (3–56). France: Lavoisier Publishing.
- Heun, M., Schafer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Accerbi, M., Borghi, B., Salamini, F. (1997). Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 278, 1312–1314.
- Huang, S., Sirikhachornkit, A., Su, X., Faris, J., Gill, B. & Haselkorn, R. (2002). Genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase of the *Triticum/ Aegilops* complex and the evolutionary history of polyploid wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 8133–8138.
- Jantasuriyarat, C., Vales, M.I., Watson, C.J.W. & Riera-Lizarazu, O. (2004). Identification and mapping of genetic loci affecting the freethreshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 108, 261–273.
- Kihara, H. (1944). Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare* (abstr) (in Japanese), *Agricultural and Horticultural*, 19, 889–890.
- Kihara, H. (1966). Factors affecting the evolution of common wheat, *Indian J. Genetics*, 26A, 14-28.
- Kimber, G. & Sears, E.R. (1987). Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat. En E.G. Heyne (Ed.), *Wheat and wheat improvement*. Wisconsin: Mad.
- Matsuoka, Y. (2011). Evolution of Polyploid *Triticum* Wheats under Cultivation: The Role of Domestication, Natural Hybridization and Allopolyploid Speciation in their Diversification *Plant Cell Physiol*, 52, 750-764.

- McFadden, E.S. & Sears, E.R. (1944). The artificial synthesis of *Triticum spelta*. *Genetics Society of America*, 13, 26–27.
- Miyashita, N.T., Mori, N. & Tsunewaki, K. (1994). Molecular variation in chloroplast DNA regions in ancestral species of wheat. *Genetics*, 137, 883–889.
- Nalam, V.J., Vales, M.I., Watson, C.J.W., Kianian, S.F. & Riera-Lizarazu, O. (2006). Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 112, 373–381.
- Nesbitt, M. (1998). Where was einkorn wheat domesticated? *Trends in Plant Science*, 3, 1360–1385.
- Noda, K., & Ge, K. (1989) Structural differentiation of chromosomes between *Triticum dicoccoides* Körn. and *T. araraticum* Jakubz., showing high meiotic pairing homology, *Jpn. Journal of genetics*, 64, 191–198.
- Ojihara, Y. & Tsunewaki, K. (1988) Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis, *Theoretical and Applied Genetics*. 76, 321–332.
- Osborne, T.B. (1924). The vegetable proteins, 2nd ed. London, UK: Longmans Green & Co.
- Percival, J., (1921). - *The wheat plants*. Duckworth and Co. London. 463 pp.
- Sarkar, P. & Stebbins, G.L. (1956). Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. *American Journal of Botany*, 43, 297–304.
- Shands, H. & Kimber, G. (1973) Reallocation of the genomes of *Triticum timopheevii* Zhuk. En Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium, Missouri Agricultural Experimental Station. E.R. Sears, L.M.S. Sears (Eds.), 101–108. University of Missouri, Columbia.
- Shewry, P.R. (2000). Seed proteins. En M. Black, J.D. Bewley (Eds.), *Seed technology and its biological basis* (42-84). Sheffield, UK: Sheffield Academic Press.
- Simons, K.J., Fellers, J.P., Trick, H.N., Zhang, Z., Tai, Y.S. & Gill, B.S. (2006) Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics*, 172, 547–555.
- Szabó, A.T. & Hammer, K. (1996). Notes on the taxonomy of farro: *Triticum monococcum*, *T. dicoccon* and *T. spelta*. In Hulled wheats Proceedings of the 1st International Workshop on Hulled Wheats (2–40), 21–22 July 1995, Tuscany, Italy: IPGRI.
- Tsunewaki, K. (2009). Plasmon analysis in the *Triticum- Aegilops* complex, *Breeding Science*, 59, 455-470.