

**ADAPTACION Y LLENADO DEL GRANO
DE CEBADA DE DOS Y SEIS CARRERAS EN
SECANOS DEL NOROESTE DE ESPAÑA**

1600436036

UNIVERSITAT DE LLEIDA
ESCOLA TECNICA SUPERIOR D'ENGINYERIA AGRARIA



Universitat de Lleida
Registre General

8 - OCT. 1997

E: 6285 S:

Tesis Doctoral

**ADAPTACION Y LLENADO DEL GRANO DE CEBADAS DE DOS
Y SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE DE ESPAÑA**



M^a PILAR MUÑOZ ODINA

Lleida, Julio de 1997

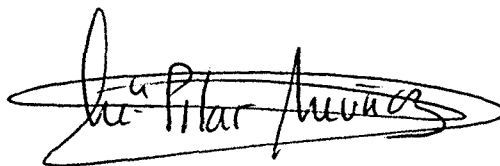
0115-57360

UNIVERSITAT DE LLEIDA
ESCOLA TECNICA SUPERIOR D'ENGINYERIA AGRARIA

ADAPTACION Y LLENADO DEL GRANO DE CEBADAS DE DOS Y SEIS
CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE DE ESPAÑA.

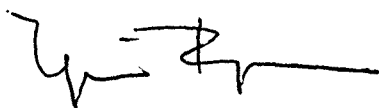
Tesis presentada por M^a Pilar Muñoz Odina para
optar al Grado de Doctor.

El presente trabajo ha sido realizado en el Centro
UdL-IRTA de Lleida, bajo la dirección de los Drs.
Ignacio Romagosa Clariana y Josep Lluís Araus
Ortega.

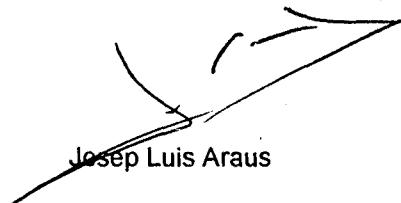


M^a Pilar Muñoz Odina

V^o B^o de los Directores de Tesis:



Ignacio Romagosa



Josép Luis Araus

Lleida, Julio de 1997

A Gerard y mis hijos

A mis padres

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas que, de una forma u otra han contribuído a la realización de esta Tesis:

A los Drs. Ignacio Romagosa y José Luís Araus, directores del presente trabajo, por el continuo seguimiento y esfuerzo empleado en el desarrollo y dirección de la misma.

Al Dr. José Luís Molina Cano por su ayuda y comentarios en la redacción final de esta tesis.

También quisiera agradecer de forma muy especial, la gran ayuda y colaboración prestada por Jordi Voltas, sobre todo en el seguimiento y toma de datos en un año especialmente conflictivo para mí. A mis compañeros del Departament de Producció Vegetal i Ciència Forestal, y a Ana M^a Jauset, Matilde Eizaguirre y Xavier Pons, que me han ayudado a mantener las energías y el ánimo necesario para llegar al final de la tesis.

A todo el personal del Àrea de Conreus Extensius del centro UdL-IRTA que de una manera u otra han colaborado en la realización del trabajo experimental de la tesis.

Por último, un agradecimiento muy especial a mis hermanos por haberme apoyado siempre, y a mi marido y mis hijos, por su paciencia y colaboración durante todos estos años.

Esta tesis ha sido posible gracias a la Financiación de los proyectos INIA 9680-92, CICYT AGF95-1008-C05 y AGR89-0492-C02.

RESUMEN

La cebada es un cultivo con un amplio rendimiento potencial y un amplio espectro de adaptación. Se produce a nivel mundial en ambientes tanto de secano como de regadío. Puede cultivarse en ambientes donde otros cereales presentan una pobre adaptación, incluyendo regiones de elevada latitud e incluso en zonas casi desérticas. En nuestro país, la mejora genética ha tenido consecuencias importantes en la productividad de esta especie en los últimos 50 años, particularmente en ambientes más favorables. Se evalúan un conjunto de 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en ensayos multilocales en cuatro localidades (tres cercanas a Lleida: Artesa de Segre, Bell-lloc d'Urgell y Gimènells, y una cercana a Zaragoza: El Vedado) durante cuatro años (1990, 1991, 1992 y 1993). En esta tesis, se estudia la adaptación diferencial de distintos genotipos de cebada de dos y de seis carreras, en condiciones semiáridas Mediterránea del Noreste español, y también el llenado del grano y el contenido de nitrógeno de estos genotipos en estas condiciones. Los resultados obtenidos permiten indicar que la mejora genética en esta especie ha sido exitosa tanto con las variedades de dos carreras como con las de seis. Las medias de rendimiento son mayores en los genotipos de obtención más reciente que en los más antiguos. Sin embargo, las variedades más recientes están menos adaptadas específicamente a las zonas más pobres y, en cambio sí lo están a ambientes más favorables. Esto se ha traducido en una pérdida de la eficiencia en el uso del agua, las variedades más antiguas parecen tener una mayor eficiencia en el uso del agua que las más recientes, como demuestran los valores de discriminación isotópica. El estudio del llenado del grano ha detectado la existencia de un mayor control genético en la tasa de llenado mientras que en la duración del periodo de llenado el control es ambiental. Las cebadas de seis carreras de obtención más reciente presentan mayores tasas de llenado. Los granos laterales y centrales de estas cebadas de seis carreras parecen presentar un patrón similar de llenado. La proporción de peso de grano lateral/central se mantiene relativamente constante en los distintos ambientes. Se observa el papel del último entrenudo como órgano de reserva de nitrógeno para ser

translocado a la espiga en el periodo post-antesis. Las nuevas variedades parecen tender a presentar granos con concentraciones de nitrógeno superiores a los de los viejos ecotipos locales.

RESUM

L'ordi és un cultiu amb un ampli rendiment potencial i un ampli espectre d'adaptació. Es produeix a nivell mundial en ambients de secà i de regadiu. Es pot cultivar en ambients on altres cereals presenten una pobre adaptació, incloent-hi regions d'elevada latitud incloses zones quasi bé desèrtiques. En el nostre país, la millora genètica ha tingut conseqüències importants en la productivitat d'aquesta espècie en els darrers 50 anys, particularment en ambients més favorables. S'avalua un conjunt de 20 genotips d'ordi, deu de dos carreres i deu de sis carreres, en assaigs multilocals en quatre localitats (tres localitats properes a Lleida: Artesa de Segre, Belllloc d' Urgell i Gimenells, i una propera a Zaragoza: El Vedado) durant quatre anys (1990, 1991, 1992 i 1993). En aquesta tesi, s'estudia l'adaptació diferencial de diferents genotips d'ordi de dos i de sis carreres en condicions semiàrides Mediterrànies en el Nord-est espanyol, i també l'emplenament del gra i el contingut de nitrogen d'aquests genotips en aquestes condicions. Els resultats obtinguts permeten indicar que la millora genètica en aquesta espècie ha tingut èxit tant en les varietats de dos carreres com en les de sis. Les mitges de rendiment són més grans en els genotips recents que en els més antics. Ara bé, les varietats més recents estan menys adaptades específicament a les zones més pobres, en canvi sí que ho estan a ambients més favorables. Això s'ha traduït en una pèrdua de l'eficiència en l'ús de l'aigua, les varietats més antigues semblen tenir una eficiència en l'ús de l'aigua més gran que les més recents, com ho demostren els valors de discriminació isotòpica. L'estudi de l'emplenament del gra ha detectat l'existència d'un major control genètic en la taxa d'emplenat mentre la durada del període d'emplenat té un major control ambiental. Els ordis de sis carreres d'obtenció més recent presenten taxes d'emplenat més elevades. Els grans laterals i centrals d'aquestes varietats de sis carreres semblen tenir un patró d'emplenament similar. La proporció de pes de gra lateral/central és manté relativament constant en els diferents ambients. S'observa el paper de l'últim entrenús de la tija com organ de reserva de nitrogen per ser translocat a l'espiga en el període

post-antesi. Les noves varietats semblen tendir a presentar grans amb concentracions de nitrogen superiors a les dels vells ecòtipes locals.

SUMMARY

Barley is an early maturing crop with high yield potential and a wide range of adaptation. It is produced in both irrigated and dryland environments throughout the world. It can be grown successfully where other cereals are poorly adapted, including high latitude and high elevation regions and even bordering deserts. Barley breeding has allowed for an increased productivity in Spain in the last 50 years, particularly for the more favorable areas. Ten two-rowed and ten six-rowed barley genotypes were sown in multilocation trials at four sites (three sites closed to Lleida and another close to Zaragoza) and for four years (1990, 1991, 1992 and 1993). Differential adaptation of two- and six-rowed barley to rainfed Mediterranean conditions of the North East of Spain was studied. Characterization of grain filling and nitrogen content under these conditions were also evaluated. Plant breeding has brought about a genetic gain for grain yield for both two and six-rowed barleys. Average grain yields of recent releases were higher than those of old varieties. However, the most recent varieties are less specifically adapted to the drier environments, whereas the new ones are specifically adapted to better environmental conditions. This has translated into an indirect genetic downshift for water used efficiency. Old varieties seem to have a higher WUE than new ones, as revealed by $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ stable isotope discrimination ratios. Grain filling characterization revealed a tight genetic control for rate of grain filling, whereas grain filling duration was more environmental dependent. New six-rowed varieties have a higher grain filling rate. Both lateral and central grains of six-rowed varieties seem to fill in a similar fashion. The lateral to central grain weight ratio was relatively independent of the environment. The role of the last internode as a depository of nitrogen to be translocated to the spike at post-anthesis was clearly shown. New varieties tended to have higher nitrogen concentration in the grains than old landraces.

FE DE ERRATAS

- Pág. 82, tabla 4.7: donde dice “ Mejora 1, 2, 3 “ debe decir “ Mejora A, B, C“
- Pág. 83, línea 15: donde dice “ Las medias por ensayo (Tabla 4.4)....” debe decir “ Las medias por ensayo (Tabla 4.5)....”
- Pág. 83, línea 19: donde dice “ El análisis de correlación (Tabla 4.6)....” debe decir “El análisis de correlación (Tabla 4.4)....”
- Pág. 84, línea 6: donde dice “...del periodo de llenado (Tabla 4.6)....” debe decir “...del periodo de llenado (Tabla 4.4)....”
- Pág. 87, línea 7: donde dice “...peso del grano, tasa de llenado y duración del periodo de llenado” debe decir “...peso del grano y duración del periodo de llenado”
- Pág. 87, línea 14: donde dice “...presentan pesos de grano mayores que los genotipos mejorados (B y C).” debe decir “...presentan pesos de grano mayores que los genotipos del primer ciclo de mejora (B).”
- Pág. 87, línea 16: donde dice “...tasas mayores que los otros (A y B).” debe decir “...tasas mayores que los del grupo de mejora B.”
- Pág. 87, línea 18: donde dice “...mayor número de granos de menor peso y con una tasa de llenado más elevada,....” debe decir “...mayor número de granos que los más rústicos (A) y una tasa de llenado más elevada que los del primer ciclo de mejora (B),....”
- Pág. 101, tabla 5.4, línea 2: donde dice “ (T*10⁻³) “ debe decir “ (T) “
- Pág. 130, línea 14: donde dice “...que las antiguas.” debe decir “...que las del primer ciclo de mejora.”

INDICE DE MATERIAS

CAPITULO 1. INTRODUCCION GENERAL	1
El cultivo de la cebada	3
Comercio y consumo	9
Programas de mejora	10
Objetivos	18
Bibliografía	19
CAPITULO 2. CHANGES IN ADAPTATION OF BARLEY RELEASES OVER TIME IN NORTHEASTERN SPAIN.	26
Abstract	26
Introduction	26
Materials and methods	29
Results	30
Discussion	33
References	36
CAPITULO 3. ADAPTACION DE CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE ESPAÑOL.	49
Introducción	49
Objetivos	52
Materiales y métodos	52
Resultados	55
Discusión	61
Conclusiones	64
Bibliografía	65

CAPITULO 4. LLENADO DE GRANO EN CEBADAS DE DOS Y SEIS CARRERAS EN CONDICIONES DE SECANO SEMIARIDO MEDITERRANEO.	71
Introducción	71
Objetivos	74
Materiales y métodos	75
Resultados	78
Discusión	83
Conclusiones	86
Bibliografía	88
CAPITULO 5. LLENADO DE GRANOS CENTRALES Y LATERALES DE CEBADAS DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS.	95
Introducción	95
Objetivos	96
Materiales y métodos	96
Resultados y discusión	100
Conclusiones	104
Bibliografía	105
CAPITULO 6. CONTENIDO DE NITROGENO EN ANTESIS Y MADUREZ EN CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS.	109
Introducción	109
Objetivos	112
Materiales y métodos	112
Resultados y discusión	116
Conclusiones	122
Bibliografía	123

DISCUSION GENERAL 127

CONCLUSIONES GENERALES 130

INDICE DE FIGURAS

CAPITULO 1. INTRODUCCION GENERAL

- Figura 1.1** Distribución del cultivo de cebada en España durante el periodo comprendido entre 1930-1960. 7
- Figura 1.2.** Rendimientos (*100 Kg/ha) de cebadas de dos y de seis carreras en España, tanto en secano como en regadio, durante el periodo comprendido entre 1960-1988. 7
- Figura 1.3** Superficie (*1000ha) cultivada en España de cebada y de la variedad "Albacete", de 1978 a 1989. 8
- Figura 1.4** Contenido de agua en el perfil del suelo de un cultivo de cebada en condiciones semiáridas en la provincia de Lleida (Cantero y col., 1985). 14

CAPITULO 2. CHANGES IN ADAPTATION OF BARLEY RELEASES OVER TIME IN NORTHEASTERN SPAIN

- Figura 2.1.** Biplot of the AMMI model for grain yield of ten six-rowed (○) and ten two-rowed (□) barley cultivars classified in three breeding groups according to the year of release and grown at eight trials. The characters ● and ■ represent the centroid for each breeding groups. The arrows show the breeding process from older to newer releases. The vertical line represents the grand mean of the experiment. 47

Figura 2.2. Correlation coefficients of the relationship between grain yield and carbon isotope discrimination (Δ) at each trial plotted against the corresponding environmental means for grain yield. Correlations independently performed for two-rowed (open circles) and six-rowed (filled squares) genotypes. Trials followed by an asterisk indicate significance at the 0,05 level. The vertical line represents the grand mean of the experiment.

48

CAPITULO 3. ADAPTACION DE CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE ESPAÑOL

Figura 3.1. Rendimiento medio de los diez genotipos de dos carreras y de los diez genotipos de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93).

57

Figura 3.2. Rendimiento medio de los diez genotipos de dos carreras y de los diez genotipos de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (■ = cebadas de dos carreras, ● = cebadas de seis carreras).

59

Figura 3.3. Frecuencia (%) de variedades con $phl > 64$ para el conjunto de diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en seis ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92 y GIME93). También está representada la frecuencia (%) general en el conjunto de los seis ambientes, tanto para las veinte variedades de dos y de seis carreras, como para las seis variedades de dos carreras y las cuatro variedades de seis carreras del grupo de mejora B.

60

Figura 3.4. Desviación típica de rangos y rango genotípico medio para el conjunto de diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93).

61

**CAPITULO 5. LLENADO DE GRANOS CENTRALES Y
LATERALES DE CEBADAS DE SEIS CARRERAS EN
CONDICIONES MEDITERRANEAS.**

Figura 5.1. Relación peso grano lateral/central respecto al peso de los granos centrales (mg) en tres ambientes: ARTE93, GIME92 y GIME93.

102

Figura 5.2. Tasa de llenado ($T \cdot 10^{-6}$) en mg/grados día en granos centrales y laterales de diez genotipos de seis carreras en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.

103

INDICE DE TABLAS

CAPITULO 1. INTRODUCCION GENERAL

Tabla 1.1. Superficies, rendimientos y producciones de la cebada en el mundo.	5
Tabla 1.2. Superficie sembrada y producción de cebada en España (cosecha 1993).	6

CAPITULO 2. CHANGES IN ADAPTATION OF BARLEY RELEASES OVER TIME IN NORTHEASTERN SPAIN

Tabla 2.1. Genotypes, year of release, origin and classification in breeding groups.	41
Tabla 2.2. Trial characterization and climatic data.	42
Tabla 2.3. Analyses of variance for grain yield and carbon isotope discrimination (Δ) of ten six-rowed and ten two-rowed barley genotypes grown at eight environments.	43
Tabla 2.4. Average grain yield (tha^{-1}) and carbon isotope discrimination (Δ in %) of ten six-rowed and ten two-rowed barley genotypes classified in three breeding group based on the year of release grown at eight environments.	44
Tabla 2.5. Analysis of variance for grain yield using the AMMI model for 20 six-and two-rowed barley genotypes at eight environments.	45

CAPITULO 3. ADAPTACION DE CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE ESPAÑOL

Tabla 3.1. Genotipos, año de obtención, origen y clasificación en grupos de mejora.	53
--	----

Tabla 3.2. Características climáticas y descripción de los cuatro ensayos.	53
Tabla 3.3. Análisis de varianza y coeficiente de determinación (R^2) para el rendimiento grano en 20 genotipos de cebada (diez de dos carreras y diez de seis carreras) en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (GL representa los grados de libertad, SC suma de cuadrados, C.M. cuadrados medios y SIGNF. significación de la prueba F).	55
Tabla 3.4. Medias y separación de medias para el rendimiento grano en cebadas de dos y seis carreras en ocho ensayos (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93,ZARA90 Y ZARA93).	56
Tabla 3.5. Análisis de varianza y coeficiente de determinación (R^2) para el rendimiento grano en diez genotipos de cebada (seis de dos carreras y cuatro de seis carreras) del grupo de mejora B, en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (GL representa los grados de libertad, SC suma de cuadrados, C.M. cuadrados medios y SIGNF. significación de la prueba F).	58
Tabla 3.6. Medias y separación de medias para el rendimiento grano en diez genotipos de cebadas (seis de dos carreras y cuatro de seis carreras) del grupo de mejora B, en ocho ensayos (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 Y ZARA93).	58

CAPITULO 4. LLENADO DE GRANO EN CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES DE SECANO SEMIARIDO MEDITERRANEO

Tabla 4.1. Genotipos, año de obtención, origen, sensibilidad a la vernalización (V:1>2>3) y al fotoperiodo (F:1>2>3), y clasificación en grupos de mejora.	75
---	----

Tabla 4.2. Características climáticas y descripción de los cuatro ensayos.	76
Tabla 4.3. Suma de cuadrados y significación para el peso del grano (W) medido en mg, la duración del periodo de llenado (D) en grados día, y, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día, en 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93.	79
Tabla 4.4 . Correlaciones genotípicas entre distintos parámetros de llenado (W= peso del grano en mg, T= tasa de llenado en mg/grados día * 10^{-3} , D= duración del período de llenado en grados día) y fenología (DADD= días de antesis después de Dobra), en diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93. Entre paréntesis su significación estadística.	80
Tabla 4.5. Medias y separación de medias para el peso de grano (W) en mg, la duración del periodo de llenado (D) en grados día y la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día, en 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en cuatro ensayos: ARTE93, GIME91, GIME92, y, GIME93, y la media general en los cuatro ensayos.	80
Tabla 4.6. Suma de cuadrados y significación para el peso del grano (W) medido en mg, la duración del periodo de llenado (D) en grados día, y, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día, en diez genotipos de cebada de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93.	82
Tabla 4.7. Medias y separación de medias para el peso de grano (W) en mg, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y la duración del periodo de llenado (D) en grados día, en diez genotipos de cebada de dos carreras y diez de seis carreras, en cuatro ensayos: ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93.	82

CAPITULO 5. LLENADO DE GRANOS CENTRALES Y LATERALES DE CEBADAS DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS

Tabla 5.1 Genotipos, año de obtención, origen, sensibilidad a la vernalización (V:1>2>3) y al fotoperiodo (F:1>2>3), y clasificación en grupos de mejora.	97
Tabla 5.2. Características climáticas y descripción de los tres ensayos.	97
Tabla 5.3. Suma de cuadrados y significación para el peso de grano (W) medido en mg, tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y duración del periodo de llenado (D) en grados día en diez genotipos de seis carreras en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.	100
Tabla 5.4. Medias y separación de medias para el peso de grano (W) en mg, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y la duración del periodo de llenado (D) en grados día, en granos centrales y laterales de diez genotipos de seis carreras, en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.	101

CAPITULO 6. CONTENIDO DE NITROGENO EN ANTESIS Y MADUREZ EN CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS

Tabla 6.1. Genotipos, año de obtención, origen, uso (M=malta, P=pienso), y clasificación en grupos de mejora.	113
Tabla 6.2. Características climáticas y descripción de los tres ensayos.	114
Tabla 6.3. Cuadrados medios y significación para la concentración total de nitrógeno (%) en antesis y madurez, y para la translocación media de nitrógeno, en la vaina de la hoja bandera, el último entrenudo del tallo y la espiga de veinte genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis, en los ensayos de BELL91, GIME91 y GIME92.	117

Tabla 6.4. Medias y separación de medias para la concentración total de nitrógeno (%) en antesis y madurez, tranlocación media de nitrógeno, y, peso medio del órgano (mg), en vaina de la hoja bandera, último entrenudo del tallo y espiga, para veinte genotipos de cebada, según su ciclo de mejora (Tipo: A, B y C), según el número de carreras (dos y seis) y según la utilización de su grano (Uso: malta y pienso), en los ensayos BELL91, GIME91 y GIME92.

118

Tabla 6.5. Correlaciones entre la concentración total de nitrógeno (%) en antesis de tallo y espiga y distintos parámetros de llenado (W= peso del grano, T= tasa de llenado, D= duración del período de llenado) y de rendimiento (rendimiento, Δ = discriminación isotópica, PhL= peso hectolítrico, DADD= días de antesis después de Dobra, y, HI= índice de cosecha), en diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de BELL91, GIME91 y GIME92. En números más pequeños su significación estadística.

121

INTRODUCCION GENERAL

Introducción

Todas las cebadas cultivadas pertenecen a la especie *Hordeum vulgare* L. *sensu lato*, que es un miembro de la tribu *Triticeae* de la familia *Gramineae*. Todas las especies del género *Hordeum* son silvestres, excepto *H. vulgare* subsp. *vulgare*, y presentan las siguientes características (Molina-Cano, 1989):

- Presentan tres espiguillas unifloras formando una triplete que se inserta en el raquis en lugar opuesto a las adyacentes.
- La espiguilla central es siempre fértil, pero las laterales pueden ser fértiles o bien total o parcialmente estériles.
- La espiguilla central carece normalmente de pedicelo, o lo tiene muy corto.
- Todas las espiguillas, central y laterales, poseen dos glumas, a veces aristadas.
- Cada espiguilla consta de dos glumillas, lemma y pálea, que envuelven los órganos sexuales. La lemma puede terminar en una arista más o menos larga, en otro tipo de apéndice o ser mocha.
- El raquis de la espiga es articulado y se deshace al llegar la madurez, dispersándose todas las semillas en todas las especies de *Hordeum* excepto *H. bogdani* y *H. vulgare* subsp. *vulgare*.

La especie *Hordeum vulgare* L. consta de tres subespecies: *vulgare* (cebadas hexásticas), *distichum* (cebadas dísticas) y *spontaneum* (cebadas de raquis frágil, en general silvestres). Son todas plantas herbáceas anuales y hermafroditas de fecundación autógena. Todos los miembros de estas tres subespecies son interfértiles, y su cultivo se extiende por la zona templada. El hecho de ser la cebada silvestre antecesor de la cebada cultivada, es la consecuencia de la semejanza fenotípica entre ellas. La diferencia genética entre ambas está determinada por varios genes:



1.-Los genes "Brittle" (**Bt**) que determinan la tenacidad ó fragilidad del raquis. La aparición de formas cultivadas de la cebada se debió a mutaciones de estos tres genes independientes, dos de los cuales están en el cromosoma 3:

Bt (raquis frágil)→**bt**(raquis tenaz)

Bt₂(raquis frágil)→**bt₂**(raquis tenaz)

Bt₃(raquis frágil)→**bt₃**(raquis tenaz)

Como podemos observar, estas mutaciones son de tipo recesivo (raquis frágil es dominante sobre raquis tenaz), con lo que en los cruzamientos entre cebada cultivada y su antecesor silvestre, la F₁ es de raquis frágil, y la F₂ segrega en la proporción: 75% de plantas con raquis frágil y 25% de raquis tenaz, es decir, normales.

2.-Dos genes independientes, *V* e *I*, están implicados en la aparición de las cebadas de seis carreras (en las que las tres espiguillas de cada nudo del raquis son fértiles) a partir de las cebadas silvestres de dos carreras (en las que las dos espiguillas laterales son estériles y la central fértil) mediante el proceso de domesticación. Según el tipo de mutación producida podemos encontrar los siguientes genotipos y fenotipos:

GENOTIPO	FENOTIPO
<i>VV ii</i>	Dos carreras normales
<i>VV II</i>	Tipo intermedio (espiguillas laterales desarrolladas)
<i>vv ii</i>	Seis carreras con flores laterales pediceladas
<i>vv II</i>	Seis carreras normal

3.-Otra mutación importante en el proceso de domesticación de la cebada fué la controlada por un gen simple recesivo (**nn**) que determina que las glumillas no se

adhieran al grano, es decir, que el grano sea desnudo en vez de vestido, con lo que es más adecuado para el consumo humano.

En varias ocasiones se han cruzado cebadas cultivadas con varias especies de *Hordeum* (Bothmer y col., 1981) aunque todos los híbridos resultan estériles ó anómalos, a excepción de los resultantes del cruzamiento con *H.spontaneum*. Ninguna otra especie parece estar involucrada en la evolución de la cebada cultivada.

El cultivo de la cebada

La cebada como especie cultivada tuvo su origen en zonas que podríamos considerar como áridas, pero actualmente se cultiva en zonas con condiciones ambientales muy diferentes, abarcando un espectro mucho más amplio que cualquier otro cereal. Esta especie puede cultivarse tanto en zonas con tierras húmedas y ricas como las centro y norte Europeas, como en las zonas más áridas del norte de Africa. La amplia adaptación ecológica de esta especie, su doble utilidad para alimentación humana y animal y el uso de su malta para la elaboración de cerveza, han sido los factores primordiales en la permanencia de la cebada como uno de los cultivos más importantes durante muchas épocas.

La superficie dedicada al cultivo de cebada en el mundo, presentó una evolución ascendente durante los años 70 (97 millones de hectáreas en 1980). Con posterioridad, esta superficie ha ido disminuyendo y ha logrado estabilizarse alrededor de los 80 millones de hectáreas en los últimos diez años, es decir, sobre un 11% de los 700 millones de hectáreas dedicados al cultivo del cereal en el mundo (FAO, 1991) (Tabla 1.1). Los países de la antigua Unión Soviética y principalmente los que constituyen la Federación Rusa, siguen siendo los primeros productores de cebada, dedicando a este cultivo en 1994, 27 millones de ha y produciendo 47 millones de toneladas, de los que 16 millones de ha, con una producción de 27 millones de toneladas corresponden a los

países de la Federación Rusa. Pero, los rendimientos medios son relativamente modestos (1.653 Kg/ha en la Federación Rusa), aunque en Ucrania se llegó a los 2.849 Kg/ha.

En cuanto a los rendimientos medios de la cebada a nivel mundial, varían mucho de un año a otro ya que la mayor parte se cultiva en secano, siendo un poco superiores a los de trigo y bastante inferiores a los de arroz y maíz. Los rendimientos europeos son los más elevados del mundo (3.784 Kg/ha en 1994). Europa en 1994 produjo el 38.7% de la cosecha global de cebada. Estados Unidos y Canadá producen en conjunto casi toda la cebada de América del norte y central (2.909 Kg/ha en 1994). En el contexto mundial América representó el 15.3% de la producción mundial. Del resto de países del mundo sólo cabría destacar Turquía (2.059 Kg/ha en 1994) y Australia (1.164 Kg/ha en 1994) (Tabla 1.1).

En España, la mayor parte de la superficie destinada al cultivo de cebada está localizada en regiones del interior, con clima continental, suelos pobres, temperaturas extremas y pocas precipitaciones. La producción se ve afectada, en gran parte del país, por factores que influyen negativamente en ella, siendo el estrés hídrico uno de los más importantes. Sin embargo, España es el primer país europeo y el cuarto mundial después de la antigua Unión Soviética, Estados Unidos y Canadá por superficie dedicada a este cultivo (Tabla 1.1). La superficie actual de cebada está alrededor de los 3,5 millones de ha, que representa más del 50% del área total de cereales cultivados en España. Al contrario que el trigo la cebada inició una evolución fuertemente ascendente en la segunda mitad de la década de 1960, ocupando la superficie dejada por el trigo. Las causas de este cambio de cultivo se deben, por una parte, a la política de precios favorecedora de la producción de cereales pienso y, por otra, a la mejor adaptación ecológica del cultivo de cebada en gran parte de las regiones cerealistas españolas. Castilla-León es la primera región productora de cebada seguida de Castilla-La Mancha, Aragón y Cataluña. En conjunto estas regiones producen más del 75% de la cebada española (Tabla 1.2). La importancia de su cultivo en distintas zonas españolas en los años comprendidos entre 1930-1960 aparece en la Figura 1.1.

Tabla 1.1. Superficies, rendimientos y producciones de la cebada en el mundo.

Continente/País	Superficie(x 10 ³ ha)		Rendimiento (Kg/ha)		Producción (x10 ³ t.)	
	1979-87	1994	1979-87	1994	1979-87	1994
EUROPA	20.434	14.846	3.373	3.784	68.919	56.176
UE	14.394	9.875	3.511	3.973	50.543	39.233
España	3.520	3.602	1.863	2.109	6.571	7.596
Francia	2.670	1.404	4.120	5.439	10.997	7.637
Alemania	2.970	2.160	4.094	5.063	12.158	10.935
Reino Unido	2.333	1.098	4.311	5.373	10.058	5.900
Resto UE	2.901	1.611	-----	-----	10.759	7.165
ASIA	11.083	12.217	1.477	1.700	16.373	20.766
Turquía	2.846	3.400	1.924	2.059	5.480	7.000
India	1.802	887	1.119	1.828	2.020	1.621
Irán	1.336	2.100	963	1.476	1.397	3.100
Resto de Asia	5.099	5.830	-----	-----	7.476	9.045
AFRICA	4.841	5.472	828	1.187	4.010	6.494
Marruecos	2.190	2.582	785	1.440	1.712	3.720
Resto de Africa	2.651	2.890	-----	-----	2.298	2.774
AMERICA N. y C.	8.126	6.937	2.517	2.909	20.523	20.181
Estados Unidos	3.214	2.698	2.745	3.026	8.838	8.165
Canadá	4.631	4.092	2.404	2.857	11.199	11.690
Méjico	281	146	1.722	2.226	486	325
AMERICA SUR	655	607	1.201	1.644	789	999
Argentina	178	145	1.261	2.345	229	340
OCEANIA	2.610	2.543	1.353	1.164	3.533	2.959
Australia	2.539	2.468	1.290	1.058	3.278	2.610
Nueva Zelanda	70	75	3.621	4.653	254	349
Antigua URSS	33.456		1.269		42.502	
Federación Rusa		16.383		1.653		27.079
Kazajstan		6.044		909		5.497
Ucrania		5.092		2.849		14.509
MUNDO	81.044	73.512	1.936	2.188	156.750	160.810

Fuente: Anuario de la FAO 1994.

Tabla 1.2. Superficie sembrada y producción de cebada en España (cosecha 1993).

Comunidad Autónoma	Superficie (ha)	Producción(t)
Andalucía	218.367	203.888
Aragón	422.717	671.212
Baleares	18.023	19.660
Canarias	1.498	340
Cantabria	461	1.383
Castilla y León	1.327.341	3.660.156
Castilla-La Mancha	956.626	1.420.484
Cataluña	235.277	675.750
Extremadura	99.000	188.090
Galicia	1.657	3.083
La Rioja	31.789	93.211
Madrid	60.168	108.772
Murcia	41.177	8.200
Navarra	89.504	249.308
País Vasco	16.662	75.509
Valencia	20.483	36.497
ESPAÑA	3.539.479	7.415.498

Fuente: MAPA, 1994.

Aproximadamente se cultivan en partes iguales las cebadas de dos y las de seis carreras. La cebada de dos carreras inició su expansión en España en la primera mitad de la década de 1970 con la introducción de nuevas variedades, la mayoría procedentes del extranjero, las cuales tienen casi un 30% más de rendimiento que las cebadas de seis carreras que en su mayoría son variedades autóctonas menos productivas. En cuanto a rendimiento, debemos considerar dos aspectos, la elevada variabilidad entre años y las productividades medias bajas (2000-2500 Kg/ha). Estos aspectos son menos importantes en las zonas de cultivo de cebadas de seis carreras, las producciones son menores y más erráticas ya que ocupan las zonas áridas y las variedades utilizadas son más antiguas (Figura 1.2).

Figura 1.1 Distribución del cultivo de cebada en España durante el periodo comprendido entre 1930-1960 (Ernesto Igartua, Estación Experimental de Aula Dei, comunicación personal).

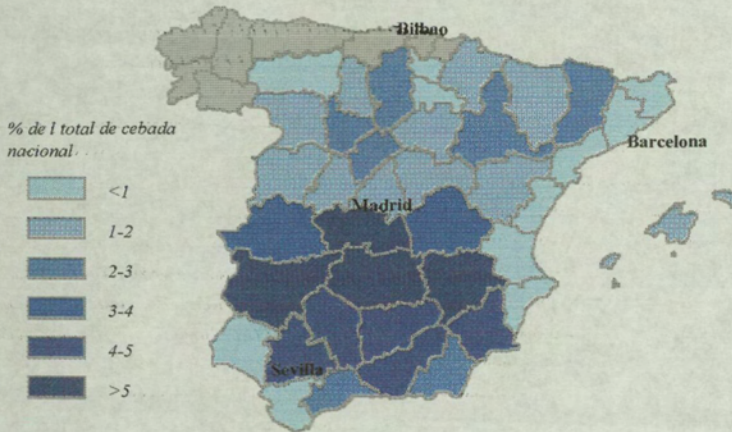
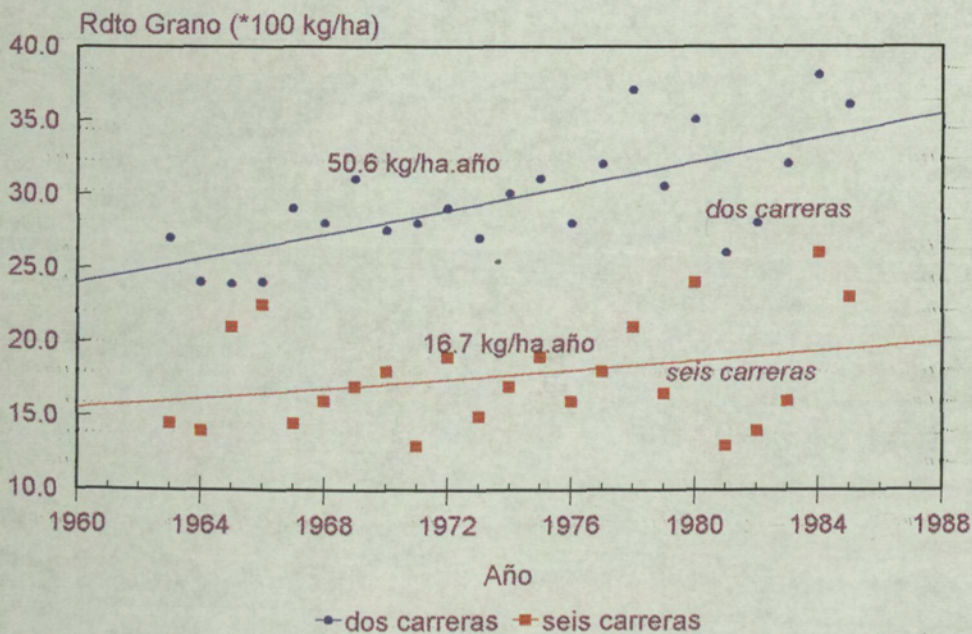
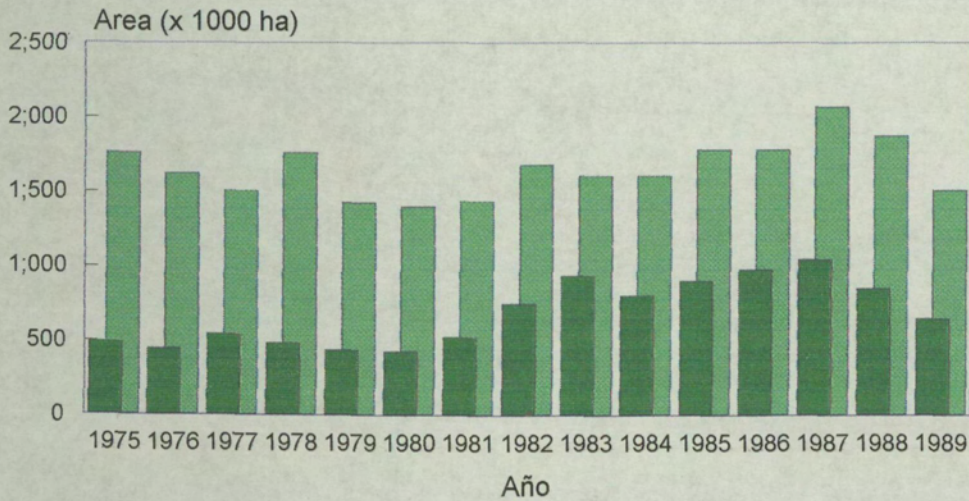


Figura 1.2. Rendimientos (*100 Kg/ha) de cebadas de dos y de seis carreras en España, tanto en secano como en regadio, durante el periodo comprendido entre 1960-1988.



Los bajos niveles de adaptación de las variedades comerciales europeas a los secanos semiáridos mediterráneos (Ceccarelli, 1989), y el bajo consumo de semilla certificada, que no permite a las empresas privadas el desarrollo de programas específicos, se ha traducido en una baja sustitución varietal, debido a la ausencia de nuevas variedades superiores a las tradicionalmente cultivadas (Figura 1.3). Esto lleva a una actuación seria, por parte del sector público, ya que este objetivo social del incremento en la estabilidad de la producción y en la mejora de la calidad del grano de cebada es muy importante para los agricultores de estas zonas españolas de secano, en las que este cultivo tiene una incidencia muy elevada en la viabilidad económica de sus explotaciones. El escaso peso específico del grano, frecuentemente relacionado con un bajo índice de cosecha, en presencia de sequía, reduce su calidad y penaliza el beneficio neto del agricultor

Figura 1.3 Superficie (*1000ha) cultivada en España de cebada y de la variedad "Albacete", de 1978 a 1989.



European Cereal Atlas Foundation (1992)

Comercio y consumo

La UE cultiva del orden de 35,5 millones de ha de cereales en una amplia gama de climas y suelos, en el conjunto de países que la integran. La producción cerealista de la UE representa alrededor del 12% de la producción mundial, y se basa principalmente en los cultivos de trigo harinero, cebada y maíz que en conjunto constituyen más del 90% de la producción total. En la actualidad la producción total de cereales es de alrededor de 160 millones de toneladas. Francia es el primer país cerealista de la UE, con cerca del 40% de la producción total, y el primer productor de trigo harinero, cebada y maíz. España le sigue en importancia, pero sólo en superficie, pues por sus bajos rendimientos, el Reino Unido y Alemania la superan en producción. La cebada es producida en proporciones muy similares por Francia, España, Reino Unido y Alemania, aunque la superficie cultivada es muy superior en España, aproximadamente el 35% del total.

La UE superó en 1980-81 el nivel de autoabastecimiento en el conjunto de todos los cereales como resultado de la mejora de la productividad, la que deriva de una mejor aplicación de las técnicas de cultivo, de la introducción de nuevas variedades y de la sustitución de otros cereales por el trigo, considerado el cereal económicamente más rentable. El consumo interior comunitario se sitúa alrededor de los 140 millones de toneladas al año, de las que, cerca de las dos terceras partes se utilizan para alimentación animal. Existe un amplio flujo comercial intracomunitario de cereales y productos derivados, correspondiendo el 40% al trigo, el 33% al maíz y el 20% a la cebada. Francia es el primer proveedor de cereales de la UE, con cerca del 60% del total, del cual la mitad es trigo y la otra mitad maíz. Le sigue Reino Unido que suministra trigo y cebada. Los principales países importadores son Bélgica, Alemania, Italia, Países Bajos y España. La exportación de cereales de la UE es de, aproximadamente, 27 millones de toneladas anuales, que supone algo menos del 20% de la producción. El principal destino de estas exportaciones son los países de la antigua URSS, Oriente Medio y Africa del Norte. La cebada es casi el único cereal

pienso exportado por la UE, siendo los principales destinatarios los países de la antigua URSS, Arabia Saudita y los países mediterráneos. Del total de la cebada exportada por la UE una cuarta parte se hace en forma de malta para cervecería.

Tradicionalmente han existido acuerdos internacionales para estabilizar los precios de los cereales, que fijan cuotas de exportación a los países excedentarios para evitar la saturación del mercado y para ajustar las compras o las ventas de ciertas cantidades. Los éxitos de estos acuerdos son generalmente efímeros. A falta de acuerdos específicos, el comercio internacional de cereales está regido por el GATT (General Agreement for Tariff and Trade) cuyo objetivo es liberalizar el comercio agrícola y reglamentar la utilización de subvenciones e impedir las medidas que perturben los intercambios entre países. La Ronda Uruguay del GATT se inició en 1986 con la finalidad, en el campo de la Agricultura, de comenzar un proceso de reforma del comercio mundial e los productos agropecuarios. Tras siete años de negociaciones, el 15 de Diciembre de 1993, se redactó una “Acta Final” que recoge una reducción de los efectos restrictivos del comercio provocados por las políticas generales de apoyo y protección al sector agrario, a la vez que permite la continuación de los programas nacionales, mediante la conversión de las diferentes formas de protección en aranceles. El periodo de aplicación previsto para el Acuerdo sobre Agricultura de la Ronda de Uruguay es de seis años a partir de 1995, y la aplicación de estos acuerdos supone una mayor liberalización del mercado de los cereales en general y de la cebada en particular, siendo cada vez más importante disponer de productos exportables de máxima calidad ya sea en grano o en sus derivados.

Programas de mejora

En la mejora para condiciones de estrés existen dos estrategias distintas que intentan encontrar, de manera independiente, una solución para estas condiciones de cultivo: la mejora convencional y la analítica. La mejora convencional se centra en el análisis del rendimiento como proceso integrador de la adaptación de un genotipo en

ambientes limitantes. En cambio, la mejora analítica se basa en el conocimiento y utilización de las bases fisiológicas del rendimiento como criterios indirectos de selección.

Los programas convencionales de mejora se han basado en procesos de selección directa de las variedades a través de ensayos plurianuales en distintas localidades con diferentes niveles de déficit hídrico. El objetivo principal de todo programa de mejora es incrementar el rendimiento en condiciones de estrés, sin que disminuya el potencial productivo en ausencia de factores limitantes. Por ello, una variedad se caracteriza en base a dos parámetros: el potencial productivo ó rendimiento en condiciones óptimas y su adaptación ó estabilidad a diferentes condiciones ambientales. Según Becker (1981) una variedad que presenta un rendimiento constante en diferentes condiciones ambientales puede definirse como variedad biológica u homeostáticamente estable. Por el contrario, una variedad se considera estable desde un punto de vista agronómico si su rendimiento viene determinado por el nivel de productividad del ambiente en el que se cultiva. Esta idea de estabilidad agronómica es la que tiene importancia en la agricultura moderna, ya que las variedades deben responder favorablemente a una mejora en las condiciones de cultivo. Así, en zonas de elevada variabilidad ambiental una variedad ideal sería la que tuviese una adaptación agronómica amplia u horizontal y un alto rendimiento. Sin embargo, la existencia de este tipo de variedades es poco frecuente, de hecho algunos autores como Ceccarelli (1989) no creen en la posibilidad de que una variedad pueda adaptarse a un amplio espectro de ambientes. Así, una vez caracterizado el ambiente, intentaremos obtener variedades de adaptación específica o vertical al mismo.

Obtener variedades mejoradas es el objetivo final de cualquier programa de mejora genética, pero en zonas semiáridas muchas veces ocurre que la variabilidad entre años para una misma localidad es mayor que la variabilidad entre localidades en un año determinado, lo que exige la realización de ensayos plurianuales en distintas localidades, complicando así la identificación de variedades ó genotipos. Se necesita identificar genotipos que presenten un rendimiento estable en un ambiente

determinado. Ahora bien, puede haber una respuesta genotípica diferencial a cambios ambientales (distintos genotipos pueden no responder de un mismo modo a cambios en las condiciones de cultivo) que se denomina interacción genotipo x ambiente (GE) . Encontramos interacciones GE más significativas y difíciles de explicar en ambientes limitantes que en ambientes óptimos, reduciendo por tanto el avance genético esperado. Así, el problema central de la identificación de variedades es conocer la naturaleza de su interacción con el ambiente.

La mejora analítica, como complemento de la convencional, se basa en la utilización de criterios morfofisiológicos correlacionados genéticamente con el rendimiento en condiciones de estrés, lo cual permite incrementar la intensidad de selección y la respuesta en el avance genético.

En condiciones de sequía, la mejora convencional selecciona líneas precoces que sean capaces de "escapar" ó evitar los déficits hídricos y las elevadas temperaturas característicos de fin de ciclo, pero esta precocidad presenta limitaciones en el caso de factores no previstos (como heladas tardías en primavera) y además, supone una disminución de la productividad. Levitt (1972) sugirió que otro tipo de estrategia de selección sería la utilización de la resistencia ó tolerancia a la sequía propia de la variedad, aunque para ello es necesario un conocimiento exhaustivo de los procesos morfofisiológicos implicados en la adaptación a la sequía (Alí Dib y col.,1990).

El estudio de la respuesta ecofisiológica al estrés de genotipos contrastados representa una vía de selección indirecta aplicable a programas de mejora, siempre que no se tengan líneas isogénicas de comportamiento diferencial (Molina-Cano y col., 1990). Así, primero se seleccionan genotipos resistentes ó susceptibles a la sequía y luego se analiza su respuesta frente al estrés para finalizar con el estudio de la variabilidad genética y de los coeficientes de heredabilidad existentes.

En lo referente al estudio de los caracteres que maximizan la producción por unidad de precipitación, Passioura (1977) expresó el rendimiento como una identidad basada en el producto de tres factores :

$$\text{Rendimiento económico} = T \times \text{WUE} \times \text{HI}$$

donde **T** es la fracción de agua transpirada, **WUE** (Water Use Efficiency) la eficiencia en el uso del agua y **HI** (Harvest Index) el índice de cosecha. Romagosa y Araus (1991) encontraron en el análisis de las variables morfofisiológicas de acuerdo a este modelo, una ventaja importante que permitía centrar el trabajo en procesos con acción directa sobre la productividad final.

Cantidad de agua transpirada (T)

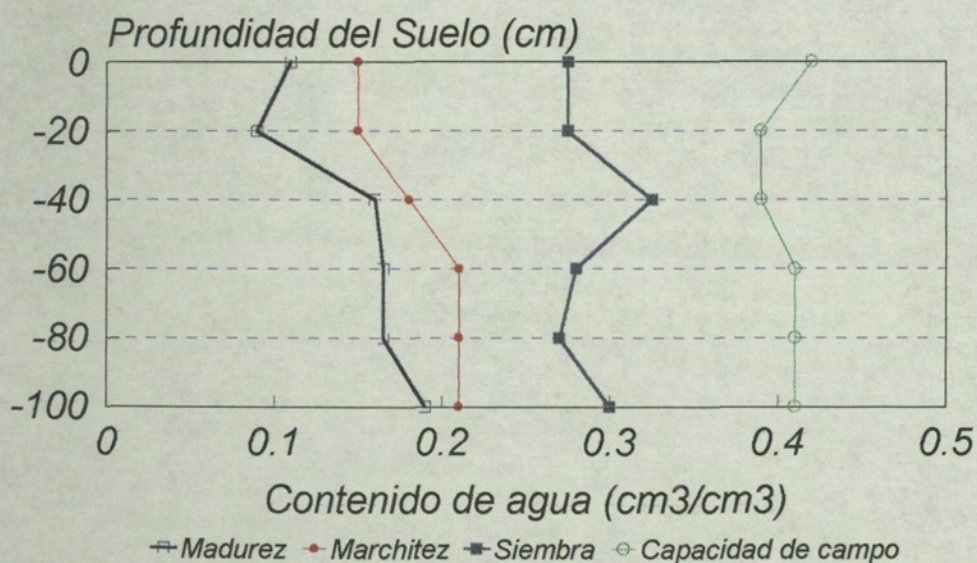
La cantidad de agua transpirada por el cultivo puede optimizarse a través de varios caracteres fisiológicos:

-La temperatura de la cubierta vegetal, supone una medida integradora de varios mecanismos que nos proporciona una valoración indirecta de la actividad del cultivo bajo condiciones de estrés, ya que una temperatura más baja nos indica una transpiración más elevada (Ludlow y Muchow 1988). Su medida es rápida y sencilla mediante un termómetro de infrarrojos (Blum 1988), pero ciertas condiciones como el efecto del viento, la nubosidad, la falta de cubierta vegetal densa en condiciones de estrés, etc. no permiten obtener medidas precisas.

-El incremento de la extracción de agua del suelo, tanto en profundidad como en extensión, se refleja en un incremento del valor del agua transpirada y por tanto en un aumento del rendimiento (Austin, 1987; Ludlow y Muchow, 1988). En situaciones en las que el cultivo depende del agua almacenada, pueden reducirse las pérdidas por drenaje profundo disminuyendo la conductancia hidráulica de las raíces, lo que supone una reducción del uso del agua en las primeras fases del cultivo, dejando suficiente agua en el suelo para completar el llenado del grano (Acevedo, 1987; Ludlow y Muchow, 1988). En condiciones mediterráneas de cultivo de cebada, esto será válido si

en el suelo hay agua en profundidad, pero la mayoría de los suelos españoles en que se cultivan las cebadas son poco profundos y por tanto, no es un factor que permita optimizar la eficiencia en el uso del agua (Figura 1.4)

Figura 1.4 Contenido de agua en el perfil del suelo de un cultivo de cebada en condiciones semiáridas en la provincia de Lleida (datos modificados de Cantero y col., 1985).



-La disminución de las pérdidas de agua por evaporación directa del suelo, para lo que se aconseja desarrollar genotipos con vigor temprano, es decir, que puedan formar rápidamente la cubierta vegetal (Acevedo, 1987; Ludlow y Muchow 1988). La existencia de una mayor superficie vegetativa implica una intercepción mayor de la radiación. Además, interesa que esta cubierta vegetal se vea lo menos afectada posible por el estrés hídrico para evitar una aceleración de la senescencia.

-El ajuste osmótico, permite que por acumulación de solutos orgánicos e inorgánicos disminuya el potencial hídrico de los tejidos y se mantenga una turgencia elevada en condiciones crecientes de estrés, permitiendo el control estomático y el crecimiento (Morgan, 1984; Sinclair y Ludlow, 1985; Austin, 1987; Blum, 1989; Ludlow y Muchow, 1988).

La eficiencia en el uso del agua (WUE)

La eficiencia en el uso del agua se define como la cantidad de biomasa aérea producida por unidad de agua transpirada. En condiciones de sequía existen varios caracteres que parecen tener un claro efecto sobre WUE, entre ellos destacamos:

-La transpiración residual ó transpiración existente cuando el cierre de estomas no es completo. Esta transpiración incluye la transpiración cuticular y las pérdidas de agua a través de los estomas parcialmente cerrados. Parece que existe una relación entre la tasa de pérdida de agua en hojas cortadas y la resistencia al estrés hídrico en trigo, triticale, sorgo, arroz y algunas leguminosas (Clarke y Romagosa, 1981; McCaig y Romagosa, 1991).

-La glaucescencia ó presencia de ceras epicuticulares que aumentan la reflectancia de la hoja y de la espiga, evitando que estos órganos capten una cantidad excesiva de energía que podría producir procesos de fotoinhibición fotosintética, fotooxidación y senescencia en condiciones de estrés (Romagosa y Araus, 1991).

Una medida indirecta de la eficiencia en el uso del agua es la **discriminación isotópica** $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, uno de los parámetros desarrollados recientemente para el estudio de la tolerancia al estrés. En condiciones de estrés hídrico la discriminación isotópica mantiene una relación inversa con la eficiencia en el uso del agua (WUE) (Ludlow y Muchow, 1988). Esta relación se ha comprobado en diversas especies, en particular en cereales como trigo (Morgan y col., 1993) y cebada (Hubick y Farquhar 1989; Masle y col., 1992).

La base teórica se encuentra claramente propuesta por Farquhar y Richards (1984) y Jones (1983), y se basa en la proporción relativa de isótopos de carbono. En la naturaleza, existen dos isótopos estables de carbono, ^{12}C y ^{13}C . La mayor parte se encuentra en forma de ^{12}C (98,9%), siendo el 1.1% restante ^{13}C . La distribución de estos isótopos entre y dentro de las diferentes partes de la planta puede proporcionar información sobre los procesos físicos, químicos y metabólicos implicados en las transformaciones que sufre el carbono. La proporción relativa de ^{13}C en tejidos

vegetales es normalmente inferior a la que existe en la atmósfera, lo que nos indica que existe una discriminación isotópica del ^{13}C durante la incorporación de CO_2 a la planta. La estabilidad de los isótopos permite asegurar que la información presente en la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ es invariante siempre y cuando no se produzcan pérdidas de carbono (Farquhar y col., 1989).

El enzima de carboxilación primaria de las plantas C_3 (Rubisco) discrimina a favor del isótopo estable ^{13}C durante la fijación del CO_2 en la fotosíntesis. La teoría predice que el valor de esta discriminación está determinada por la proporción (Pi/Pa) siendo (Pi) la presión parcial intercelular de CO_2 y (Pa) la presión atmosférica de CO_2 , y puede ser descrita de acuerdo con Farquhar y Richards (1984) por la expresión :

$$\Delta = (4,4 + 22,6 \text{ Pi/Pa }) 10^{-3}$$

siendo Δ la discriminación isotópica con respecto al aire, 4,4 el factor asociado a las diferencias en difusión y 22,6 Pi/Pa el factor asociado a la discriminación de la Ribulosa bifosfato carboxilasa.

La discriminación, Δ , está positivamente correlacionada con la presión parcial intercelular (Pi) (Farquhar y Richards, 1984; Richards, 1987; Farquhar y col., 1989) y con la concentración intercelular de CO_2 (Farquhar y col., 1989). La presión parcial de CO_2 viene controlada por la tasa de asimilación neta (A) y la conductancia estomática (g). Cuando (A) aumenta, (Pi) disminuye, lo que se refleja en un incremento de la eficiencia en el uso del agua (WUE) y una disminución de (Δ). Es por esto que Farquhar y Richards (1984) propusieron el uso de la discriminación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ como posible criterio de selección en un programa de mejora en condiciones de sequía. De acuerdo con esto, un valor bajo de Δ parecería un buen indicador de elevados valores de WUE, pero contrariamente una baja discriminación isotópica del carbono se ha relacionado con un bajo rendimiento y susceptibilidad al déficit hídrico en trigo (Morgan y col., 1993) y en cebada (Romagosa y Araus, 1991). Esto explica porqué la planta en condiciones óptimas selecciona el ^{12}C frente al ^{13}C , pero, por el contrario, en

condiciones de estrés la planta no puede seleccionar y la proporción $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ es superior en condiciones de déficit hídrico.

Se ha encontrado variabilidad genética de Δ en numerosos cultivos de importancia como agropiro (Read y col., 1991a), alfalfa (Johnson y Tieszen, 1994), cebada y arroz (Austin y col., 1989), trigo (Farquhar y Richards, 1984; Condon y col., 1987; Read y col., 1991b), triticale (Condon y col., 1987) y lenteja (Johnson y col., 1995), lo que abre posibilidades de su utilización como parámetro de selección de plantas por su mayor WUE, teóricamente de especial interés en condiciones de estrés hídrico ó estrés salino (Richards, 1992). El interés de Δ , radica en que es un parámetro que integra el comportamiento estomático durante un largo periodo de vida de la planta, lo que es muy útil en el caso de un estrés continuo.

Recientemente Handley y col. (1994) sugirieron que los genes que controlan Δ , en cebada, se encuentran en el cromosoma 4, curiosamente el mismo en el que otros autores han encontrado genes para otros caracteres importantes de adaptación a la sequía. De confirmarse este hecho se experimentaría un rápido avance en la selección a través de Δ mediante el uso de marcadores genéticos.

Índice de cosecha (HI)

La mejora convencional ha basado sus avances en dos factores fundamentales. En primer lugar, si consideramos directamente T y WUE, en el ajuste fenológico de los cultivos, haciendo coincidir la antesis en el momento más favorable para un llenado del grano adecuado. En segundo lugar en maximizar el HI mediante una translocación de reservas al grano en formación y, nuevamente, en un óptimo llenado del mismo. El peso del grano es un factor importante que sirve para determinar la calidad nutricional y de malta de la cebada. Este peso depende de la tasa de llenado y de la duración del periodo de llenado, presentando ambos factores influencia genética y ambiental, pero siendo esta última mucho más importante en la duración del periodo de llenado. La

relación de la tasa y la duración del periodo de llenado con la producción de grano ha sido muy estudiada en diversos cultivos. Sin embargo, especialmente en la duración, los resultados son bastante contradictorios, Así, puesto que la duración del llenado esta muy influenciada por factores ambientales como la temperatura, el peso final del grano esta más correlacionado con la tasa de llenado (Wiegand y Cuellar, 1981).

El índice de cosecha, en condiciones de estrés, puede incrementarse a través de la translocación de reservas (Blum y col., 1983; Ludlow y Muchow, 1988), ya que ésta no se ve afectada por el estrés hídrico en la misma medida que la fotosíntesis (Hsiao, 1973). En condiciones de sequía, la fotosíntesis se reduce casi totalmente en la última parte del llenado de grano, por tanto la translocación de reservas del tallo y de las hojas es muy importante para el rendimiento final.

Objetivos

Este trabajo se centra en el estudio de dos apartados: (1) adaptación diferencial de distintos genotipos de cebada de dos y de seis carreras en condiciones semiáridas Mediterráneas y (2) estudio del llenado del grano de estos genotipos en estas condiciones. Se estructura en cinco capítulos independientes, cada uno de ellos centrándose específicamente en los siguientes puntos:

1. Evaluar el avance genético debido a la mejora genética en cebadas españolas de dos y de seis carreras obtenidas en los últimos 50 años.
2. Comparar la productividad y la adaptación relativa de cebadas de dos y de seis carreras.
3. Caracterizar los parámetros de llenado de grano en cebada y determinar su influencia genética y ambiental.
4. Comparar el llenado de los granos laterales y centrales en cebadas de seis carreras, conocer su control genético o ambiental y ver si existe interacción entre ambos.

5. Determinar si a lo largo del llenado del grano el valor de translocación de nitrógeno es común en los distintos genotipos de cebadas y las causas genéticas y ambientales que lo determinan.

Para ello este trabajo se ha estructurado en cinco capítulos independientes, que abarca cada uno de los objetivos citados, incluyendo una introducción, materiales y métodos, resultados, discusión y conclusiones, común a todos ellos.

Bibliografía

- Acevedo E 1987:** Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water-limited Mediterranean environments. En: Drought Tolerance in Winter Cereals. J. P. Srivastava, E. Porceddu, E. Acevedo y S. Varma (Eds). John Wiley, NY.
- Ali-Dib T, PH Monneveux, JL Araus 1990:** Breeding durum wheat for drought tolerance. Analytical and synthetical approaches and their connections. Symposium on Wheat Breeding. Prospects and future approaches. Sofia, Bulgaria.
- Araus JL 1996:** Integrative physiological criteria associated with yield potential. En: Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers. (Reynolds, M.P; Rajaram, S.; McNab, A.,eds). CIMMYT. 150-167.
- Araus JL, M Nachit 1996:** Evaluation of morphological and physiological traits related with yield on durum wheat under Mediterranean conditions. Annual report 1995. ICARDA, Aleppo, Syria.

- Austin RB 1987:** Some crop characteristics of wheat and their influence on yield and water use. En: Drought Tolerance in Winter Cereals. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley & Sons, Chichester, 321-336.
- Austin RB, MA Ford, CL Morgan 1989:** Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. Agric. Sci. Camb.*, **112**, 295-301.
- Becker HC 1981:** Correlations among some statistical measures of phenotypic stability. *Euphytica*, **30**, 835-840.
- Blum A 1983:** Genetic and physiological relationships in plant breeding for drought resistance. *Agric. & Water Man.*, **7**, 195-205.
- Blum A, H Poiarkova, G Golan, J Mayer 1983:** Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post anthesis stress. *Field Crop Res.*, **6**, 51-58.
- Blum A 1988:** Plant Breeding for stress environment. CRC. Press. Boca Raton, Florida, 223p.
- Blum A 1989:** Physiological selection criteria for drought resistance. En: The future of cereals for human feeding and development of biotechnological research. De Wittmer, G. Chamber of commerce of Foggia. Italy.
- Blum A 1993:** Selection for sustained production in water-deficit environments. En: *International Crop Sci. I.* pp. 343-347.
- Blum A 1996:** Potential yield and drought resistance. Are they mutually exclusive?. En: Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers. (Reynolds, M.P.; Rajaram, S.; McNAB, A. eds). CIMMYT. 90-100.

- Bothmer R Von, N Jacobsen, R Jorgensen 1981:** Phylogeny and taxonomy in the genus *Hordeum*. En: Barley Genetics IV. Pro. 4th Barley Genetics. Symposium. Ed. M.J.C. Asher, Edinburgh University Press. Edimburgo, 13-21.
- Cantero-Martínez C, JM Villar, I Romagosa, E Fereres 1995:** Growth and yield responses of two contrasting barley cultivars in a Mediterranean environment. *Eur. J. Agron.*, 4(3), 317-326.
- Ceccarelli S 1987:** Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica*, 36, 265-273.
- Ceccarelli S 1989:** Wide adaptation: How wide?. *Euphytica*, 40, 197-205.
- Ceccarelli S, E Acevedo, S Grando 1991:** Analytical breeding for stress environments: Single traits, architecture of traits or architecture of genotypes. *Euphytica*, 56, 169-185.
- Clarke JM, I Romagosa 1981:** Evaluation of excised-leaf water loss rate for selection of durum wheat for dry environments. En: *Physiology/Breeding of winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments*, Acevedo, E., Conesa, A.P., Monneveux, P. y Srivastava, J.P. (eds.). INRA. Paris.
- Condon AG, RA Richards, GD Farquhar 1987:** Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Sci.*, 27, 996-1001.
- Agro-ecological Atlas of Cereal Growing in Europe 1992:** Changes in varietal distribution of cereals in central and western Europe. Volumen IV. p. 107.

Food And Agriculture Organization. Anuario 1994. Naciones Unidas. Yearbook, 48, 75-76.

Farquhar GD, R Richards 1984: Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.*, 11, 539-552.

Farquhar GD, J Ehleringer, AG Hubick 1989: Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 40, 503-537.

Handley LL, E Nevo, JA Raven, R Martinez-Carrasco, CM Scrimgeour, H Pakniyat, BP Foster 1994: Chromosome 4 controls potential use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) in barley. *J. Exp. Bot.*, 45(280), 1661-1663.

Hsiao TC 1973: Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 519-570.

Hubick K, GD Farquhar 1989: Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. *Plant Cell and Environment*, 12, 795-804.

Johnson RC, LL Tieszen 1994: Variation for Water-Use-Efficiency in Alfalfa Germplasm. *Crop Sci.*, 34, 452-458.

Johnson RC, FJ Muehlbauer, CJ Simon 1995: Genetic variation in water-use efficiency and its relation to photosynthesis and productivity in lentil germplasm. *Crop Science*, 35, 457-463.

- Jones RA, CO Qualset 1983:** Breeding crops for environmental stress tolerance. En: Collins, G.B.; Petolino, J.G. (eds.). Applications of Genetic Engineering to Crop Improvement, Nijhoff, 305-340.
- Levitt J 1972:** Responses of plants to environmental stress. Academic Press, New York.
- Ludlow MM, RC Muchow 1988:** Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for higher production per unit of precipitation. En: Bidinger, F.R.; Johansen C.(eds.). Drought Research Priorities for the Dryland Tropics. ICRISAT, Patancheru; 179-211.
- MAPA (Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación) 1984 a 1994.** Anuario de Estadística Agraria.
- MAPA (Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación) 1996.** Boletín mensual de Estadística Agraria. Enero-Febrero.
- Masle J, GD Farquhar, SC Wong 1992:** Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. Aust. J. Plant Physiol., **19**, 709-721.
- McCaig TN, I Romagosa 1991:** Water status measurements of excised wheat leaves: Position and age effects. Crop Sci., **31**, 1583-1588.
- Molina-Cano JL, LF Garcia del Moral, JM Ramos, MB Garcia del Moral, P Jimenez-Tejada, I Romagosa, F Roca de Togores 1990:** Quantitative phenotypical expression of three mutant genes in barley and the basis for defining an ideotype for Mediterranean environments. Theor. Appl. Genet., **80**, 762-768.

- Molina-Cano JL 1989:** La Cebada. Mundi-Prensa. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, España. 252 pp.
- Morgan JJ 1984:** Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **35**, 299-319.
- Morgan JA, DR LeCain, TN McCaigh, JS Quick 1993:** Gas exchange, carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *Crop Sci.*, **33**, 178-186.
- Passioura JB 1977:** Grain Yield, harvest index and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, **43**, 117-121.
- Poehlman JM 1985:** Adaptation and distribution. En: "Barley" American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D.C. Rasmusson ed. *Agronomy Series*, **26**, 1-17.
- Read JJ, DA Johnson, KH Asay, LL Tieszen 1991a:** Carbon isotope discrimination, gas exchange and water-use efficiency in crested wheat grass clones. *Crop Sci.*, **31**, 1203-1208.
- Read JJ, DA Johnson, SA Quarrie 1991b:** Carbon isotope discrimination, gas exchange, and yield of spring wheat selected for abscisic acid content. *Crop Sci.*, **31**, 139-146.
- Richards RA 1987:** Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. En: Srivastava, J.P.; Porceddu, E.; Acevedo, E; Varma S. (eds.). *Drought Tolerance in Winter Cereals*. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, England, 133-150.
- Richards RA 1992:** The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II Growth, water use and water use efficiency. *Aust. J. Agric. Res.*, **43**, 529-539.

Romagosa I, JL Araus 1991: La mejora genética vegetal para zonas con déficits hídricos. Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid. LXXXV, 349-366.

Romagosa I, JL Araus 1991: Genotype-environment interaction for grain yield and ¹³C discrimination in barley. En: Barley Genetics VI. Munckl (ed) Munksgaard Int. Publ. Copenhagen.

SAS Institute 1987. SAS/STAT. User's Guide for Personal Computer. Version 6, 4ª edición. Cary, N.Y. 846 pp.

Sinclair TR, MM Ludlow 1985: Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical legumes. Aust. J. Plant Physiol., **13**, 329-341.

Wiegand CL, JA Cuellar 1981: Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. Crop Sci., **21**, 95-101.



CHANGES IN ADAPTATION OF TWO- AND SIX-ROWED BARLEY RELEASES OVER TIME IN NORTHEASTERN SPAIN

Abstract

The objective of this study was to characterize grain yield and adaptation of barley cultivars released during the last five decades in Spain. Variations in carbon isotope discrimination (Δ) were examined to assess whether changes in adaptation could be partially explained by shifts in the genotypic water use efficiency (WUE) over time. Ten six-rowed and ten two-rowed barley genotypes were classified into three breeding groups according to their year of release from 1950 to 1993 in Spain. The genotypes were tested in eight trials carried out in northeastern Spain in a 4-year study. Mean yields varied among environments between 1.7 t ha⁻¹ and 5.8 t ha⁻¹. On average, and particularly for the most favorable environments, the newest releases showed the highest grain yields and carbon isotope discrimination values (Δ). Older cultivars seemed specifically adapted to the poorest sites, by having on average lower grain yields and lower Δ 's and, therefore, higher WUE. These values suggest a genetic association between high WUE and limited yield potential and specific adaptation to stressful conditions. Selection for increased yield and short straw under increasing favorable conditions, could have resulted in an indirect downward genetic shift in WUE.

Key words: *Hordeum vulgare* - Genotype x environment Interaction - AMMI-
Carbon isotope discrimination - Water use efficiency

Introduction

Genetic improvement has continuously increased yield potential of cereals over the last century under different and contrasting environments (see reviews in Feil, 1992; Slafer, 1994). Breeders have achieved larger gains in non-limiting growing conditions than

in stressful environments. However, increments in productivity in relative terms are comparable. Austin et al. (1989) found an average genetic advance of $30 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ when comparing 13 wheat varieties released in UK from 1830 to 1986 under near-optimal growing conditions. Perry and d'Antuono (1989) assessed the impact of breeding practices in 27 wheat varieties released in Western Australia from 1860 to 1980 which were tested in severe drought-prone environments. The average genetic advance obtained in Western Australia was $5.8 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. When expressed as percentage of yield mean, these genetic gains were similar: UK $0.36\% \text{ yr}^{-1}$, W. Australia $0.40\% \text{ yr}^{-1}$.

In rainfed environments like those found in Mediterranean areas, studies on the genetic improvement in yield potential are of limited value unless possible changes in adaptation are determined. This is of special relevance for barley, a drought-tolerant crop widely cultivated in semiarid and arid zones where rainfall and temperature regimes can greatly vary over time and space (Srivastava, 1987). There is ample evidence indicating that genetic improvement of barley yield, as in most grain crops, has been associated with reduced plant height and increased harvest index (HI) (Riggs et al., 1981; Martiniello et al., 1987). In contrast, Acevedo et al. (1991) suggested that important traits for high yield in six-rowed barleys grown in low-rainfall environments were, among others, tall stature and high straw yield. In general, breeders' efforts have been aimed at increasing yield potential, with the belief that this will confer wide adaptability on the improved varieties to large areas (Acevedo and Fereres, 1993). However, this approach may have decreased the ability of modern cultivars to cope with severe stresses that limit yield stability.

Passioura (1977), proposed that grain yield could be explained as the product of three components: namely total water use by the crop, water use efficiency (WUE), and HI. Hence the evolution of economic yield over time should be explained by changes in one or more terms of the equation. As mentioned above, a steady increase in HI has emerged as the main factor responsible for genetic gains in the last decades. Little is known, however, about how total water use and WUE (the ratio of plant biomass produced by unit water transpired) have evolved due to breeding practices. It seems that total water use has not increased significantly in modern Australian wheats (Siddique et

al., 1990a), or has even decreased (Siddique et al., 1990b). Furthermore, changes in total plant biomass over time show contradictory results in barley. Most authors conclude that biomass production has varied little in the last decades (e.g., Riggs et al., 1981; Jedel and Helm, 1994). Though some studies have found a total biomass increase with time (e.g., Martiniello et al., 1987; Boukerrou and Rasmusson, 1990). Therefore, no firm evidence on the evolution of WUE during the last decades can be drawn based either on plant biomass or on total water use. Since high WUE is generally recognized to be a trait of interest for genotypes grown in dry areas (Loss and Siddique, 1994), information on its evolution with time could indicate changes in genotypic adaptation to Mediterranean environments. In C_3 crops, WUE is related to carbon isotope discrimination (Δ) against ^{13}C (Farquhar and Richards, 1984; Ehdaie et al., 1991). Studies with wheat and barley have also pointed out existence of a positive relationship between grain yield and Δ in trials at different levels of water stress (Craufurd et al., 1991; Sayre et al., 1995). In addition, most studies have not detected a significant genotype by environment interaction ($G \times E$) for Δ (e.g., Hall et al., 1994) or, where significant, its magnitude was small compared with that of $G \times E$ for grain yield (Romagosa and Araus, 1991).

Herein, a genotype is considered stable if it yields well relative to the productive potential of test environments. If stability is demonstrated for a wide range of environments, a genotype is defined as having general or wide adaptation. On the contrary, if agronomic stability is shown over a limited range, a genotype is defined as having specific or narrow adaptation (Romagosa & Fox, 1993).

The objective of this study was to determine possible changes in the patterns of genotypic adaptation in grain yield of barley releases during the last five decades in northeastern Spain. Variations in carbon isotope discrimination were examined to assess whether shifts in adaptation could be partially explained by alteration in the genotypic WUE over time.

Materials and Methods

Ten six-rowed and ten two-rowed barley genotypes released during the last 50 years in Spain were used in this study (Table 1). The genotypes were classified into three breeding groups according to their year of release. Cultivars belonging to group A (released before 1960) and group B (released to 1985) have been extensively cultivated in Spain in the last decades. Those included in group C represent cultivars released after 1985.

The genotypes were tested in eight rainfed trials carried out in northeastern Spain in a 4-year study (1990-1993) involving four contrasting locations (Table 2). The experimental design at each trial was a randomized complete block with four replications. Plots consisted of six 6 m rows, spaced 20 cm, and seeded at rates of approximately 350 viable germs m⁻². At each location, conventional farming techniques were used.

Grains used for carbon isotope discrimination (Δ) analysis were oven-dried and ground to a fine powder. Each sample analyzed consisted of a balanced mixture of grain of the same genotype obtained from each of the four blocks of a particular trial. ¹³C/¹²C ratios were determined by mass spectrometry (Isotope Services, Inc. Los Alamos, NM 87544). The standard for comparison was a secondary standard calibration against Peedee belemnite (PBD) carbonate. Sample sizes of 5 to 10 mg were used, and precision of analysis was less than 0.10 ‰. Carbon isotope discrimination (Δ) was then calculated (‰). The values of δ^{13} C for the air was assumed to be -8.00 ‰ (Farquhar and Richards, 1984).

Data on grain yield and carbon isotope discrimination, independently for six- and two-rowed genotypes, were analyzed by a mixed model analysis of variance using SAS/STAT (SAS Institute, 1987), and considering environment and block effects as random factors. Partitioning of genotypic main effects for yield and Δ using a discrete grouping of genotypes into old, intermediate and new releases was preferred to a

covariance analysis using year of release as independent variable. This decision was taken given that barley breeding efforts have not been continuously distributed through time in Spain.

Since only one sample was obtained for Δ analysis in each genotype by environment combination, significance of $G \times E$ for Δ could not be tested by the ANOVA. A joint statistical analysis for grain yield involving six- and two-rowed cultivars was done by using the Additive Main Effects and Multiplicative Interaction (AMMI) model (for further details, see Gauch, 1992). AMMI first extracts genotype and environment main effects, and then uses principal component analysis to extract patterns from the $G \times E$ matrix.

When the first axis (IPCA1) explains most of $G \times E$, a feature of AMMI is the biplot representation which allows for an easy interpretation of $G \times E$. Average yields (on the X axis) and IPCA1 scores (on the Y axis) for both environments and genotypes are plotted on the same diagram. Genotypes are specifically adapted (i.e., show positive interaction) to those environments with the same sign for the IPCA1 scores. Genotypes with IPCA1 scores close to zero show relative wide adaptation to all environments used compared to the other genotypes in the trials. Genotypes and locations with different signs for their IPCA1 scores represent negative interaction.

Results

Mean yields varied among environments between 1.7 t ha⁻¹ (Z90) and 5.8 t ha⁻¹ (G92), which represents the range of productive situations commonly found in northeastern Spain. The poorest sites were Zaragoza and Artesa de Segre, with Bell-lloc and Gimenells showing higher overall productivities.

The ANOVA for grain yield for six-rowed barleys (Table 3) indicated that 63% of the total sum of squares was caused by environmental variation, with 3% and 18% of

the total variability corresponding to genotypic differences and G×E interaction, respectively. A non-significant trend of increased productivity over time was shown: group C had a higher mean yield (4.1 t ha⁻¹) than groups B (3.9 t ha⁻¹) and A (3.6 t ha⁻¹) (Table 4). The group consisting of the older cultivars was significantly worse than the others in the high-yielding sites, but had the highest mean in the four poor sites (Table 4) in the six-rowed. The amount of G×E explained by the interaction between environments and breeding groups was quite high (65%) suggesting common adaptation patterns for genotypes of similar time of release.

For two-rowed barleys, the partitioning of the ANOVA (Table 3) for grain yield showed that 78%, 5%, and 6% of the total sum of squares were due to environment, genotype and G×E effects, respectively. As suggested by the larger percentage of variability associated with G×E in six-rowed cultivars than in two-rows, the differential genotypic adaptation across environments was larger in those genotypes in comparison with two-rowed types. There were significant differences among breeding groups which explained 33% of the total genotypic variability. Mean yield of genotypes belonging to group C, the newest releases, was 4.2 t ha⁻¹ (Table 4) outyielding those of group B (3.9 t ha⁻¹) and A (3.4 t ha⁻¹). Groups C and B were significantly better than A in high-yielding environments, but not in the poorest sites (Table 4), even when the means of the formers were higher. The differential behavior among breeding groups to environments explained 41% of G×E sums of squares.

The combined AMMI analysis, which included six- and two-rowed barleys, and its associated biplot (Table 5, Figure 1) clearly summarized these adaptation patterns. Genotype, environment, and G×E interaction were all statistically significant. G×E accounted for about 13% of the total variation. According to a postdictive procedure (Gauch, 1992), the first three IPCAs were significant (Table 5). However, only IPCA1 was significant according to prediction (Gauch, 1992), which captured 61.5% of the interaction sum of squares. Thus, AMMI1 explained almost 88% of the total variation and was considered appropriate for studying G×E.

Average genotypic scores for IPCA1 were obtained in six- and two-rowed cultivars for each breeding group. Figure 1 shows the biplot for the AMMI1 model, in which genotypes are classified according to breeding groups. This biplot provides valuable information on changes in adaptation patterns in northeastern Spain with breeding progress during the last five decades. When examining breeding groups, large deviations from zero on the ordinate indicate specific adaptation to the environments of the same IPCA1 sign. A similar trend was seen for both six- and two-rowed cultivars. Older genotypes, included in group A with negative IPCA1 scores, showed positive interaction with poor environments (i.e., those with low average yields that also showed negative IPCA1 values) and outyielded modern ones in most of these trials. By contrast, the most recently released cultivars (group C) were especially well-adapted to the high-yielding environments. Genotypes of group B displayed a relatively wider adaptation to the environments, their IPCA1 scores being close to zero. The average performance of six- and two-rowed cultivars did not statistically differ (data not shown). The only evident difference between six- and two-rowed groups was that six-rowed barleys classified in group A exhibited larger interaction scores (more negative IPCA1 values) than the analogous group of two-rowed genotypes. However, this could be related to the fact that only one cultivar, 'Beka', was included in the breeding group A as two-rowed type.

Significant genotypic diversity in Δ was detected in both six- and two-rowed cultivars (Table 3). However, most of the total variation (up to 95% in the ANOVA for six-rowed types) was associated with environments, and G×E explained only 3.6% of the total sum of squares in both six- and two-rowed cultivars. The classification of genotypes into breeding groups accounted for most of the genotypic variation in Δ , explaining almost 95% of the observed differences among six-rowed cultivars. In fact, recently released materials (group C) had average Δ values of 16.3‰ (six-rowed) and 15.9‰ (two-rowed), significantly higher than those of group A: 15.7‰ (six-rowed) and 14.9‰ (two-rowed); genotypes included in group B had intermediate Δ values (Table 4). Group by environment interaction was small and not significant, in contrast with that for grain yield.

Mean Δ 's for environments could be used as indirect indicators of plant water

availability. The smaller the mean Δ , the larger the water stress. The correlation between mean Δ and yield was $r=0.46$ ($p=0.25$). There was a close relationship between yield and Δ for six- and two-rowed barleys according to their breeding group. Particularly, modern genotypes had higher Δ 's and higher yields under favorable conditions than older cultivars. Figure 2 shows the correlation coefficients between yield and Δ for each trial, for six- and two-rowed genotypes, plotted against the average trial yield. Poor environments had low positive (and even negative in one trial) correlations which increased with improved yield performance. For instance, two-rowed genotypes displayed significant correlations for trials yielding more than 3 t ha^{-1} , and six-rowed cultivars showed increasingly higher correlations but only significant in the best yielding environments (i.e., those exceeding 5 t ha^{-1}). These results express an increasing ability of Δ values to assess genotypic performance under improving growing conditions.

Discussion

In this study, the wide range of contrasting environments used to test genotypes (with mean yields between 1.7 and 5.8 t ha^{-1}) allows a characterization of genotypic adaptation patterns. Ceccarelli (1989) suggests a crossover point in the region of 2.5 - 3.0 t ha^{-1} as the environmental mean where most genotypes converge. Below this point, the highest yielding genotypes are defined as specifically adapted to severe stressed environments. By contrast, best yielding genotypes in environments above 3.0 t ha^{-1} are considered to possess a high yield potential but poor performance in stressful conditions.

The magnitude of $G \times E$ explained by breeding groups, which accounted for about 50% in both six- and two-rowed barleys, suggests changes in the adaptation pattern of genotypes with time of release. A trend toward increased yield potential is also present as newer cultivars have been released, as documented elsewhere for barley (e.g., Riggs et al., 1981; Wych and Rasmusson, 1983; Martiniello et al., 1987). Some authors conclude that this improved overall performance may have detrimental implications for yield stability in severe drought-prone environments (Srivastava, 1987; Ceccarelli and Grando, 1989),

since traits conferring drought resistance seems inappropriate for achieving high yields under favorable conditions (Acevedo et al., 1991). This has been indirectly shown by comparing yield responses of genotypes released at different years to varying environmental conditions. For instance, Jedel and Helm (1994) found that grain yields of a chronological series of barley cultivars grown in western Canada increased by 12.7 to 41.4 kg ha⁻¹ yr⁻¹, with the greater responses being in the more favorable environments.

Alternative patterns of productivity were demonstrated in this study by using AMMI analysis (Figure 1) and in Table 4. Six- and two-rowed genotypes belonging to group C (recently released cultivars) had a high yield potential which was fully expressed under favorable growing conditions. This is probably the result of intensive breeding for (and in) relatively non-stressed target environments, or may be the adoption of a selection strategy based on the concept of 'wide adaptation', in the belief that the material selected under favorable conditions would be superior in all productive situations to be found in Mediterranean Spain. However, genotypes belonging to group A (old cultivars) actually had equal or even higher yields than those of group C in poor rainfed environments (i.e., trials with average yield of 2.67 t ha⁻¹), although they were also characterized by a low yield potential, as suggested by their negative interaction with the best yielding trials in the AMMI1 model and poor average yields in the most favorable environments (Table 4). Representative of these old cultivars is six-rowed Albacete, which still leads the ranking of cultivated barleys in Spain. This fact arises the question whether selection strategies used in the last decades have been productive in breeding for extreme semiarid Spanish environments. Thus, barley genotypes bred during the past 25 years exhibit an increasingly higher yielding ability together with a poorer adaptation to severe drought-prone areas. The AMMI biplot (Figure 1) clearly demonstrates such phenomenon, with breeding group B displaying intermediate mean yield and IPCA1 score as compared with groups A and C.

The percentage of genotypic variation in Δ accounted for by the breeding groups (Table 3) was considerably larger than that observed for grain yield in six- and two-rowed barleys. Genotypic differences in Δ seemed relatively more constant among environments

than for grain yield. On average, older cultivars showed both lower mean yield and lower Δ , suggesting a genotypic association between high WUE and limited yield potential or with specific adaptation to stressful conditions, as discussed above. Richards (1987) did not find consistent differences between old and new wheat varieties in WUE measured in soil containers. In this study, breeding efforts, which progressively increased yield potential, also seemed to indirectly favor genotypes with progressively lowered WUE. This is consistent with the finding that high yielding genotypes grown under non limiting conditions are usually characterized by high Δ and, consequently, low WUE (Condon et al., 1987, Araus et al., 1993). In fact, grain yield was positively and significantly correlated with Δ mostly in those environments exceeding 4 t ha^{-1} , but was unrelated in the poorest yielding trials. Condon and Richards (1993) concluded that for wheat and other crop canopies the relationship between dry matter and Δ varies according to the degree to which water limits crop growth. Where water limitation is severe the relationship may be negative, as might be expected from the negative relationship between Δ and transpiration efficiency of leaf gas exchange. But when crops are grown under relatively favorable conditions the relationship between dry matter production and Δ tends to be positive.

Craufurd et al. (1991) in barley, and Sayre et al. (1995) in wheat, showed existence of a positive relationship between grain yield and Δ for wheat in severe stressed trials, which they attributed to a close association between yield, Δ and phenology (heading date). In fact, breeding for improved productivity under drought stress has often resulted in a genetic shift toward early flowering (Blum, 1988). In our study, the lack of any significant correlation between average yield and Δ with heading date across trials ($r_{(\text{yield-heading date})} = 0.31$ and $r_{(\Delta\text{-heading date})} = 0.32$ for two-rowed; and -0.01 and -0.10 for six-rowed respectively, $n=10$, $p>0.25$), indicates that drought escape was not the mechanism responsible for the association between high yield and high Δ among genotypes. Therefore, the genotypic increases in Δ over time, with the subsequent decrease in WUE, consequence of selection for high yield, have only favored the performance of newer cultivars when grown under near optimal growing conditions. In contrast, low Δ and thus, high WUE of genotypes, does not seem to always indicate specific adaptation to stressed environments; otherwise, a negative correlation with grain yield would be expected in low yielding trials. For instance, two-rowed 'Beka', a cultivar released in the 50's, had the

lowest average yield (3.4 t ha^{-1}) and Δ (14.9 ‰) across trials of all 20 varieties, but did not exhibit an outstanding performance in poor environments, especially when compared with old six-rowed types (see IPCA1 values for groups A6 and A2, Figure 1). Similar genotypic behavior has been found on studies in wheat (Morgan et al., 1993), suggesting that low Δ can also be associated with low yield and stress susceptibility in small grain cereals.

Acknowledgements

We thank Drs. RB Austin and A Blum for their valuable comments on the manuscript. We are also grateful to Dr. JM Lasa and Mrs. B. Medina for conducting the trials at El Vedado (Zaragoza). This research was partially supported by INIA 9680-92 and CICYT AGF95-1008-C05

References

- Acevedo, E., P.Q. Craufurd, R.B. Austin and P. Pérez-Marco, 1991: Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J. Agric. Sci.* **116**, 23-36.
- Acevedo, E., and E. Fereres, 1993: Resistance to abiotic stresses. In: M.D. Hayward, N.O. Bosemark and I. Romagosa (eds.), *Plant Breeding. Principles and prospects*, 406-421. Chapman & Hall. London.
- Araus, J.L., M.P. Reynolds and E. Acevedo, 1993: Leaf posture, grain yield, leaf structure, and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.* **33**, 1273-1279.
- Austin, R.B, M.A. Ford, and C.L. Morgan, 1989: Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. Agric. Sci.* **112**, 295-301.

- Blum, A.: Plant breeding for stress environments. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida.
- Boukerrou, L., and C. Rasmusson, 1990: Breeding for high biomass yield in spring barley. *Crop Sci.* **30**, 31-35.
- Ceccarelli, S., 1989: Wide adaptation: How wide?. *Euphytica* **40**, 197-205.
- Ceccarelli, S., and S. Grando, 1989: Efficiency of empirical selection under stress conditions in barley. *J. Genet. Breed.* **43**, 25-31.
- Condon, A.G., R.A. Richards, and G.D. Farquhar, 1987: Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Sci.* **27**, 996-1001.
- Condon, A.G. and R.A. Richards, 1993: Exploiting genetic variation in transpiration efficiency in wheat: an agronomic view. In J.R. Ehleringer, A.E. Hall and G.D. Farquhar (eds) *Stable isotopes and plant carbon-water relations* Academic press new York. pp 453-450.
- Craufurd, P.Q., R.B. Austin, E. Acevedo, and M.A. Hall, 1991: Carbon isotope discrimination and grain yield in barley. *Field Crops Res.* **27**, 301-313.
- Ehdaie, B., A.E. Hall, G.D. Farquhar, H.T. Nguyen, and J.G. Waines, 1991: Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.* **31**, 1282-1288.
- Farquhar, G.D., and R.A. Richards, 1984: Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes, *Aust. J. Plant Physiol.* **11**, 539-552.
- Feil, B., 1992: Breeding progress in small grain cereals. A comparison of old and modern cultivars. *Plant Breeding* **108**, 1-11.
- Gauch, H.G., Jr., 1992: *Statistical analysis of regional yield trials*. Elsevier. Amsterdam

- Hall, A.E., S. Thiaw, and D.R. Krieg, 1994: Consistency of genotypic ranking for carbon isotope discrimination by cowpea grown in tropical and subtropical zones. *Field Crops Res.* **36**, 125-131.
- Jedel, P.E., and J.H. Helm, 1994: Assessment of western canadian barleys of historical interest: I. Yield and agronomic traits. *Crop Sci.* **34**, 922-927.
- Loss, S.P., and K.H.M. Siddique, 1994: Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. *Advances in Agronomy* **52**, 229-277.
- Martiniello, P., G. Delogu, M. Odoardi, G. Boggini, and A.M. Stanca, 1987: Breeding progress in grain yield and selected agronomic characters of winter barley (*Hordeum vulgare* L.) over the last quarter of a century. *Plant Breeding* **99**, 289-294.
- Morgan, J.A., D.R. Lecain, T.N. McCaig, and J.S. Quick, 1993: Gas exchange, carbon isotope discrimination, and productivity in winter wheat. *Crop Sci.* **33**, 178-186.
- Passioura, J.B., 1977: Grain yield, harvest index and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* **43**, 117-120.
- Perry, M.W., and M.F. D'Antuono, 1989: Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust. J. Agric. Res.* **40**, 457-472.
- Richards, R.A., 1987: Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. In: J.P. Srivastava, E. Porceddu, E. Acevedo, and S. Varma (eds.), *Drought Tolerance in Winter Cereals*, 133-149. John Wiley & Sons Ltd.

- Riggs, T.J., P.R. Hanson, N.D. Start, D.M. Miles, C.L. Morgan, and M.A. Ford, 1981; Comparison of spring barley varieties grown in England and Wales between 1880 and 1980. *J. Agric. Sci.* **97**, 599-610.
- Romagosa, I., and J.L. Araus, 1991: Genotype-environment interaction for grain yield and ¹³C discrimination in barley. *Barley genetics VI*: 563-567.
- Romagosa, I., and P.N. Fox, 1993: Genotype x environment interaction and adaptation M.D. Hayward, N.O. Bosemark and I. Romagosa (eds.), *Plant Breeding. Principles and prospects*, 373-390. Chapman & Hall. London.
- SAS Institute, 1987: *SAS/STAT Guide for Personal Computers, Version 6*. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- Sayre, K.D., E. Acevedo, and R.B. Austin, 1995: Carbon isotope discrimination and grain yield for three bread wheat germplasm groups grown at different levels of water stress. *Field Crops Res.* **41**, 45-54.
- Siddique, K.H.M., R.K. Belford, and D. Tennant, 1990a: Root:shoot ratios of old and modern, tall and semidwarf wheats in Mediterranean environment. *Plant and Soil* **121**, 89-98.
- Siddique, K.H.M., D. Tennant, M.W. Perry, and R.K. Belford, 1990b: Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* **41**, 431-447.
- Slafer, G.A., 1994: *Genetic improvement of field crops*. Marcel Dekker Inc. New York.
- Srivastava, J.P., 1987: Barley and wheat improvement for moisture limiting areas in West Asia and North Africa. In: J.P. Srivastava, E. Porceddu, E. Acevedo, and S. Varma (eds.), *Drought Tolerance in Winter Cereals*, 65-78. John Wiley & Sons Ltd.

Wych, R.D. and D.C.Rasmusson, 1983: Genetic improvement in malting barley cultivars since 1920. *Crop Sci.* **23**, 1037-1040.

Table 1. Genotypes, year of release, origin and classification in breeding groups

Breeding Groups	Six-rowed			Two-rowed		
	Genotype	Release	Origin	Genotype	Release	Origin
A (before 1960)	AD-8	1950	Spain	Beka	1954	France
	Albacete	1954	Spain			
	Hatif de Grignon	1937	France			
	Pane	1950	Spain			
B (1960-1985)	Barberousse	1980	France	Alpha	1972	France
	Dacil	1982	Spain	Iranis	1983	Germany
	Dobla	1979	Spain	Kym	1978	England
	Plaisant	1982	France	Mogador	1982	France
				Tipper	1985	England
				Zaida	1985	Spain
C (last 10 years)	Orria	1993	Spain	Albada	1990	Spain
	Roxana	1992	Spain	Alexis	1991	Germany
				Cameo	1987	England

Table 2. Trial characterization and climatic data.

Location	Coordinates	Soil type	Trial code	Sowing date	Anthesis date ^a	Average temperatures and rainfall (grain filling period)				
						Rainfall (vegetative period) R (mm)	T _{max}	T _{mean}	T _{min}	R (mm)
Artesa de Segre	42°11'N, 0°32'E	Fluventic Xerochrept	A93	19/11/92	3/5/93	182.4	23.1	16.6	10.1	89.0
Bell-lloc d'Urgell	41°40'N, 0°41'E	Xeric Torriort hent	B91	21/2/90	1/5/91	375.4	22.9	15.6	8.4	37.5
Gimenells	41°36'N, 0°13'E	Xerollic Paleorth id	G90	10/1/90	18/4/90	89.6	25.6	18.7	11.9	70.8
			G91	21/11/90	26/4/91	216.6	22.5	15.5	8.5	19.0
			G92	8/11/91	21/4/92	145.4	24.8	18.4	12.1	122.3
			G93	20/11/92	19/4/93	138.2	23.9	17.2	10.5	102.2
El Vedado (Zaragoza)	41°52'N, 0°47'O	Typic Calciort hid	Z90	22/11/89	28/4/90	142.3	24.6	17.4	10.2	79.9
			Z93	17/11/92	24/4/93	129.0	21.2	15.5	9.7	104.8

^a Earliest flowering genotype, Dobla

Table 3. Analyses of variance for grain yield and for carbon isotope discrimination (Δ) of 10 two-rowed and 10 six-rowed barley genotypes grown at eight environments.

Source of variation	Grain yield (t ha ⁻¹)						Carbon isotope discrimination, Δ (‰) ^a								
	df	Six-rowed		Two-rowed		df	Six-rowed		Two-rowed		df	Six-rowed		Two-rowed	
		Mean Squares	R ² (%)	Mean Squares ^b	R ² (%)		Mean Squares	R ² (%)	Mean Squares	R ² (%)		Mean Squares	R ² (%)	Mean Squares	R ² (%)
Environment (E)	7	78.03 **	62.5	109.53 **	78.2	7	34.06 **	95.0	28.76 **	91.6					
Block/E	24	2.86 **	7.8	1.93 **	4.7	--									
Genotype (G)	9	2.73 ns	2.8	5.60 **	5.1	9	0.39 **	1.4	1.18 **	4.8					
Breeding group (B)	2	5.05 ns	41.1	8.35 *	33.1	2	1.65 **	94.3	2.80 **	52.8					
G/B	7	2.07 ns	58.9	4.81 **	66.9	7	0.03 ns	5.7	0.71 **	47.2					
G x E	63	2.46 **	17.7	0.90 **	5.8	63	0.14 nt	3.6	0.13 nt	3.6					
B x E	14	7.19 **	65.0	1.66 *	41.0	14	0.12 ns	18.9	0.16 ns	29.1					
G/B x E	49	1.11 **	35.0	0.68 **	59.0	49	0.15 nt	81.1	0.11 nt	70.9					
Error	216	0.37	9.1	0.30	6.5	--									

^a Only one sample was available for each genotype by environment combination

^b Hypothesis constructed based on a mixed model

^c Semipartial R², fraction of sum of squares associated to each main effect or interaction
nt, non-testable term; ns, P>0.05; *, 0.05<P<0.01; **, P<0.01

Table 4. Average grain yield (t ha^{-1}) and carbon isotope discrimination (Δ in ‰) of 10 six-rowed and 10 two-rowed barley genotypes classified in three breeding group based on the year of release grown at eight environments

	Breeding Groups	Six-rowed		Two-rowed	
		Grain yield	Δ	Grain yield	Δ
All sites Mean yield = 3.89	A	3.63 a	15.70 a	3.40 a	14.87 a
	B	3.88 a	15.95 b	3.92 b	15.90 b
	C	4.10 a	16.25 c	4.21 b	15.98 b
Four high-yielding sites Mean yield = 5.12	A	4.13 a	15.83 a	4.31 a	14.95 a
	B	5.32 b	16.00 a	5.21 b	15.69 b
	C	5.69 b	16.47 b	5.86 c	16.23 c
Four poor-yielding sites Mean yield = 2.67	A	3.13 a	15.57 a	2.49 a	14.78 a
	B	2.44 a	15.89 a	2.63 a	16.11 c
	C	2.50 a	16.03 a	2.56 a	15.72 b

Table 5. Analysis of variance for grain yield using the AMMI model for 20 six- and two-rowed barley genotypes at eight environments.

Source of variation	df	Sum of squares	R ^{2a}	F-test ^b
Environment (E)	7	1286.1	69.3	33.13 **
Block/E	24	98.3	5.3	11.65 **
Genotype (G)	19	76.8	4.1	2.27 **
G x E	133	236.9	12.8	5.06 **
IPCA1	25	145.6	61.5	27.32 **
IPCA2	23	37.4	15.8	10.19 **
IPCA3	21	25.6	10.8	10.97 **
Residual	64	28.3	11.9	1.26 ns
Error	456	160.5	8.6	

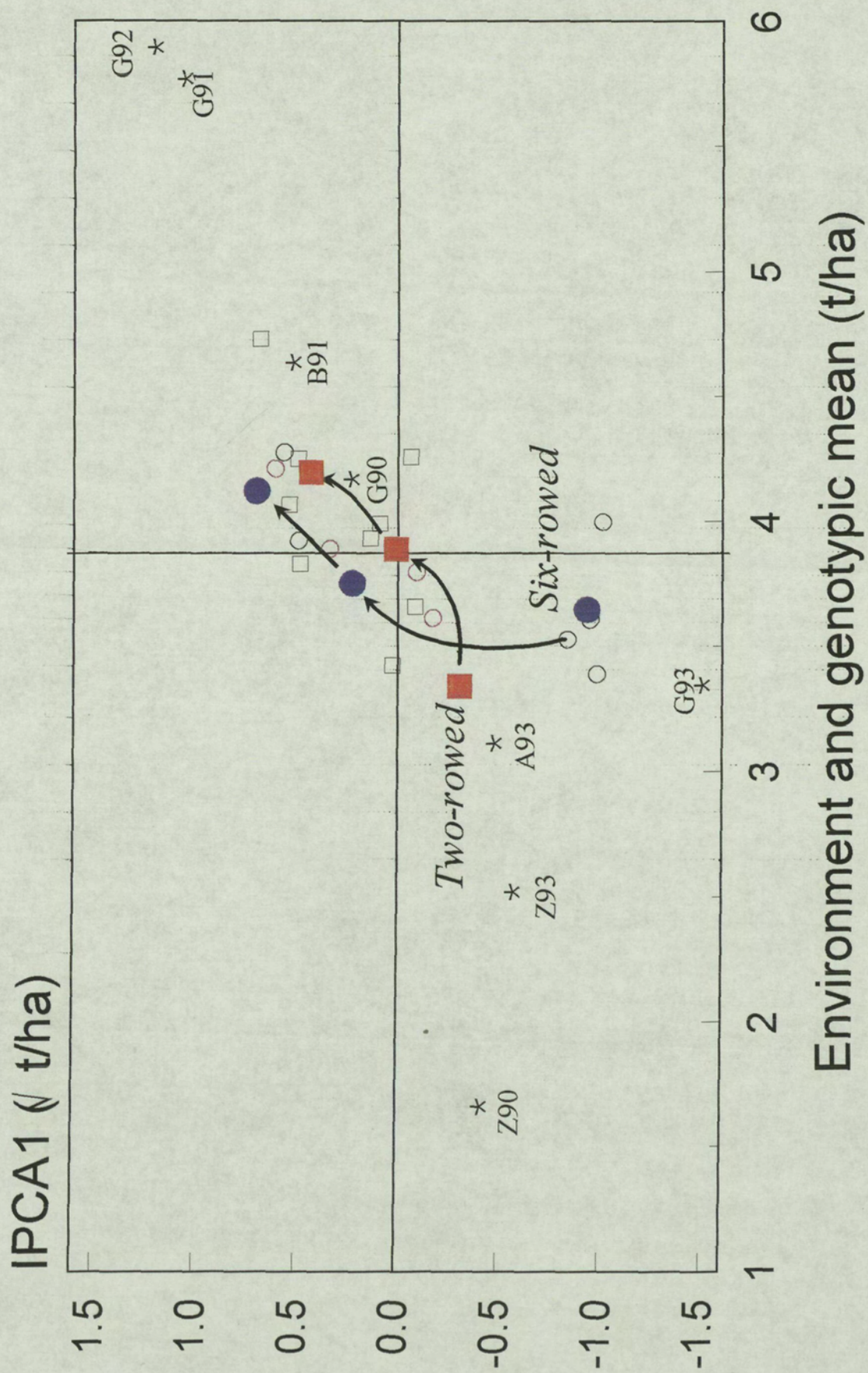
^a Semipartial R², fraction of sum of squares associated to each main effect or interaction

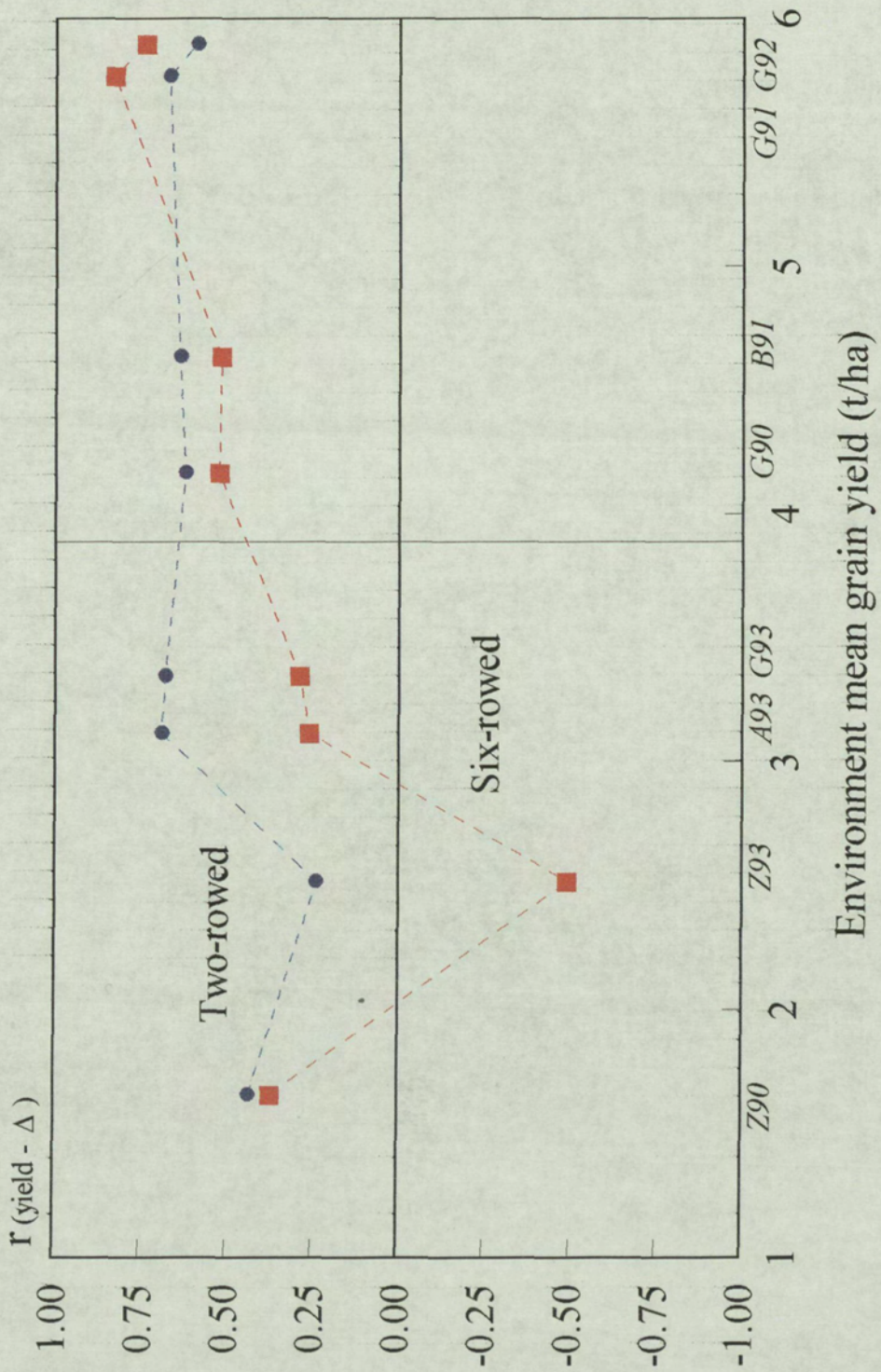
^b Hypothesis constructed based on a mixed model, the significance of the IPCAs based on postdiction
 ns: $P > 0.05$; *: $0.05 > P > 0.01$; **: $P < 0.01$

FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Biplot of the AMMI model for grain yield of 10 six-rowed (○) and 10 two-rowed (□) barley cultivars classified in three breeding groups according to the year of release and grown at eight trials. The characters ● and ■ represent the centroid for each breeding groups. The arrows show the breeding process from older to newer releases. The vertical line represents the grand mean of the experiment.

Figure 2. Correlation coefficients of the relationship between grain yield and carbon isotope discrimination (Δ) at each trial plotted against the corresponding environmental means for grain yield. Correlations performed independently for two-rowed (○) and six-rowed (□) genotypes. Trials with $r > 0.63$ are statistically significant at the 0.05 probability level. The vertical line represents the grand mean of the experiment.





ADAPTACION DE CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE ESPAÑOL

Introducción

La cebada ocupa el cuarto lugar en importancia entre los cereales, después del trigo, maíz y arroz (Poehlman, 1985), siendo una de las primeras plantas domesticadas (Hockett y Nilan, 1985). En las últimas décadas el área de cebada cultivada en el mundo ha aumentado más rápidamente que la de otros cereales como el arroz y el trigo (López Bellido, 1990), manteniendo también sus rendimientos. Las causas de la importancia de este cultivo se deben, por un lado, a su amplia adaptación ecológica, y, por otro, a su utilización tanto para alimentación animal como humana, y a la gran calidad de su malta para la fabricación de cerveza.

Las cebadas cultivadas se pueden clasificar en cebadas de dos carreras (*Hordeum vulgare distichum*) y cebadas de seis carreras (*Hordeum vulgare hexastichum*). En ambas se insertan sobre cada articulación del raquis y en el mismo punto, tres espiguillas, siendo fértiles las tres en las cebadas de seis carreras y estériles las laterales y fértil la central en las cebadas de dos carreras. Parece ser que, a pesar de las dudas existentes respecto a los caminos seguidos en la domesticación de la cebada, la cebada de dos carreras precedió a la de seis carreras en la evolución, originándose éstas por mutación ya que el carácter de dos carreras es controlado por un alelo dominante sobre el alelo recesivo de seis carreras, siendo las mutaciones de dominante a recesivo mucho más frecuentes que a la inversa. En cuanto al origen de las cebadas españolas parece muy probable que las de seis carreras procedan del norte de Africa, pudiendo ser Marruecos el posible centro de origen (Molina-Cano y col., 1987), mientras que el origen de las de dos carreras todavía no es claro a pesar de las grandes diferencias morfológicas que existen entre las cebadas indígenas españolas y las variedades de origen europeo (Molina-Cano, 1989). Estudios realizados sobre caracteres morfológicos y sobre dos grupos de proteínas del grano de cebada (Moralejo y col., 1994), postulan la existencia de ancestros locales para la mayoría de las cebadas españolas de dos carreras estudiadas y su posible domesticación *in situ*.

La cebada generalmente se cultiva en una amplia diversidad de ambientes debido a su gran capacidad de adaptación a condiciones marginales de clima y suelo. Se considera como un cultivo resistente a la sequía, por lo que unas dos terceras partes de la producción mundial de cebada se dan en regiones semiáridas. Sin embargo, la cebada responde bien a lluvias más abundantes o al riego, aumentando el rendimiento. En realidad, más que ser resistente a la sequía, la cebada “escapa” del estrés hídrico que suele ocurrir durante el periodo de floración y llenado del grano, ahora bien, la falta de agua durante las etapas de iniciación floral y anthesis puede afectar en gran manera al rendimiento. La sequía antes del espigado puede reducir el número de flores por espiga y la capacidad de ahijamiento de la planta, mientras que durante o después del espigado reduce el número de granos por espiga y el peso de éstos (López Bellido, 1990).

En numerosas ocasiones la mejora del rendimiento de la cebada se ha conseguido seleccionando para el propio rendimiento o para factores que pueden reducir las pérdidas de rendimiento, como son el encamado, resistencia a enfermedades, el desgrane y muchos otros factores morfológicos o fisiológicos. Los criterios de calidad que son importantes en la cebada que se utiliza para alimentación animal, también lo son en la cebada que se utiliza para malta (Molina-Cano y col., 1995), y, por ello se sugiere la mejora simultánea para ambos tipos de cebada en los programas de mejora. Se han realizado estudios comparando rendimientos y características agronómicas y morfológicas del grano, entre cebadas de dos y de seis carreras, obteniendo diferentes resultados. Así, en ensayos realizados en Japón encontró que el tamaño del grano y el peso de 1000 granos era superior para las cebadas de dos carreras mientras que las de seis eran superiores a las de dos en rendimiento (Nonaka, 1991; Yosihira y col., 1994). Portmann y col. (1991) en estudios realizados con líneas isogénicas de dos y de seis carreras en el oeste de Australia vieron que, las cebadas de seis carreras presentaban en general mayores rendimientos y valores de ADF (fibra ácido detergente) e Índice de cosecha elevados, mientras que las de dos carreras presentaban valores superiores de altura, tamaño de grano, biomasa, peso hectolítrico y peso del grano. Estudios realizados en Francia por Le Gouis (1992) entre cebadas de dos y de seis carreras, manifestaron también que las



cebadas de seis carreras presentaban mayores rendimientos que las de dos, presentando éstas un elevado peso de 1000 granos y una alta capacidad de ahijamiento. Spunnar y col. (1989) encontraron resultados similares respecto al rendimiento de las cebadas de seis y de dos carreras en Checoslovaquia, mientras que estos rendimientos eran superiores para las cebadas de seis carreras en ensayos realizados en 1992 (Spunnar y col., 1992). El-Jamal (1996) en ensayos realizados en el noreste de Siria en condiciones de secano muy riguroso comparando cebadas de dos y de seis carreras, encontró que los genotipos de dos carreras eran superiores en rendimiento grano y peso de 1000 granos a los de seis carreras, lo que en ambientes secos podría estar relacionado con un menor número de días hasta anthesis y madurez, es decir, sería una “estrategia de escape”. Estudios más recientes efectuados en Canadá, Ontario, Manitoba y Alberta , encuentran que las cebadas de dos carreras presentan rendimientos más elevados y más estables en los diferentes ambientes que las de seis (Kong y col., 1994).

En España, como señala López Bellido sin especificar las fuentes, el rendimiento de las cebadas de dos carreras es superior a las de seis carreras, 2.500 kg/ha y 1.900 kg/ha respectivamente. Sin embargo, deberían tenerse en consideración varios factores como las condiciones de clima y suelo que reúnen las zonas donde se cultiva la cebada, y, el hecho de que la mayor parte de las zonas productoras de cebadas de seis carreras, coinciden con las áreas de menos pluviometría, determinando su bajo peso específico y menores rendimientos, lo que hace que su calidad no sea tan satisfactorio como para las cebadas de dos carreras (López Bellido, 1990).

Estudios comparativos entre cebadas de dos y seis carreras en cuanto a rendimiento y otros parámetros de producción , bajo distintas condiciones de cultivo, deberían servir de ayuda a la hora de tomar decisiones, ya sea para una recomendación apropiada de variedades de cebada para el cultivo a los agricultores, o para su aplicación en programas de mejora genética, aunque estos estudios no se han realizado en España de un modo sistemático.

Objetivos

- 1.- Evaluar la respuesta varietal a cambios ambientales de diez genotipos de cebada de dos carreras y diez genotipos de cebada de seis carreras en relación a parámetros productivos: rendimiento y calidad del grano.
- 2.- Estudiar la estabilidad de los rendimientos de las variedades de dos y de seis carreras en los distintos ambientes.

Materiales y métodos

Diseño experimental y material vegetal

Se ensayaron 20 genotipos de cebadas, diez de dos carreras y diez de seis carreras descritos en la Tabla 3.1, durante cuatro años consecutivos (1990, 1991, 1992 y 1993), sembrados en un total de ocho ambientes del noreste español. Tres de las localidades están cercanas a Lleida (Artesa de Segre, Bell-lloc d'Urgell, y Gimènells) y una cercana a Zaragoza (El Vedado). Las características de estos ambientes se hallan resumidas en la Tabla 3.2. La denominación de estos ensayos es la siguiente: ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93. El diseño experimental en cada ambiente consistió en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela estaba formada por seis surcos de 4,5 metros de longitud a 20 cm de separación. La dosis de siembra empleada fue de 350 semillas/m².

Metodología utilizada

Los datos de rendimiento grano se obtuvieron en todos los ensayos considerando los 20 genotipos y las cuatro repeticiones. En cada parcela se determinó también el peso hectolítrico en kg/hl además del rendimiento grano en kg/ha.

Tabla 3.1. Genotipos, año de obtención, origen y clasificación en grupos de mejora.

Grupos de Mejora	SEIS CARRERAS			DOS CARRERAS		
	Genotipo	Año	Origen	Genotipo	Año	Origen
A (anterior a 1960)	AD-8	1950	España	Beka	1954	Francia
	Albacete	1954	España			
	Hatif de Grignon	1937	Francia			
	Pane	1950	España			
B (1960-1985)	Barbarrosa	1980	Francia	Alpha	1972	Francia
	Dacil	1982	España	Iranis	1983	Alemania
	Dobla	1979	España	Kym	1978	Inglaterra
	Plaisant	1982	Francia	Mogador	1982	Francia
				Tipper	1985	Inglaterra
				Zaida	1985	España
C (últimos 10 años)	Orria	1993	España	Albada	1990	España
	Roxana	1992	España	Alexis	1991	Alemania
Cameo				1987	Inglaterra	

Tabla 3.2. Características climáticas y descripción de los ocho ensayos.

Localidad	Código ambiente	Coordenadas	Clasificación suelos	FS†	FA‡ primer genotipo (Dobla)	Precipitación (periodo vegetativo)	Promedio de T ^{as} y Precipitación (periodo llenado de grano)			
							T _{max}	T _{med}	T _{min}	P(mm)
Artesa De Segre	ARTE93	42°11'N, 0°32'E	Fluventic Xerochrept	19-11-92	03-05-93	182.4	23.1	16.6	10.1	89.0
Bell-lloc D'Urgell	BELL91	41°40'N, 0°41'E	XericTorrior-thent	21-02-90	01-05-91	375.4	22.9	15.6	8.4	37.5
Gimenells #	GIME90	41°36'N, 0°13'E	Xerollic	10-01-90	18-04-90	89.6	25.6	18.7	11.9	70.8
	GIME91		Paleorthid	21-11-90	26-04-91	216.6	22.5	15.5	8.5	19.0
	GIME92			08-11-91	21-04-92	145.4	24.8	18.4	12.1	122.3
	GIME93			20-11-92	19-04-93	138.2	23.9	17.2	10.5	102.2
El Vedado (Zaragoza)	ZARA90	41°52'N, 0°47'O	Typic Calciorthid	22-11-89	28-04-90	142.3	24.6	17.4	10.2	79.9
	ZARA93			17-11-92	24-04-93	129.0	21.2	15.5	9.7	104.8

#: Es una zona de regadío con alto nivel freático.

†: fecha de siembra.

‡: fecha de antesis.

Tratamiento estadístico.-

Para la realización del análisis de varianzas se utilizó el paquete estadístico SAS/STAT (SAS Institute, 1989). En el estudio estadístico se consideró en todos los casos el factor genotipo como factor fijo, mientras que el factor ambiente se consideró como aleatorio. Si el resultado del análisis de varianza señaló diferencias significativas en alguno de los factores, se pasó a comparar las medias mediante el test de mínima diferencia significativa (mds) a un nivel de significación $p < 0,05$. Paralelamente, los efectos Genotipo y la interacción GE fueron subdivididos de acuerdo al tipo de cebada, de dos y de seis carreras, de un modo independiente.

Para describir la interacción GE y profundizar en su naturaleza, existen distintas metodologías por lo que se refiere al punto de vista estadístico, mediante las que se intenta estimar la estabilidad de los genotipos en distintos ambientes durante varios años. Entre los métodos propuestos encontramos los métodos no paramétricos que están basados en las ordenaciones de los genotipos. Estos métodos presentan una serie de ventajas:

- 1.-No hay que asumir aditividad de los efectos principales, normalidad y homogeneidad de varianzas y respuesta lineal al aumento ambiental del rendimiento potencial.
- 2.-No son sensibles a los errores de medición.
- 3.-Las medidas de adaptación no están influenciadas por el comportamiento genotípico en ambientes extremos.

Entre los métodos no paramétricos se ha utilizado el análisis de rangos (Romagosa y Fox, 1993; Fox y col., 1997) para poder determinar la estabilidad de los diferentes genotipos en varios ambientes. De acuerdo con este método, la representación gráfica de las medias de los rangos de los distintos genotipos de dos y de seis carreras respecto a la desviación típica de los rangos en los distintos ambientes, permite tener una idea más clara de esta estabilidad.

Resultados

La tabla del ANOVA (Tabla 3.3) refleja una partición de los efectos entre ambientes, variedades y su interacción del 69, 4 y 13%, valores muy próximos a los establecidos por De Lacy y col. (1990) para un conjunto de más de 100 ensayos de 20 especies. El rendimiento medio en los ocho ambientes varió entre 1,6 en ZARA90 y 6,2 t/ha en GIME92, existiendo una buena distribución de valores intermedios. Los ambientes de menor rendimiento fueron Zaragoza y Artesa. Bell-lloc y Gimènells permitieron rendimientos superiores, con la excepción del año 93, en el que el rendimiento medio de Gimènells fue claramente inferior al de los otros tres años. Las diferencias entre los rendimientos genotípicos medios fueron, naturalmente, mucho menores.

Tabla 3.3. Análisis de varianza y coeficiente de determinación (R^2) para el rendimiento grano en 20 genotipos de cebada (diez de dos carreras y diez de seis carreras) en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (GL representa los grados de libertad, SC suma de cuadrados, C.M. cuadrados medios y SIGNF. significación de la prueba F).

RENDIMIENTO (t ha ⁻¹)					
Fuente de variación	Gl	S.C.	R ² (%)	C.M.	SIGNF.
Total	639	1856,7			
Ambiente(E)	7	1285,4	69,2	183,61	**
Blq/E	24	97,2	5,2	4,05	**
Genotipo	19	76,7	4,1	4,04	**
Carreras	1	2,6	3,5	2,66	ns
Dentro de Dos	9	50,0	65,3	5,56	**
Dentro de Seis	9	24,5	32,0	2,73	ns
GE	133	236,9	12,7	1,78	**
Car x E	7	25,9	11,0	3,70	**
D.Dos x E	63	56,8	24,0	0,90	**
D.Seis x E	63	154,9	65,4	2,46	**
Error	456	160,4		0,35	

*, p<0,05 ; ** , p<0,01; ns = no significativo

No se detectaron diferencias respecto al número de carreras para el conjunto de los veinte genotipos, pero si se analizan estos genotipos de manera independiente puede verse que las cebadas de seis carreras no presentan variabilidad entre ellas mientras que las de dos carreras sí (Tabla 3.3). Se obtuvieron las medias de rendimiento para los dos tipos de cebada, de dos y de seis carreras, para cada ambiente y para el conjunto de los ocho ambientes (Tabla 3.4), no detectándose diferencias significativas en ellos para el conjunto de ambientes, pero sí hay diferencias para cada ambiente particular.

Tabla 3.4. Medias y separación de medias para el rendimiento grano en cebadas de dos y seis carreras en ocho ensayos (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 Y ZARA93).

Carreras	Arte93	Bell91	Gime90	Gime91	Gime92	Gime93	Zara90	Zara93	General
Dos	3.18 a	4.88 a	4.28 a	5.92 a	6.24 a	2.96 a	1.60 a	2.56 a	3.95 a
Seis	3.05 a	4.40 b	4.09 a	5.62 a	5.55 b	3.71 b	1.71 a	2.42 a	3.82 a

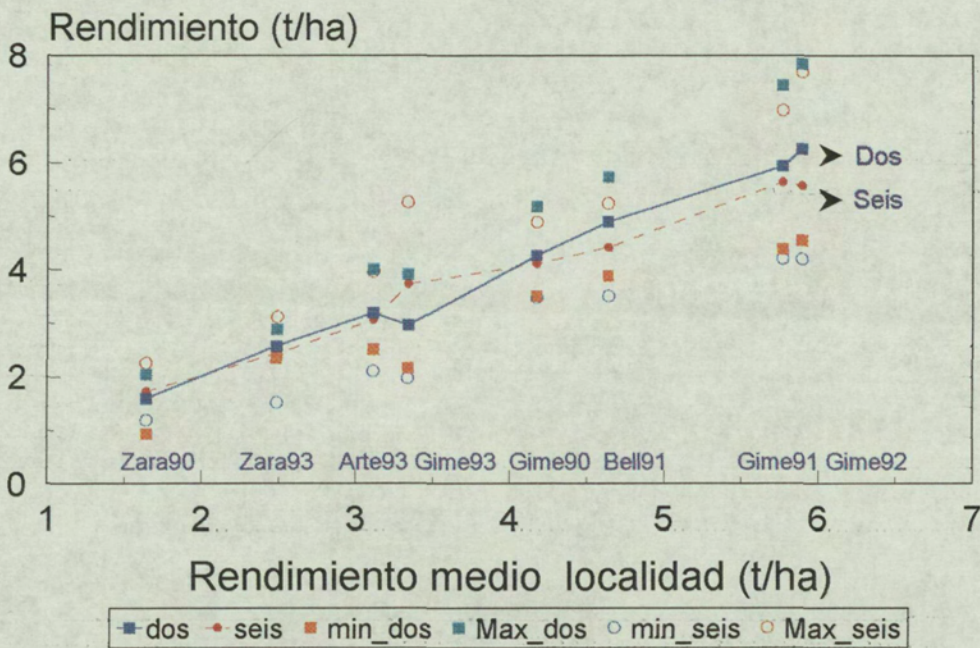
Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

En la Figura 3.1 se ha representado el rendimiento medio de las diferentes variedades de dos y de seis carreras en los distintos ambientes, viendo que, en los genotipos de dos carreras existe cierta tendencia a presentar rendimientos medios algo superiores a los genotipos de seis carreras, pero, si se comparan los valores máximo y mínimo de cada genotipo en cada ambiente, las diferencias son bastante reducidas.

Teniendo en cuenta que al considerar el conjunto de los veinte genotipos de cebada, podría suceder que el mayor número de variedades de seis carreras muy rústicas, enmascarara el comportamiento real de los dos tipos de cebadas, se pasó a analizar los genotipos de dos y de seis carreras pertenecientes al grupo más numeroso de mejora B, es decir, obtenidos entre los años 1960-1985 (Tabla 3.1), y cuyo comportamiento, en principio, debería ser intermedio respecto a los genotipos de los grupos A y C. El ANOVA de la Tabla 3.5 muestra que hay diferencias genotípicas en el rendimiento medio de las cebadas de dos y de seis carreras en los diferentes

ambientes, pero tampoco se encontraron diferencias entre número de carreras y ambientes.

Figura 3.1. Rendimiento medio de los diez genotipos de dos carreras y de los diez genotipos de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93).



Se determinaron los rendimientos medios para las cebadas de dos y de seis carreras en los ocho ambientes (Tabla 3.6) viendo que aun no existiendo diferencias importantes entre ellos, los resultados son contrarios a los observados anteriormente para el conjunto de los veinte genotipos. Así, en ambientes más productivos son los genotipos de seis carreras los que presentan rendimientos medios ligeramente superiores a los de dos carreras, sucediendo lo contrario en los ambientes menos productivos donde se muestran algo superiores los genotipos de dos carreras. Ahora bien, analizando independientemente las cebadas según su número de carreras, no se encontraron diferencias genotípicas entre las cebadas de seis carreras pero sí entre las de dos (Tabla 3.5), mientras que claramente existe un comportamiento diferencial de cebadas de dos y de seis carreras en distintas condiciones ambientales. La Figura 3.2,

muestra que los rendimientos medios para las cebadas de dos y de seis carreras son muy similares.

Tabla 3.5. Análisis de varianza y coeficiente de determinación (R^2) para el rendimiento grano en diez genotipos de cebada (seis de dos carreras y cuatro de seis carreras) del grupo de mejora B (obtenidas entre 1960-1985), en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (GL representa los grados de libertad, SC suma de cuadrados, C.M. cuadrados medios y SIGNF. significación de la prueba F).

RENDIMIENTO (t ha ⁻¹)					
Fuente de variación	Gl	S.C.	R ² (%)	C.M.	SIGNF.
Total	319	963,6			
Ambiente(E)	7	759,8	78,8	108,55	**
Blq/E	24	51,5	5,3	2,15	**
Genotipo	9	24,2	2,5	2,69	**
Carreras	1	0,0	0,2	0,06	ns
Dentro de Dos	5	18,9	78,1	3,79	**
Dentro de Seis	3	5,9	24,6	1,99	ns
GE	63	56,9	5,9	0,90	**
Car x E	7	4,9	8,6	0,70	ns
D.Dos x E	35	22,9	40,3	0,65	**
D.Seis x E	21	29,8	52,5	1,42	**
Error	216	71,1		0,33	

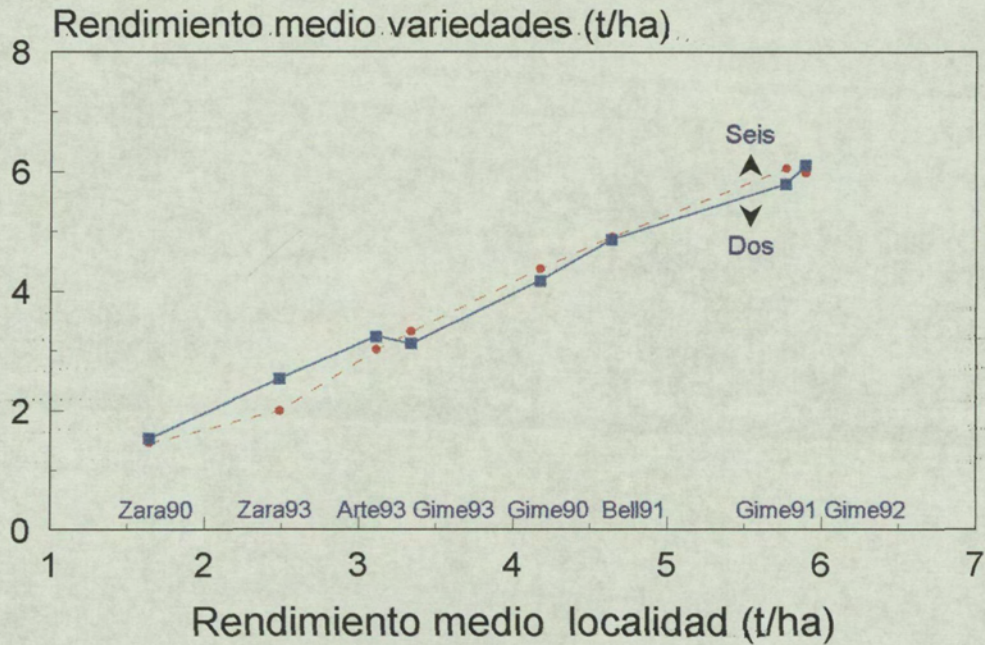
*, p<0,05 ; ** , p<0,01; ns = no significativo

Tabla 3.6. Medias y separación de medias para el rendimiento grano en diez genotipos de cebadas (seis de dos carreras y cuatro de seis carreras) del grupo de mejora B (obtenidas entre 1960-1985), en ocho ensayos (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 Y ZARA93).

Carreras	Arte93	Bell91	Gime90	Gime91	Gime92	Gime93	Zara90	Zara93	General
Dos	3,23 a	4,85 a	4,16 a	5,78 a	6,09 a	3,11 a	1,52 a	2,52 a	3,91 a
Seis	3,01 a	4,89 a	4,36 a	6,04 a	5,97 a	3,31 a	1,45 a	1,98 a	3,88 a

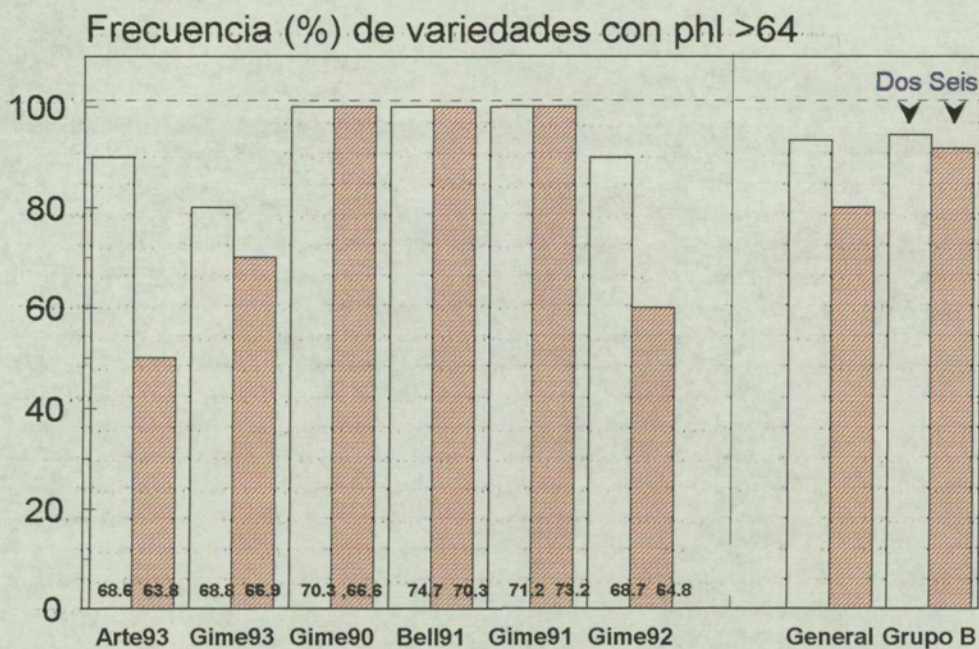
Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para p<0,05.

Figura 3.2. Rendimiento medio de los diez genotipos de dos carreras y de los diez genotipos de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93). (■ = cebadas de dos carreras, ● = cebadas de seis carreras).



Referente al peso específico, puede estudiarse la frecuencia con que este índice es superior a 64 kg/hl en las diferentes variedades de dos y seis carreras en seis ambientes distintos (lamentablemente no se dispone de estos datos para Zara90 y Zara93, por ser ensayos externos no controlados directamente y en los que solamente se realizaron medidas de rendimiento). Si se observa la Figura 3.3, puede verse que mientras en los ambientes más productivos (Bell91, Gime90 y Gime91), excepto en el ensayo Gimennells 92, todos los genotipos de dos y de seis carreras superan esta cifra, en los ambientes más pobres (Arte93 y Gime93), son los genotipos de dos carreras los que tienden a superar este valor más frecuentemente.

Figura 3.3. Frecuencia (%) de variedades con $phl > 64$ para el conjunto de diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en seis ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92 y GIME93). También está representada la frecuencia (%) general en el conjunto de los seis ambientes, tanto para las veinte variedades de dos y de seis carreras, como para las seis variedades de dos carreras y las cuatro variedades de seis carreras del grupo de mejora B (obtenidas entre 1960-1985). Los ambientes están ordenados para rendimiento medio creciente.

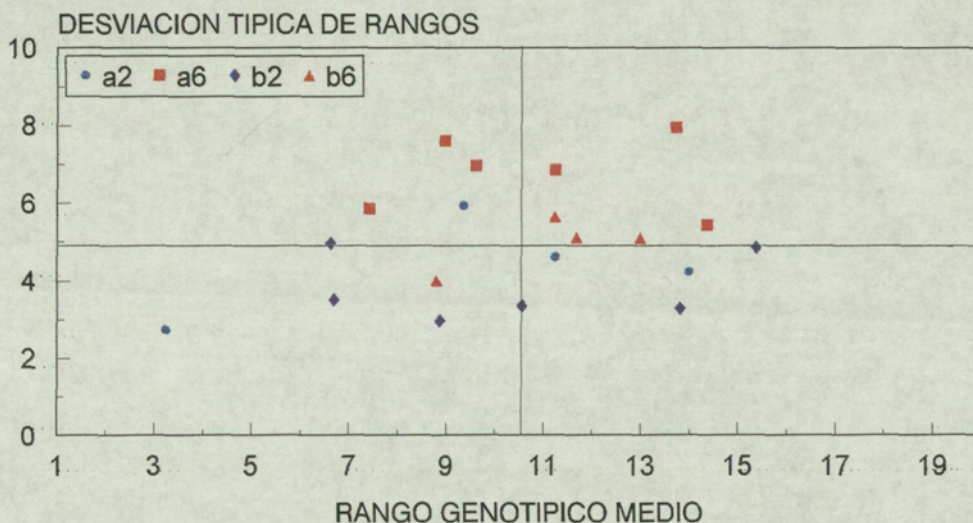


Para estudiar la estabilidad de los rendimientos para una determinada variedad en los diferentes ambientes, se analizaron los resultados obtenidos en el análisis de rangos. Así, en la Figura 3.4 se observa que los genotipos de dos carreras suelen presentar desviaciones típicas de los rangos más bajas que los genotipos de seis carreras. Además, entre el conjunto de los genotipos de dos carreras se encontraron medias de rangos más bajas que entre el conjunto de los de seis.

Si se consideran los seis genotipos de dos carreras y los cuatro de seis del grupo de mejora B, se encuentran valores similares que para el conjunto de los veinte

genotipos, siendo los genotipos de dos carreras los que presentan desviaciones típicas de rangos menores.

Figura 3.4. Desviación típica de rangos y rango genotípico medio para el conjunto de diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en ocho ambientes (ARTE93, BELL91, GIME90, GIME91, GIME92, GIME93, ZARA90 y ZARA93).



Discusión

En este capítulo se pretende estudiar la diferente respuesta varietal para las cebadas de dos y de seis carreras cultivadas en el noreste de España en distintos ambientes en un total de cuatro años, en base a parámetros de producción y de calidad como rendimiento y peso específico. El porcentaje de variación ambiental encontrado ha sido considerablemente alto (69,2%) (Tabla 3.3), encontrándose ambientes claramente contrastados con valores de rendimiento medio comprendidos entre 1,6 tha^{-1} y 6,2 tha^{-1} , condiciones que nos permiten estudiar los patrones de adaptación de los dos tipos de cebadas cultivadas en el noreste español de una manera análoga a los realizados en otras condiciones (Le Gouis, 1992). Se encontraron diferencias genotípicas significativas para el conjunto de las veinte variedades, no siendo así para el número de carreras (Tabla 3.3). Así, si analizamos el rendimiento medio para el

conjunto de los genotipos de cebada en los ocho ambientes anteriormente citados, observamos que no se encontraron diferencias significativas entre el rendimiento medio de cebadas de dos y de seis carreras (Tabla 3.4). Es decir, no se puede enunciar de una manera absoluta la superioridad productiva de uno u otro tipo de material. Si observamos la Figura 3.1, en la que hemos representado el rendimiento medio de las diferentes variedades de dos y de seis carreras en los distintos ambientes, vemos que aunque existe esta tendencia, si comparamos los valores máximo y mínimo de cada tipo de genotipo en cada ambiente, las diferencias son bastante reducidas. Es decir, de cara a la recomendación varietal, no parece factible, desde un punto de vista meramente productivo, la elección *a priori*, de uno u otro tipo de material.

Como hemos mencionado anteriormente, podría suceder que el elevado número de variedades de seis carreras muy rústicas en el conjunto de los veinte genotipos, enmascarara el comportamiento real de los dos tipos de cebadas, y, esto, nos llevó a analizar los genotipos de dos y de seis carreras para un determinado grupo de mejora, concretamente el tipo B, que sería el de las variedades obtenidas entre 1960-1985 (Tabla 3.1), las que como hemos dicho anteriormente, deberían presentar un comportamiento general intermedio respecto a las variedades de los grupos A y C, en lo referente al rendimiento. El resultado obtenido en este análisis nos indica que si bien no hay diferencias en cuanto al rendimiento medio entre cebadas de dos y de seis carreras en los diferentes ambientes, sí las hay tanto dentro de las de dos como dentro de las de seis en los diferentes ambientes (Tabla 3.5). Así, si comparamos los rendimientos medios para las cebadas de dos y de seis carreras en los diferentes ambientes, vemos que aunque no existen diferencias importantes entre ellos (Tabla 3.6), en los ambientes más productivos son los genotipos de seis carreras los que presentan rendimientos medios ligeramente superiores a los de dos carreras (Figura 3.2), sucediendo lo contrario en ambientes menos productivos donde se muestran algo superiores los genotipos de dos carreras. Siendo los resultados obtenidos para el conjunto de los veinte genotipos análogos a los obtenidos para los genotipos del grupo de mejora B, no podemos por tanto, manifestar de un modo general, la tendencia de que un determinado tipo de cebadas sea más productivo que el otro tipo.

Respecto al peso específico de las diferentes variedades de cebada, considerándolo como un índice de calidad comercial de su grano, y, estudiando la frecuencia con que este índice es superior a 64 kg/hl en los diferentes ambientes, observamos que mientras en los ambientes más productivos la frecuencia con que los genotipos de dos carreras superan esta cifra es la misma que para los de seis carreras, en los ambientes más pobres, son los genotipos de dos carreras los que presentan frecuencias superiores, lo que indicaría la mayor calidad de estas variedades incluso en ambientes desfavorables. Una excepción sería Gimennells 92, en el que, pese a ser un ambiente muy productivo, los problemas de encamado y de elevadas temperaturas en los últimos días del ciclo, habrían provocado un efecto de asurado en el grano de la cebada, disminuyendo su densidad y presentando un comportamiento más similar al de las zonas menos productivas (Figura 3.3). Lamentablemente no disponemos de datos de peso específico para los ensayos de Zaragoza de los años 90 y 93, en los que cabe esperar una superioridad de los genotipos de dos carreras sobre los de seis, y, que por ser ambientes poco productivos nos servirían para acabar de definir la superior calidad de las cebadas de dos carreras en este tipo de ambientes. Si consideramos esta frecuencia en el conjunto de ambientes, vemos que los genotipos de dos carreras presentan valores de peso hectolítrico superiores a los de seis carreras para el conjunto de los veinte genotipos, mientras que para los genotipos del grupo de mejora B, esta superioridad es muy ligera (Figura 3.3).

Finalmente, referente al rendimiento, tenemos que considerar que tan importante como conseguir rendimientos elevados es conseguir estabilizar estos rendimientos para una determinada variedad en los diferentes ambientes. Para estudiar esta estabilidad hemos analizado los rangos y las desviaciones típicas de los rangos para el conjunto de genotipos en los diferentes ambientes y para los seis genotipos de dos carreras y los cuatro de seis carreras del grupo de mejora B. De los resultados obtenidos en este análisis (Figura 3.4), podemos observar que los genotipos de dos carreras suelen presentar desviaciones típicas de los rangos más bajas que los genotipos de seis carreras, lo que se traduce en una mayor estabilidad o adaptación más amplia de los genotipos de dos carreras frente a los de seis que presentan una adaptación más específica. Es decir, los genotipos de dos carreras se comportan mejor

en un amplio rango de ambientes mientras que los de seis se comportan optimamente en algunos ambientes específicos. Además, el hecho de que entre los genotipos de dos carreras encontremos medias de rangos más bajas que entre alguna de las variedades de seis, podría indicarnos una posible mayor productividad de las cebadas de dos carreras. En este sentido, los resultados obtenidos en nuestros ensayos serían opuestos a los que se presentan en Siria (El-Jamal, 1996) donde en las zonas más pobres, las cebadas de dos carreras son superiores a las de seis carreras, probablemente porque los ecotipos locales más antiguos eran de dos carreras, en cambio, en nuestras condiciones y probablemente debido a la existencia de buenos ecotipos locales de seis carreras, en los ambientes más pobres son las cebadas de seis carreras superiores a las de dos.

En los últimos años la mayor renovación varietal se ha producido en las cebadas de dos carreras, introduciéndose las nuevas variedades en las zonas más fértiles mientras que generalmente las variedades tradicionales se cultivan en las zonas más áridas y de suelos más pobres. En estas zonas, la rentabilidad del cultivo es baja y gran parte de las nuevas variedades aparentemente presentan poca estabilidad del rendimiento, mientras que las variedades de seis carreras suelen comportarse con una buena regularidad productiva aunque con el inconveniente del bajo peso específico. Sería interesante que los programas de mejora contemplaran la obtención de variedades de dos carreras específicamente adaptadas a estas zonas más pobres, para asegurar un peso hectolítrico adecuado incluso en las condiciones más adversas.

Conclusiones

El análisis de adaptación de veinte genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en ocho ambientes del noreste español en base a criterios de producción y de calidad, realizado en este capítulo, permite concluir que:

1.-No se han detectado diferencias significativas en el rendimiento medio de cebadas de dos y de seis carreras, por tanto, no se puede enunciar de una manera absoluta la superioridad productiva de uno u otro tipo de material.

2.-Se ha encontrado interacción entre el número de carreras y ambientes para el conjunto de los 20 genotipos aunque no ha sido así para los genotipos del grupo de mejora B, pero no se han obtenido resultados que manifiesten la tendencia de un tipo de genotipos a ser más productivos que el otro tipo en ambientes predeterminados. Por ello, no parece factible, *a priori*, la elección de uno u otro tipo de material en un programa de mejora.

3.-Algunos de los genotipos de dos carreras ensayados muestran amplia adaptación en los ensayos evaluados. Por el contrario los genotipos de seis carreras muestran adaptaciones más específicas en zonas menos productivas.

4.-Se ha detectado un comportamiento diferencial del peso específico en las variedades de dos y de seis carreras, particularmente en los ambientes menos productivos, mostrándose las cebadas de dos carreras superiores en tamaño de grano a las de seis carreras en estos ambientes.

Bibliografía

Acevedo E, S Ceccarelli 1989: Role of the physiologist breeder in a breeding program for drought resistance. Drought resistance in cereals. Proceedings of a symposium held in Cairo, Egypt.

Acevedo E, PQ Craufurd, RB Austin, P Pérez-Marco 1991: Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J. Agric. Sci.* **116**, 23-36.

- Andersen AM 1989:** Breeding of proanthocyanidin-free malting barley. Vorträge für Pflanzenzüchtg. 15.
- Bang-Olsen K, G Stilling, L Munck 1987:** Breeding for yield in high-lysine barley. Barley Genetics V, 865-870.
- Baumer M, A Aigner 1987:** Higher yields from winter barley. DLG-Mitteilungen 102, 860-863.
- Bole JB, SA Wells 1979:** Dryland soil salinity: effect on the yield and yield components of 6-row barley, 2-row barley, wheat and oats. Can.-J.-Soil-Sci. 59, 11-17.
- Clark JA 1914:** A statistical study of barley at the Dickinson (N.D.) substation. Agron-J. Madison, Wis.: American Society of Agronomy. V.6.
- Ceccarelli S, S Grando, JAG-van-Leur 1987:** Genetic diversity in barley landraces from Syria and Jordan. Euphytica. 36, 389-405.
- Ceccarelli S, E Acevedo, S Grando 1991:** Breeding for yield stability in unpredictable environments: single traits, interaction between traits, and architecture of genotypes. Euphytica. 56, 169-185.
- Ceccarelli S, S Grando 1991:** Selection environment and environmental sensitivity in barley. Euphytica. 57, 157-167.
- Ceccarelli S, S Grando 1991:** Environment of selection and type of germplasm in barley breeding for low yielding conditions. Euphytica. 57, 207-219.
- Ceccarelli S 1994:** Specific adaptation and breeding for marginal conditions. Euphytica. 77, 205-219.

- De Lacy IH, RL Eismann, M Cooper 1990:** Additive main effects and multiplicative interactions analysis of two interactional maize cultivar trials. *Crop Sci.* **30**, 493-500.
- Fox PN, J Crossa, I Romagosa 1997:** Multienvironment testing and genotype x environment interaction. RA Kempton, PN Fox (eds). *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Chapman&Hall, London, pp 117-131.
- El-Jamal B 1996:** Comparison of two and six row barley genotypes in dry areas in Syria. VII International Barley Genetics Symposium. *Proceedings Vol. 2*, 620-621.
- Gouis J.Le 1992:** A comparison between two and six row winter barley genotypes for above-ground dry matter production and distribution. *Agronomie.* **12**, 163-171
- Gouis J.Le 1993:** Grain filling and shoot growth of 2-row and 6-row winter barley varieties. *Agronomie.* **13**, 545-552.
- Kong D, TM Choo, P Jui, T Ferguson, MC Therrien, KM Ho, KM May, P Narasimhalu 1994:** Genetic variation and adaptation of 76 Canadian barley cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*, **74**, 737-744.
- Hockett E, RA Nilan 1985:** Genetics. In "Barley". American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D. C. Rasmusson ed. *Agronomy Series*, **26**, 187-230.
- López Bellido L 1990:** Cultivos herbáceos. Cereales. Vol 1. Ed. Mundi-Prensa, Madrid. 539pp.
- Molina-Cano JL, P Fra-Mon, G Salcedo, C Aragoncillo, F Roca Dd Togores, F Garcia Olmedo 1987:** Morocco as a possible domestication center for barley: biochemical and morphological evidence. *Theor. Appl. Genet.* **73**, 531-536.

- Molina-Cano JL 1989:** La Cebada. Mundi-Prensa. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, España. 252pp.
- Molina-Cano JL 1991:** Breeding barley for malting and feeding quality. In Options Méditerranéennes. Série Séminaires. New trends in Barley Quality for malting and Feeding, **20**, 35-44.
- Molina-Cano JL, M Francesch, AM Perez-Vendrell, T Ramo, J Voltas, J Brufau 1995:** Genetic and environmental variation in malting and feed quality of barley. Journal of Cereal Sci., **25**, 37-47.
- Moralejo M, I Romagosa, G Salcedo, R Sánchez-Monge, JL Molina-Cano 1994:** On the origin of Spanish two-rowed barleys. Theor. Appl. Genet. **87**, 829-836.
- Nonaka S 1991:** Conversion of barley cultivars from 6-rowed to 2-rowed in Japan. Barley Genetics VI, 372-375.
- Oosterom EJ-Va, S Ceccarelli, JM Peacock 1993:** Yield response of barley to rainfall and temperature in Mediterranean environments. Journal of Agricultural- Science. **121**, 307-313.
- Palmer GH 1991:** Endosperm ultrastructure as related to quality. In Options Méditerranéennes. Série Séminaires. New trends in Barley Quality for malting and Feeding, **20**, 19-29.
- Photiades I, A Hadjichristodoulou 1984:** Sowing date, sowing depth, seed rate and row spacing of wheat and barley under dryland conditions. Field- Crops-Res. **9**, 151-162.
- Poehlman JM 1985:** Adaptation and distribution . In “ Barley”. American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D.C.Rasmusson ed. Agronomy series **26**, 1-17.

- Portmann PA, RF Gilmour, RJ McLean 1991:** A comparison of the yield, agronomic and physical grain characteristics of near isogenic lines of barley differing for two and six-row genes. *Barley Genetics VI*, 376-378.
- Powell W, RP Ellis, WTB Thomas 1990:** The effects of major genes in quantitatively varying characters in barley. III. The two row/six row locus (V-v). *Heredity*. **65**, 259-264.
- Romagosa I, PN Fox 1993:** Genotype x environment interaction and adaptation. M.D. Hayward N.O. Bosemark and I. Romagosa (eds.), *Plant Breeding. Principles and prospects*, 373-390. Chapman & Hall. London.
- SAS Institute 1987.** SAS/STAT. User's Guide for Personal Computer. Version 6, 4^a edición. Cary, N.Y. 846 pp.
- Spunar J, K Vaculova, M Zavadil 1989:** Genotype differences in economically important traits of two-and six-row winter barley. *Sbornk-UVTIZ, Genetika a Slechteni*. **25**, 257-262.
- Spunar J, J Oborny, V Milota 1992:** Comparison of economically important traits of six-row and two-row winter barley. *Rostlinna-Vyroba*. **38**, 701-706.
- Weltzien E 1988:** Evaluation of barley (*Hordeum vulgare L.*) Landrace populations originating from different growing regions in the Near East. *Plant Breeding*. **104**, 95-106.
- Williams RH, JD Hayes 1979:** Relationships between photosynthetic area and other growth attributes with grain yield in 6- and- 2- row barley genotypes. *Ann- Appl. Biol.* **91**, 391-395.

Yoshihira T, M Yamakawa, M Okomoto 1994: The relationship among plant type and dry matter accumulation patterns, yield ability in barley for feed. *Journal of Rakuno-Gakuen University, Natural-Science.* **19,** 207-216.

1600436036

UNIVERSITAT DE LLEIDA
ESCOLA TECNICA SUPERIOR D'ENGINYERIA AGRARIA



Universitat de Lleida
Registre General

8 - OCT. 1997

E: 6285 S:

Tesis Doctoral

**ADAPTACION Y LLENADO DEL GRANO DE CEBADAS DE DOS
Y SEIS CARRERAS EN SECANOS DEL NORESTE DE ESPAÑA**



M^a PILAR MUÑOZ ODINA

Lleida, Julio de 1997

0115-57360

LLENADO DE GRANO EN CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES DE SECANO SEMIARIDO MEDITERRANEO

Introducción

En la mejora de cereales uno de los principales objetivos es incrementar el rendimiento en el grano de los cultivos. Numerosos autores han sugerido la posibilidad de incrementar el rendimiento, a base de conseguir una óptima duración tanto del periodo vegetativo como del periodo de llenado del grano del cultivo. Askel y Johnson (1961) observaron que periodos largos antes de antesis tendían a estar asociados con altos rendimientos en cebada. Hanway y Russell (1969) y Daynard y Kannenberg (1976) sugirieron una posible relación entre la duración del periodo de llenado y el rendimiento grano en maíz. Bingham (1969) concluyó que ambos periodos, el vegetativo y el de llenado, eran importantes para alcanzar un alto rendimiento en trigo. Además, observó que el rendimiento del grano es directamente dependiente del tamaño de éste, el cual está determinado mayoritariamente durante el periodo vegetativo, y de la capacidad fotosintética del cultivo durante el periodo de llenado del grano.

Podemos considerar que el rendimiento del grano es función del incremento del peso seco del grano por unidad de área y de tiempo, y de la duración de la formación del grano (Daynard y col., 1971), es decir, de la tasa de llenado y de la duración del periodo de llenado. De ambos factores, parece que el más influenciado por la temperatura es la duración del periodo del llenado de grano. Wiegand y Cuellar (1981) encontraron en trigo que, por cada °C de incremento en la temperatura media diaria, disminuía 3,1 días el periodo de llenado. Planteada la cuestión sobre si este acortamiento iba acompañado de un aumento de la tasa de llenado, parece que la opinión mayoritaria coincide en que no existe este tipo de compensación. De esta manera, Bruckner y Frohberg (1987) señalaron que el incremento en el movimiento de

fotoasimilados desde la hoja bandera a la espiga, provocado por temperaturas elevadas, no siempre va acompañado por un aumento en la tasa de llenado, ya que en estas condiciones también se incrementan las pérdidas de carbono por respiración. Se han detectado diferencias genotípicas para la duración del periodo de llenado del grano en maíz (Cross 1975), cebada (Rasmusson y col., 1979), trigo (Bruckner y Frohberg 1987) y arroz (Jones y col., 1979), aunque debido a la gran influencia ambiental en este caracter muchas veces es difícil detectar estas diferencias (Katsantonis y col., 1986).

En cuanto a la tasa de llenado del grano observamos que, aunque hay influencia ambiental, en este caracter no es cuantitativamente tan importante como en el caso anterior, de manera que se ha detectado variabilidad intraespecifica en cebada (Ho y Jui 1989), avena (Wych y col., 1982), trigo (Nass y Reisser, 1975; Wiegand y Cuellar, 1981; Bruckner y Frohberg, 1987), maíz (Katsantonis y col., 1986) y arroz (Jones y col., 1979). Por otro lado, se ha estudiado bastante ampliamente la relación entre la tasa y la duración del periodo de llenado con la producción de grano. Así, en lo que respecta a la duración se han obtenido resultados muy diversos, resultando éstos contradictorios en algunas ocasiones. No se ha encontrado correlación entre duración y producción de grano en trigo (Nass y Reisser, 1975; Van Sanford, 1985; Bruckner y Frohberg 1987), en cebada (Metzger y col., 1984; Ho y Jui, 1989), avena (Wych y col., 1982) y arroz (Jones y col., 1979). En cambio, sí se ha encontrado correlación entre duración y producción de grano en otros estudios realizados en maíz (Daynard y col., 1971; Cross, 1975; Katsantonis y col., 1986), trigo (Gebeyehou y col., 1982a, 1982b) y cebada (Rasmusson y col., 1979).

Bruckner y Frohberg (1987) señalaron la fuerte relación que existe entre tasa de llenado y producción, mientras que Wiegand y Cuellar (1981) indicaron que el peso final del grano en trigo es proporcional a la tasa, ya que la duración del llenado del grano está muy influida por la temperatura en condiciones de estrés. La mayor parte de los estudios realizados hasta el momento (Nass y Reisser, 1975; Jones y col., 1979; Wych y col., 1982; Van Sanford, 1985; Bruckner y Frohberg, 1987) afirman la gran influencia que tiene la tasa en la determinación del rendimiento. Los resultados

obtenidos por Bruckner y Frohberg (1987), Wiegand y Cuellar (1981), Van Sanford (1985) y Knott y Gebeyehou (1987), sugieren la selección de genotipos con alta tasa de llenado para aumentar la producción de grano, de manera especial en zonas de temperaturas elevadas que limitan la duración.

En lo referente a los asimilados que le llegan al grano durante su periodo de formación, se conoce que básicamente proceden de la fotosíntesis y de la translocación de reservas acumuladas en pre-antesis desde tallos y hoja bandera principalmente (Austin y col., 1977). Según sean las condiciones ambientales predominará uno u otro proceso. Así en climas secos y con temperaturas elevadas predomina la translocación (García del Moral y Ramos, 1989; Pheloung y Siddique, 1991; Acevedo y col., 1991), mientras que en climas lluviosos y más frescos lo hace la fotosíntesis (Austin y col., 1977).

En cuanto a los órganos que intervienen en la translocación de asimilados al grano, numerosos autores han realizado estudios de seguimiento del peso específico y de contenido en carbohidratos de varios órganos. Austin y col., (1977) consideraron que el tallo y la hoja bandera eran los órganos que translocaban más reservas al grano. McCaig y Clarke (1982) observaron el importante papel que jugaba el último entrenudo del tallo en la acumulación de reservas. Además, Araus y Tapia (1987) consideraron la importancia de la vaina de la hoja bandera, ya que vieron que ésta, al permanecer más protegida, mantenía su capacidad fotosintética incluso cuando la senescencia se había iniciado. La evaluación de la translocación puede efectuarse a través de métodos directos como el marcaje con ^{14}C , o bien, utilizando métodos indirectos como la aplicación de desecantes químicos, con los que se elimina la fotosíntesis y el llenado de grano se produce a expensas de los asimilados existentes (Blum y col., 1983a, 1983b). Para obtener resultados fiables, al aplicar esta técnica es importante elegir cuidadosamente tanto el momento de aplicación del tratamiento como el producto que se utiliza. Así, los productos químicos más utilizados son: clorato magnésico, clorato sódico (Blum y col., 1983a, 1983b, 1989) y ioduro potásico (Turner y Nicolas, 1987) que parece ser el más indicado. En cuanto al momento ideal

de aplicación, suele considerarse 14 días después de antesis, porque es cuando ha comenzado la fase de crecimiento lineal y el grano necesita asimilados (Blum y col., 1983a, 1983b, 1989 ; Turner y Nicolas, 1987; Hossain y col., 1990).

En numerosos estudios realizados sobre la obtención de granos con un deficiente llenado (Radley y Thorne, 1981; Shanahan y col., 1984; Ma y col., 1990) se ha observado que esto podía ser debido a limitaciones tanto en la capacidad de la planta para suministrar asimilados (fuente) como del grano para almacenarlos (sumidero). Según Austin y col. (1977) la inhibición fotosintética causada por una precoz senescencia, en condiciones de estrés terminal, provocaría una reducción de la fuente en el suministro de asimilados hacia el grano. Así, si se modifica el sumidero, de forma que aumente el número de granos de menor tamaño, que son los que pueden acumular más materia seca (Simmons y col., 1982; Blum y col., 1983a; Ma y col., 1990) pueden obtenerse rendimientos más altos en este tipo de situaciones (Blum y col., 1983b).

Objetivos

1.- Estudiar la existencia de comportamientos diferenciales en función del tipo de material de mejora y de respuesta a la vernalización y al fotoperiodo, para el peso del grano (W), la tasa (T) y la duración (D) del llenado del grano, para 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras.

2.- Estudiar la interacción Genotipo x Ambiente (GE) para el crecimiento del grano.

Materiales y métodos

Material vegetal

El análisis de la variabilidad para los parámetros que definen la curva de llenado: peso máximo del grano (W), tasa (T) y duración (D) del llenado, se realizó en la colección de 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, descritos en la Tabla 4.1, sembrados en los ensayos ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93. En la elección de estos genotipos no se consideró *a priori* su respuesta a la vernalización y al fotoperiodo, por lo que existe un amplio desequilibrio en el número de genotipos sensibles o insensibles a ellos. Las características de estos ambientes se hallan resumidas en la Tabla 4.2. El diseño experimental en cada ambiente consistió en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela estaba formada por seis surcos de 4,5 metros de longitud a 20 cm de separación. La dosis de siembra empleada fue de 350 semillas/m².

Tabla 4.1. Genotipos, año de obtención, origen, sensibilidad a la vernalización (V: 1 > 2 > 3) y al fotoperiodo (F: 1 > 2 > 3), y clasificación en grupos de mejora.

Grupos de Mejora	SEIS CARRERAS					DOS CARRERAS				
	Genotipo	Año	Origen	V	F	Genotipo	Año	Origen	V	F
A (anterior a 1960)	AD-8	1950	España	-	2	Beka	1954	Francia	1	1
	Albacete	1954	España	2	2					
	Hatif deGrignon	1937	Francia	1	1					
	Pane	1950	España	-	2					
B (1960-1985)	Barbarrosa	1980	Francia	3	1	Alpha	1972	Francia	3	1
	Dacil	1982	España	1	3	Iranis	1983	Alemania	1	3
	Dobla	1979	España	1	2	Kym	1978	Inglaterra	1	1
	Plaisant	1982	Francia	3	1	Mogador	1982	Francia	3	1
						Tipper	1985	Inglaterra	3	1
						Zaida	1985	España	1	1
C (últimos 10 años)	Orría	1993	España	1	2	Albada	1990	España	-	-
	Roxana	1992	España	1	-	Alexis	1991	Alemania	1	1
						Cameo	1987	Inglaterra	1	1

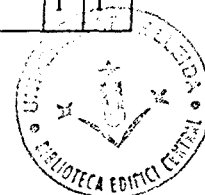


Tabla 4.2. Características climáticas y descripción de los cuatro ensayos.

Localidad	Código ambiente	Coordenadas	Clasificación suelos	FS †	FA ‡ primer genotipo (Dobla)	Precipitación (período vegetativo)	Promedio de T ^{as} y Precipitación (período llenado de grano)			
							T _{max}	T _{med}	T _{min}	P(mm)
Artesa De Segre	ARTE93	42°11'N, 0°32'E	Fluventic Xerochrept	19-11-92	03-05-93	182.4	23.1	16.6	10.1	89.0
Gimenells #	GIME91	41°36'N, 0°13'E	Xerollic	21-11-90	26-04-91	216.6	22.5	15.5	8.5	19.0
	GIME92		Paleorthid	08-11-91	21-04-92	145.4	24.8	18.4	12.1	122.3
	GIME93			20-11-92	19-04-93	138.2	23.9	17.2	10.5	102.2

#: Es una zona de regadío con alto nivel freático.

†: Fecha de siembra.

‡: Fecha de antesis.

Metodología utilizada

Para realizar el seguimiento del llenado del grano, se marcaron en antesis 100 espigas principales en cada parcela con las aristas visibles en la zona central (Estado 65 de la escala de Zadoks). Cada cinco-ocho días se cortaron cinco espigas por su base. La primera toma de muestras coincidió siempre con la antesis. En una bolsa de plástico hermética se transportaron al laboratorio donde se extrajeron cuatro granos de la parte central por espiga. Los muestreos se realizaron en las 20 parcelas del bloque uno y en las 20 parcelas del bloque dos. Se obtuvo el peso fresco de los granos y el peso seco de granos y espigas (48 horas a 60°C). El peso seco del grano desde antesis hasta madurez se ajustó a la curva logística de expresión:

(1)

$$Y = W / (1 + e^{B \cdot CX})$$

en donde Y es el peso seco estimado del grano, X es el tiempo en grados día transcurrido desde anthesis, W es el peso máximo del grano y B y C son dos constantes derivadas en el ajuste. La tasa máxima de llenado se obtiene cuando $Y = 0,5 W$, que corresponde a la mitad de la fase lineal del periodo del grano, momento en que la pendiente es máxima. Derivando y sustituyendo la expresión (1) obtenemos:

$$\text{Tasa (mg/grado día)} = C * W/4$$

Generalmente se considera que el llenado del grano se completa cuando el grano alcanza el 95% de su peso, así la duración la obtenemos directamente por sustitución en (1):

$$\text{Duración (grados día)} = B + 2,944/C$$

Tratamiento estadístico

Las regresiones lineales durante la fase de crecimiento lineal del grano han sido un método ampliamente utilizado (Jonhson y Tanner 1972, Van Sanford 1985) donde la pendiente de la recta es directamente la tasa de llenado considerando el llenado acabado cuando el grano llega al 90% de su peso. Un avance a este método representan los modelos polinómicos (Jones y col 1979) en los que se usan ecuaciones de segundo o de tercer grado para ajustar la evolución del peso seco del grano obteniendo por derivación la tasa y la duración del llenado. Darroch y Baker (1990) desarrollaron un modelo de ajuste logístico que proporciona coeficientes de determinación superiores al 98%, donde el peso seco máximo del grano es uno de los parámetros que define la ecuación. Este ajuste logístico se hizo mediante el procedimiento PROC NLIN del paquete estadístico SAS, obteniendo los valores de peso máximo del grano (W), tasa (T) y duración (D) del llenado para los granos centrales y laterales de los genotipos de seis carreras y para los granos de los genotipos de dos carreras, en las parcelas de dos bloques de los ensayos: ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93. En lo referente a la interpretación de resultados de los parámetros

de cada curva estimados, se basó fundamentalmente en este modelo de ajuste logístico y en el análisis de varianzas.

Para el análisis de varianza se utilizó el paquete estadístico SAS/STAT (SAS Institute, 1989). En el estudio estadístico se consideró en todos los casos el factor genotipo como factor fijo, mientras que el factor ambiente se consideró como aleatorio. Si el resultado del análisis de varianza señaló diferencias significativas en alguno de los factores, se pasó a comparar las medias mediante el test de mínima diferencia significativa (mds) a un nivel de significación $p < 0,05$. El efecto Genotipo, y la interacción GE fueron subdivididos de acuerdo al tipo de mejora, vernalización y fotoperiodo de un modo independiente.

Resultados

El ajuste obtenido por el procedimiento matemático de cálculo de las curvas de llenado en base a expresiones logísticas es excelente. En todos los casos se han obtenido coeficientes de determinación superiores al 95% y, en general, por encima del 98%. En los resultados del anova para el conjunto de los 20 genotipos (Tabla 4.3) vemos que hay diferencias entre los distintos genotipos tanto para el peso del grano (W) como para la tasa de llenado del grano (T), no existiendo estas diferencias para la duración del periodo de llenado. Además, si consideramos el número de carreras de las cebadas, podemos observar la existencia de diferencias en la tasa de llenado (T) según se trate de genotipos de dos o de seis carreras, mientras que entre los distintos genotipos tanto de dos como de seis carreras encontramos diferencias cuantitativamente más importantes para el peso del grano (W) y para la tasa de llenado (T) que para la duración del periodo de llenado (D).

Tabla 4.3. Suma de cuadrados y significación para el peso del grano (*W*) medido en mg, la duración del periodo de llenado (*D*) en grados día, y, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día, en 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93.

Fte de Variación	GL	T	D	W
Total	129	64,85	374993,00	14075,40
Ambiente(E)	3	29,65**	68545,72**	7627,32**
Blq/E	4	0,71ns	4234,13ns	48,55ns
Genotipo(G)	19	13,17**	74334,13ns	4601,14**
Carreras	1	2,17**		77,86ns
Geno(carreras)	18	11,00**		4523,29**
GxE	51	14,47**	129323,32ns	1341,25**
CarrerasxE	3	0,19ns		176,10**
Geno(Car)xE	48	14,28**		1165,15**
Error	52	6,84	9855,21	457,12

*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ns= no significativo,

El análisis de correlación (Tabla 4.4) nos muestra que sorprendentemente no existen diferencias significativas en las correlaciones genotípicas para los diferentes genotipos entre los parámetros de llenado (*W*, *T* y *D*) y la fenología de las distintas variedades, mientras que sí encontramos una alta correlación entre el peso del grano (*W*) y la tasa de llenado (*T*) y un poco menor entre el peso del grano y la duración del periodo de llenado (*D*).

Si tenemos en cuenta el factor ensayo, encontramos que las tres variables que definen la curva de llenado del grano presentan diferencias significativas (Tabla 4.3). Un análisis posterior de las medias por ensayo, nos permite observar la posibilidad de compensación entre tasa y duración. Así, un mismo peso del grano puede alcanzarse con distintas combinaciones de tasa y duración (Tabla 4.5).

Tabla 4.4 . Correlaciones genotípicas entre distintos parámetros de llenado (W = peso del grano en mg, T = tasa de llenado en mg/grados día * 10^{-3} , D = duración del periodo de llenado en grados día) y fenología ($DADD$ = días de antesis después de Dobla), en diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93. Entre paréntesis su significación estadística.

	T	D	W
DADD	-0,15 ($\alpha= 0,53$)	-0,28 ($\alpha= 0,23$)	-0,30 ($\alpha= 0,20$)
T		0,007 ($\alpha= 0,97$)	0,81 ($\alpha= 0,0001$)
D			0,59 ($\alpha= 0,006$)

Tabla 4.5. Medias y separación de medias para el peso de grano (W) en mg, la duración del periodo de llenado (D) en grados día y la tasa de llenado ($T*10^{-3}$) en mg/grados día, en 20 genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en cuatro ensayos: ARTE93, GIME91, GIME92, y, GIME93, y la media general en los cuatro ensayos.

	T		D		W	
	DOS	SEIS	DOS	SEIS	DOS	SEIS
ARTE93	90,1 a	86,7 a	356,6	408,0	42,5 a	46,6 b
GIME91	92,2 a	83,8 b	312,4	322,2	39,1 a	35,5 b
GIME92	115,2 a	107,7 a	355,2	357,8	54,0 a	51,0 b
GIME93	129,2 a	116,9 b	337,3	361,5	57,8 a	55,8 a
GENERAL	108,8 a	99,2 b	340,0 a	359,6 a	49,2 a	47,1 a

Medias seguidas por una misma letra para un mismo ambiente no difieren estadísticamente para $p < 0,05$.

Respecto a la interacción GE vemos que sí se manifiesta tanto para tasa (T) como para peso del grano (W), existiendo también en este último caso interacción tanto entre número de carreras como entre los distintos genotipos de dos y de seis carreras y el ambiente (Tabla 4.3).

Todos estos resultados nos han llevado a realizar un análisis de varianza independiente para las cebadas de dos y de seis carreras. Así, en la Tabla 4.6 observamos que mientras que en las cebadas de dos carreras no hay diferencias entre los genotipos para el peso del grano (W) en las de seis carreras sí. Además, los genotipos de seis carreras presentan también diferencias significativas entre ellos para la tasa de llenado (T), mientras que no se detecta esta variabilidad entre los genotipos de dos carreras. Si analizamos las diferencias genotípicas para peso del grano y tasa de llenado, vemos que estas diferencias se manifiestan también según sea el tipo de material, tanto en lo referente al ciclo de mejora como a la sensibilidad a la vernalización y al fotoperiodo, en el caso de las cebadas de seis carreras, siendo estas diferencias cuantitativamente más importantes para el peso máximo del grano que para la tasa de llenado, mientras que no se observa este comportamiento en las cebadas de dos carreras ya que no existen diferencias significativas entre genotipos en lo referente al tipo de material (Tabla 4.6).

En la Tabla 4.7, podemos observar como en las cebadas de seis carreras los genotipos rústicos presentan pesos de grano superiores a los mejorados. En cuanto a la respuesta a la vernalización y al fotoperiodo, el comportamiento es similar, presentando valores de peso del grano más elevados los genotipos menos sensibles tanto a la vernalización como al fotoperiodo, pero, dado el gran desequilibrio en el número de genotipos analizado, los valores medios pueden estar determinados por un número muy desequilibrado de genotipos. En lo referente a la tasa de llenado para los genotipos de seis carreras, vemos que los valores mayores, los presentan los genotipos mejorados (Tabla 4.7. Si consideramos el factor duración del periodo de llenado, vemos que éste es menor en los genotipos de ciclo de mejora intermedio.

Tabla 4.6. Suma de cuadrados y significación para el peso del grano (*W*) medido en mg, la duración del periodo de llenado (*D*) en grados día, y, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día, en diez genotipos de cebada de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93

Fuente de Variación	DOS				SEIS			
	GL	T	D	W	GL	T	D	W
Ambiente(E)	3	15,74**	12991,33ns	3381,31**	3	13,00**	54540,75**	4219,50**
Blq/E	4	0,56ns	2527,45ns	69,41ns	4	0,20ns	5902,21ns	15,70ns
Genotipo	9	1,07ns	15980,41ns	233,37ns	9	7,73**	41952,44ns	3819,50**
Mejora	2				2	2,36*		1849,50**
Vernaliza,	1				2	1,52ns		1065,55**
Fotoperio,	1				2	3,50**		1202,28**
GE	23	8,05*	54965,97ns	632,51**	25	6,10ns	65864,15ns	527,00*
E x Mejora	6	1,85ns		290,36*	6	3,50*	9896,91ns	387,80ns
E x Vernal,	3	1,44ns		141,77ns	5	2,65ns	13286,95ns	200,70ns
E x Fotope,	2	0,30ns		37,34ns	6	0,60ns	14712,13ns	204,13ns
Error	23	3,44	39645,05	175,26	52	6,84	98555,21	457,12

*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ns= no significativo,

Tabla 4.7. Medias y separación de medias para el peso de grano (*W*) en mg, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y la duración del periodo de llenado (*D*) en grados día, en diez genotipos de cebada de dos carreras y diez de seis carreras, en cuatro ensayos: ARTE93, GIME91, GIME92 y GIME93.

		DOS			SEIS		
		T	D	W	T	D	W
MEJORA	1	101,7	340,0	46,3	102,9 a	382,7	52,0 a
	2	107,4	335,7	48,3	90,7 b	341,4	40,6 b
	3	105,6	351,5	49,2	103,6 a	363,2	49,7 a

Medias seguidas por una misma letra dentro de una misma celda no difieren estadísticamente para $p < 0,05$.

Respecto a la interacción GE, vemos que es significativa para el peso máximo del grano en las cebadas de seis carreras, siendo cuantitativamente más importante para

las de dos carreras en las que esta variabilidad también se manifiesta al analizar la interacción según sea el ciclo de mejora del material (Tabla 4.6). En cuanto a la tasa de llenado, vemos que la interacción es significativa para los genotipos de dos carreras y no lo es para los de seis. En el caso de la duración del periodo de llenado (D), tampoco hay diferencias significativas para la interacción GE.

Discusión

El objetivo de este capítulo es estudiar la existencia de comportamientos diferenciales en 20 genotipos de cebadas, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en función del tipo de material de mejora y de respuesta a la vernalización y al fotoperiodo para los parámetros que definen la curva de llenado del grano: peso máximo del grano (W), tasa de llenado (T) y duración del periodo de llenado (D), y también estudiar la interacción GE para este periodo de crecimiento del grano. Si analizamos los resultados obtenidos en el análisis de varianza, vemos que existen diferencias significativas en los diferentes ensayos para las tres variables que definen la curva de llenado (Tabla 4.3). Las medias por ensayo (Tabla 4.4) ponen de manifiesto la posible compensación entre tasa y duración para obtener un determinado peso de grano, por ello se considera el peso del grano como el parámetro más adecuado para discriminar entre genotipos (Darroch y Baker, 1990).

El análisis de correlación (Tabla 4.6) nos muestra que aunque no se detectan diferencias significativas en la correlación entre los distintos parámetros de llenado (W, T y D) y la fecha de antesis medida como días de antesis después de Doble (variedad más precoz), sí parece existir una tendencia a favor del peso máximo del grano, de manera que a mayor número de días de antesis después de Doble mayor es el peso que presenta el grano.

Encontramos variabilidad genotípica para el peso del grano y la tasa de llenado (Tabla 4.3) pero no para la duración del periodo de llenado, lo cual sugiere la gran dependencia genotípica de la tasa de llenado sobre el peso final del grano en nuestros ambientes. Observamos también que existe una elevada correlación entre peso del grano y tasa de llenado y algo menor entre peso del grano y duración del periodo de llenado (Tabla 4.6), lo que vendría a apoyar esta dependencia genotípica. El hecho de que no existan diferencias significativas para la duración del periodo de llenado entre los distintos genotipos, podría deberse a la existencia de estreses post-antesis que limitarían la duración del transporte y deposición de asimilados, determinando por tanto el final del proceso de llenado del grano. En la Tabla 4.5 observamos como en GIME91, ambiente que presenta una precipitación muy baja durante el periodo de llenado de grano (Tabla 4.2), el peso máximo del grano es mucho menor que en el resto de ambientes, tanto en las cebadas de dos como en las de seis carreras, mientras que en GIME92 y GIME93 con precipitaciones durante este periodo bastante más elevadas, el peso del grano es superior y en ARTE93, con una precipitación más baja que en GIME92 y GIME93, el peso máximo del grano también sería algo inferior.

Las diferencias genotípicas que presentan tanto las cebadas de dos carreras como las de seis en la tasa de llenado (Tabla 4.3), podemos observarlas también si comparamos las medias de estos dos tipos de cebadas (Tabla 4.5), ya que en el conjunto de ambientes, las cebadas de dos carreras presentan tasas de llenado mayores que las de seis carreras. Si consideramos las medias de cada ambiente en particular, observamos que si bien las medias de tasa de llenado son siempre mayores en las cebadas de dos carreras, en los ambientes más contrastados en cuanto a cantidad de precipitación durante el periodo de llenado y también en cuanto a temperatura media, es donde se manifiestan estas diferencias genotípicas en la tasa de llenado (Tabla 4.2). Así, en los ambientes que presentan mayor precipitación durante el periodo de llenado, las tasas de llenado más elevadas se dan en el ambiente con una temperatura media inferior (Tabla 4.2), por lo que la tasa de llenado es mayor en GIME93 que en GIME92. Lo mismo sucede si comparamos GIME91 y ARTE93, ya que GIME91 con una precipitación durante el periodo de llenado muy inferior a la de ARTE93, y con

una temperatura media también más baja, presenta tasa de llenado bastante similares a las de ARTE93.

Se ha detectado interacción GE para peso de grano y tasa de llenado (Tabla 4.3) tanto para el conjunto de los 20 genotipos como entre los diez genotipos de dos carreras y entre los diez genotipos de seis carreras. Es decir, las características climáticas de cada ambiente tienen una gran influencia en el peso del grano y en la tasa de llenado de los distintos genotipos. Además, para el peso del grano existe también una interacción significativa entre el ambiente y el número de carreras de los genotipos (Tabla 4.3).

En lo referente a las diferencias genotípicas existentes tanto entre los genotipos de dos carreras como entre los de seis carreras (Tabla 4.3) podemos ver nuevamente, que éstas son cuantitativamente más importantes para el peso del grano y la tasa de llenado que para la duración del periodo de llenado. La existencia de variabilidad para la tasa de llenado estaría de acuerdo con los resultados obtenidos en cebada (Ho y Jui, 1989), trigo (Gebeyhou y col., 1982a ; Van Sanford, 1985; Darroch y Baker, 1990), avena (Wych y col., 1982) y maíz (Katsantonis y col., 1986). Así, el análisis de varianza independiente para las cebadas de dos y de seis carreras (Tabla 4.6) nos muestra un comportamiento diferencial de estos dos tipos de cebadas para los parámetros que definen la curva de llenado de grano. Tampoco encontramos variabilidad intergenotípica para la duración del periodo de llenado (D), tanto para las cebadas de seis carreras como para las de dos. Estos últimos datos serían contrarios a los obtenidos por Ho y Jui (1989) en cebada, Gebeyhou y col. (1982 a) en trigo y Katsantonis y col. (1986) en maíz, que sí encontraron diferencias en la duración del periodo de llenado del grano, pero serían resultados similares a los obtenidos por Darroch y Baker (1990).

Las cebadas de dos carreras no presentan diferencias genotípicas ni aunque se considere su ciclo de mejora o su sensibilidad a la vernalización y al fotoperiodo, para ninguno de los tres parámetros analizados: peso del grano, tasa de llenado y duración

del periodo de llenado (Tabla 4.6). Las cebadas de seis carreras, por el contrario, presentan diferencias significativas entre sus genotipos para el peso del grano y para la tasa de llenado. Además si consideramos el tipo de material, podemos observar que en lo referente al peso del grano, los genotipos más rústicos (1) presentan valores superiores a los del tipo 3, mientras que los genotipos de primer ciclo de mejora (2) presentan pesos de grano considerablemente inferiores a los dos tipos anteriores. Esto nos lleva a estudiar las medias de peso del grano para los distintos genotipos de seis carreras, y vemos que, entre los genotipos de tipo 2 se encuentra Barbarrosa, que presenta una media de peso de grano bastante baja (34,9 mg), siendo, por tanto, probablemente ésta la causa de la baja media de peso del grano para estos genotipos de primer ciclo de mejora. Así, podemos manifestar que existe una tendencia de selección de los genotipos de primer y segundo ciclo de mejora para presentar mayor número de granos aunque su peso sea inferior,

Dado que las diferencias entre el peso final del grano (W) parecen debidas a diferencias en la tasa de llenado (T) (Tablas 4.3,4.4 y 4.6), las mismas conclusiones generales referidas al peso del grano se pueden extraer en relación a la tasa. En lo referente a la duración del periodo de llenado del grano en genotipos de seis carreras, si analizamos el tipo de material de mejora y su sensibilidad a la vernalización y al fotoperiodo, detectamos algunas pequeñas diferencias estadísticas. Así, los genotipos más rústicos (1) son los que presentan duraciones del periodo de llenado mayores pero no significativamente diferentes de los genotipos más recientes (3).

Conclusiones

El estudio del llenado de grano en veinte genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis carreras, en condiciones de secano semiárido Mediterráneo, realizado en este capítulo, permite concluir que:

1.-El conjunto de los veinte genotipos en los ambientes Mediterráneos, presenta una gran dependencia genotípica de la tasa de llenado (T) sobre el peso del grano (W) pero no de la duración del periodo de llenado (D), probablemente debido a los estreses post-antesis característicos de estos ambientes, que limitarían la duración del transporte y la deposición de asimilados, determinando el final del proceso de llenado.

2.-Existe un comportamiento diferencial de las cebadas de dos y de seis carreras para los parámetros que definen la curva de llenado: peso del grano, tasa de llenado y duración del periodo de llenado.

3.-Las cebadas de dos carreras no presentan diferencias entre sus genotipos para ninguno de los tres parámetros analizados (W, T y D), ni considerando estos genotipos según su ciclo de mejora.

4.-Las cebadas de seis carreras presentan diferencias entre sus genotipos para el peso del grano (W) y para la tasa de llenado (T). Así, los genotipos más rústicos (A) presentan pesos de grano mayores que los genotipos mejorados (B y C). En cuanto a la tasa de llenado (T), vemos que los genotipos de obtención más reciente (C) presentan tasas mayores que los otros (A y B).

5.- Los genotipos de seis carreras de obtención más reciente (C) se han seleccionado para presentar mayor número de granos de menor peso y con una tasa de llenado más elevada, con lo que pueden presentar rendimientos elevados en ambientes más favorables.

6.-Podemos manifestar la tendencia de los genotipos de seis carreras más antiguos (A) a presentar duraciones del periodo de llenado mayores que los genotipos de obtención más reciente (C).

7.-Las características de cada ambiente tienen una gran influencia en el peso del grano y en la tasa de llenado para el conjunto de los veinte genotipos de cebada.

8.-Las cebadas de dos carreras presentan interacción GE para el peso del grano y para la tasa de llenado, mientras que las de seis carreras sólo presentan interacción GE para el peso del grano.

Bibliografía

Acevedo E, PQ Craufurd, RB Austin, P Perez-Marco 1991: Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J. Agric. Sci.* **116**, 23-36.

Araus JL, L Tapia 1987: Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling. The case of a spring crop grown under mediterranean climate conditions. *Plant Physiol.*, **85**, 667-673.

Araus JL, L Tapia, J Azcon-Bieto, A Caballero 1986: Photosynthesis, nitrogen levels and dry matter accumulation in flag leaves during grain filling. En *Biological control of photosynthesis*. Editado por R. Marcelle, H. Clijsters y M. Van Poucke. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 199-297.

Askel R, LPV Johnson 1961: Genetic studies in sowing-to-heading and heading-to-ripening periods in barley and their relation to yield and yield components. *Can. J. Genet. Cytol.*, **3**, 242-259.

Austin RB, JA Edrich, MA Ford, RD Blackwell 1977: The fate of dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.*, **41**, 1309-1321.

Bennet MD 1977: Heterochromatin, aberrant endosperm nuclei and grain shrivelling in wheat-rye genotypes. *Heredity*, **39**, 411-419.

- Bertjoldsson NO, R Karlsson, V Stoy 1987:** Kernel shrivelling and carbohydrate supply in triticale. *Sveriges Utsadesforenings*, **97**, 23-29.
- Bingham J 1969:** The physiological determinants of grain yield in cereals. *Agric. Prog.*, **44**, 30-42.
- Blum A, J Mayer, B Sinmena, L Shpiler, J Burra 1989:** The drought response of landraces of wheat from the northern Negev Desert in Israel. *Euphytica*, **43**, 87-96.
- Blum A, J Mayer, G Golan 1988:** The effect of grain number per ear on source activity and its water-relations in wheat. *J. Exp. Bot.*, **39**, 106-114.
- Blum A, J Mayer, G Golan 1983b:** Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. H. Relation to drought stress. *Field Crop Res.*, **6**, 149-155.
- Blum A, H Poiardova, G Golan, J Mayer 1983 a:** Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crop Res.*, **6**, 51-58.
- Bruckner PL, RC Frohberg 1991:** Source-sink manipulation as a postanthesis stress tolerance screening technique in wheat. *Crop Sci.*, **31**, 326-328.
- Bruckner PL, RC Frohberg 1987:** Rate and duration of grain fill in spring wheat. *Crop Sci.*, **27**, 451-455.

- Clarke JM 1987:** Use of physiological and morphological traits in breeding programmes to improve drought resistance of cereals. En Drought tolerance in winter cereals. Editado por J. Srivastasa, E. Acevedo y S. Varma, Wiley, 171-191.
- Cross HZ 1975:** Diallel analysis of duration and rate of grain filling of seven inbred lines of corn. *Crop Sci.*, **15**, 532-535.
- Darroch BA, RJ Baker 1990:** Grain filling in three spring wheat genotypes: Statistical Analysis. *Crop Sci.*, **30**, 525-529.
- Daynard TB, JW Tunner, W.G Duncan 1971:** Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn. *Crop Sci.*, **11**, 45-48.
- Daynard T, LW Kannenberg 1976:** Relationships between length of the actual and effective grain filling periods and the grain yield of corn. *Can. J. Plant Sci.*, **56**, 237-242.
- Dedio W, DH Simmonds, RD Hill, H Shealy 1975:** Distribution of alfa amylase in the triticale kernel during development. *Can. J. Plant Sci.*, **55**, 29-36.
- Fox PN, J Crossa, I Romagosa 1997:** Multienviroment testing and genotype x environment interaction. RA Kempton, PN Fox (eds). *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Chapman&Hall, London, pp 117-131.
- Garcia Del Moral LF, J Ramos 1989:** Fisiología de la producción de grano. En *La Cebada*. Editado por J.L. Molina-Cano. Mundi Prensa, Madrid, 137-178.
- Gebeyehou G, DR Knott, R. Baker 1982 a:** Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci.*, **22**, 337-340.

Gebeyehou G, DR Knott, RJ Baker 1982 b: Relationship among duration of vegetative and grain filling phases, yield components and grain yield in durum wheat cultivars. *Crop Sci.*, **22**, 287-290.

Gustafson JP, AJ Luzaszewki, K Robertson 1984: Chromosome substitutions and modifications in hexaploid triticale: a re-evaluation. *Genetics and breeding of triticale. Eucarpia. Francia*, 15-27.

Hanway JJ, WA Russell 1969: Dry matter accumulation in corn (*Zea mays* L.) plants: comparisons among single-cross hybrids. *Agron. J.*, **61**, 947-951.

Heneen WK, K Brismar, G Karlsson 1987: Cytological and anatomical aspects of kernel shrivelling in triticale. *Sveriges Utsadesforenings*, **97**, 13-21

Herz M, A Brunori 1985 a : Nuclear DNA in the endosperm of developing grain of hexaploid triticales and parental species. *Z. Planz.*, **95**, 336-345.

Herz M, A Brunori 1985 b: Endosperm DNA content and dry matter accumulation in the developing grain of hexaploid triticales and parental species. *Z. Pflanz.*, **95**, 346-351.

Ho KM, PY Jui 1989: Duration and rate of kernel filling in barley. *Cer. Res. Comm.*, **17**, 69-76.

Hossain ABS, RG Sears, TS Cox, GM Paulsen 1990: Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Sci.*, **30**, 622-627.

Johnson DR, JW Tanner 1972: Calculation of the rate and duration of grain filling in corn. *Crop Sci.*, **12**, 485-486.

- Jones DB, ML Peterson, S Geng 1979:** Association between grain filling rate and duration and yield components in rice. *Crop Sci.*, **19**, 641-644.
- Katsilkes PJ, JP Gustafson 1984:** The heterochromatine story in triticales. *Genetics and breeding of triticales. Eucarpia. Francia*, 5-13.
- Katsilkes PJ, DG Roupakias, JB Thomas 1975:** Endosperm abnormalities in *Triticum-Secale* combinations. *Can. J. Bot.*, **53**, 2050-2086.
- Katsantonis N, A Gagianas, J Sfakianakis, N Fotdladis 1986:** Inheritance of duration and rate of grain filling and their relationship to grain yield in maize. *Z. Pflanzenzüchtg.*, **96**, 115-121.
- Klassen AJ, DR Hill, EN Larter 1971:** Alpha amylase activity and carbohydrate content as related to kernel development in triticales. *Crop Sci.*, **11**, 265-267.
- Knott DR, G Gebeyehou 1987:** Relationships between the lengths of the vegetative and grain filling periods and agronomic characters in three durum wheat crosses. *Crop Sci.*, **27**, 857-860.
- Ma YZ, CT Mackown, DA Van Sanford 1990:** Sink manipulation in wheat: compensatory changes in kernel size. *Crop Sci.*, **30**, 1099-1105.
- McCaig T, JM Clarke 1982:** Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in semiarid environment. *Crop Sci.*, **22**, 963-970.
- Merker A 1987:** Triticale, a new crop: How far for practical use?. *Sveriges Utsadesforenings*, **97**,5.

- Metzger DD, ST Czaplewski, DC Rasmusson 1984:** Grain filling duration and yield in spring barley. *Crop Sci.*, **24**, 1101-1105.
- Nass HG, B Reisser 1975:** Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat. *Can. J. Plant Sci.*, **55**, 673-678.
- Perez P, R Martinez-Carrasco, IM Martin Del Molino, B Rojo, M Ulloa 1989:** Nitrogen uptake and accumulation in grains of three winter wheat varieties with altered source-sink ratios. *J. of Exp. Bot.*, **40**, 707-710.
- Pheloung PC, KHM Siddique 1991:** Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust. Plant Physiol.*, **18**, 53-64.
- Radley ME 1978:** Factors affecting grain enlargement in wheat. *J. of Exp. Bot.*, **29**, 919-934.
- Radley ME, GN Thorne 1981:** Effects of decreasing the number of grains in ears of cvs Hobbit and Maris Huntsman winter wheat. *Ann. Appl. Biol.*, **98**, 149-156.
- Rasmusson DC, I McLean, TL Tew 1979:** Vegetative and grain filling periods of growth in barley. *Crop Sci.*, **19**, 5-9.
- SAS Institute 1987.** SAS/STAT. User's Guide for Personal Computer. Version 6, 4^a edición. Cary, N.Y. 846 pp.
- Shanahan JF, DH Smith, JR Welsh 1984:** An analysis of post-anthesis sink-limited winter wheat grain yields under various environments. *Agron. J.*, **76**, 611-615.

- Simmons SR, RK Crookston, JE Kurle 1982:** Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Sci.*, **22**, 983-988.
- Turner NC, ME Nicolas 1987:** Drought resistance of wheat for light-textures soils in a mediterranean climate. En *Drought tolerance in winter cereals*. Editado por Jp Srivastasa, E. Proceddu, E. Acevedo y S. Varma. Wiley, 203-216.
- Van Sanford DA 1985:** Variation in kernel growth characters among soft red winter wheats. *Crop Sci.*, **25**, 626-630.
- Van Sanford DA, CT McKown 1987:** Cultivar differences in nitrogen remobilization during grain fill in soft red winter wheat. *Crop Sci.*, **27**, 295-300.
- Varughese G, EE Saary, OS Abdalla 1986:** Two decades of triticale breeding and research at CIMMYT. In *Proc. Int Ttcale Sym. Sydney, 1986*, 148-169.
- Wardlaw IF, L Moncur 1976:** Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. *Planta*, **128**, 93-100.
- Wiegand CL, JA Cuellar 1981:** Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.*, **21**, 95-101.
- Wych RD, RL McGraw, DD Stuthman 1982:** Genotype x year interaction for length and rate of grain filling in oats. *Crop Sci.*, **22**, 1025-1028.
- Zadoks JC, TT Chang, CF Konzak 1974:** A decimal code for the growth stage of cereals. *Eucarpia Bull*, **7**, 42-52.

LLENADO DE GRANOS CENTRALES Y LATERALES DE CEBADAS DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS

Introducción

El peso final que los granos de cebada pueden alcanzar viene determinado por el tamaño que estos granos llegan a presentar durante el periodo de madurez, es decir, desde la antesis hasta la recolección. El desarrollo del grano sigue una curva sigmoide. Durante las primeras etapas de formación del endospermo la velocidad de crecimiento es relativamente lenta, incrementándose progresivamente durante la fase de expansión hasta hacerse casi lineal en función del tiempo para finalizar de forma más o menos brusca (Molina-Cano, 1989).

El nivel de crecimiento de cada grano de cebada es variable en función del aporte de asimilados y de su posición en la espiga, aunque pueden señalarse valores máximos que oscilan entre 0,9 y 0,2 mg por grano y día, siendo los granos situados en el centro de la espiga los que mayores valores presentan. El crecimiento del grano de cebada se hace lineal cuando alcanza una masa de 4 y 6 mg, por ello a partir de este momento su peso final dependerá de la intensidad de la fotosíntesis y del aporte de carbohidratos desde las reservas vegetativas (pendiente de la curva) y de la duración de la etapa de crecimiento (determinada por los factores ambientales). Las causas que determinan el cese del crecimiento en el grano todavía no se conocen con claridad, si bien se relacionan más con la caída en la capacidad de síntesis de almidón inducida por la deshidratación de los enzimas del endospermo que con la falta real de asimilados (Molina-Cano, 1989).

El peso del grano es un factor importante que sirve para determinar la calidad nutricional y de malta de la cebada. Las cebadas de seis carreras producen granos más pequeños que las cebadas de dos carreras cuando se cultivan en ambientes pobres (Acevedo y col., 1991). Esto está parcialmente relacionado con grandes diferencias en

el peso del grano entre espiguillas pertenecientes a una misma espiga en los genotipos de seis carreras. Así, Gilbertson y Hockett (1986) encontraron que los granos laterales presentaban medias de peso que eran la mitad de las medias de peso de los granos centrales en quince retrocruzamientos de cebadas de seis carreras procedentes de líneas casi isogénicas. En trigo, se encontraron diferencias en el peso entre granos pertenecientes a una determinada espiguilla (Bremmer y Rawson, 1978), debidos principalmente a cambios en la tasa de llenado (Rawson y Ruwall, 1972; Simmons y Crookston, 1979). En cebada, la importancia de los parámetros de llenado de grano y peso final del grano según su posición en la espiga se ha estudiado muy poco, sobre todo en condiciones mediterráneas. Scott y col. (1983) encontraron que los granos laterales presentaban tasas de llenado un 25 % menores respecto a los granos centrales, en las cebadas de seis carreras cultivadas en condiciones casi óptimas. Por el contrario, la duración del periodo de llenado raramente variaba respecto a la posición de la flor en la espiga, por tanto, la tasa de llenado explicaba la mayor parte de la variación en el peso del grano.

Objetivos

1.- Estudiar los patrones de desarrollo del grano y ver si hay variación entre granos centrales y laterales de diez cebadas de seis carreras cultivadas en condiciones mediterráneas.

Materiales y métodos

Material vegetal

Los ensayos se sembraron durante dos años consecutivos (1992 y 1993) en Gimennells y en 1993 en Artesa de Segre (Tabla 5.2). Se utilizaron diez genotipos de cebadas de seis carreras descritos en la Tabla 5.1. No se consideró *a priori* la respuesta

de estos genotipos a la vernalización y al fotoperiodo, por lo que se detecta un amplio desequilibrio en el número de genotipos sensibles o insensibles a ello. El diseño experimental en cada ambiente consistió en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela estaba formada por seis surcos de 4,5 metros de longitud a 20 cm de separación. La dosis de siembra empleada fue de 350 semillas/m².

Tabla 5.1 Genotipos, año de obtención, origen, sensibilidad a la vernalización (V:1>2>3) y al fotoperiodo (F:1>2>3), y clasificación en grupos de mejora.

Grupos de Mejora	SEIS CARRERAS				
	Genotipo	Año	Origen	V	F
A (anterior a 1960)	AD-8	1950	España	-	2
	Albacete	1954	España	2	2
	Hatif de Grignon	1937	Francia	1	1
	Pane	1950	España	-	2
B (1960-1985)	Barbarrosa	1980	Francia	3	1
	Dacil	1982	España	1	3
	Dobla	1979	España	1	2
	Plaisant	1982	Francia	3	1
C (últimos 10 años)	Orria	1993	España	1	2
	Roxana	1992	España	1	-

Tabla 5.2. Características climáticas y descripción de los tres ensayos.

Localidad	Código ambiente	Coordenadas	Clasificación suelos	FS †	FA ‡ primer genotipo (Dobla)	Precipitación (período vegetativo)	Promedio de T ^{as} y Precipitación (período llenado de grano)			
							T _{max}	T _{med}	T _{min}	P(mm)
Artesa de Segre	ARTE93	42°11'N, 0°32'E	Fluventic Xerochrept	19-11-92	03-05-93	182.4	23.1	16.6	10.1	89.0
Gimenells #	GIME92	41°36'N, 0°13'E	Xerollic	08-11-91	21-04-92	145.4	24.8	18.4	12.1	122.3
	GIME93		Paleorthid	20-11-92	19-04-93	138.2	23.9	17.2	10.5	102.2

#: Es una zona de regadío con alto nivel freático.

†: Fecha de siembra.

‡: Fecha de antesis.

Metología utilizada

El seguimiento del llenado del grano se realizó marcando en antesis 100 espigas principales en cada parcela con las aristas visibles en la zona central (Estado 65 de la escala de Zadoks). Cada cinco-ocho días se cortaron cinco espigas por su base, coincidiendo siempre la primera toma de muestras con la antesis. En una bolsa de plástico hermética se transportaron al laboratorio donde se extrajeron cuatro granos centrales y cuatro granos laterales, de la parte central de la espiga. Los muestreos se realizaron en las diez parcelas del bloque uno y en las diez parcelas del bloque dos. Se obtuvo el peso fresco de los granos y el peso seco de granos y espigas (48 horas a 60°C). El peso seco del grano desde antesis hasta madurez se ajustó a la curva logística de expresión:

(1)

$$Y = W / (1 + e^{B - CX})$$

en donde Y es el peso seco estimado del grano, X es el tiempo en grados día transcurrido desde antesis, W es el peso máximo del grano y B y C son dos constantes derivadas en el ajuste.

La tasa máxima de llenado se obtiene cuando $Y = 0,5 W$, que corresponde a la mitad de la fase lineal del periodo del grano, momento en que la pendiente es máxima. Derivando y sustituyendo la expresión (1) obtenemos:

$$\text{Tasa (mg/grado día)} = C * W/4$$

Generalmente se considera que el llenado del grano se completa cuando el grano alcanza el 95% de su peso, así la duración la obtenemos directamente por sustitución en (1):

$$\text{Duración (grados día)} = B + 2,944/C$$

Tratamiento estadístico

La interpretación de resultados se basó fundamentalmente en un modelo de ajuste logístico y en el análisis de varianzas. El método de las regresiones lineales durante la fase de crecimiento lineal del grano ha sido ampliamente utilizado (Jonhson y Tanner 1972, Van Sanford 1985), en él la pendiente de la recta es directamente la tasa de llenado considerando el llenado acabado cuando el grano llega al 90% de su peso. Los modelos polinómicos (Jones y col., 1979) representan un avance a este método, en estos se usan ecuaciones de segundo o de tercer grado para ajustar la evolución del peso seco del grano obteniendo por derivación la tasa y la duración del llenado. Darroch y Baker (1990) desarrollaron un modelo de ajuste logístico que proporciona coeficientes de determinación superiores al 98%, donde el peso seco máximo del grano es uno de los parámetros que define la ecuación. Este ajuste logístico se hizo mediante el procedimiento PROC NLIN del paquete estadístico SAS, obteniendo los valores de peso máximo del grano (W), tasa (T) y duración (D) del llenado para los granos centrales y laterales de los genotipos de seis carreras, en las parcelas de dos bloques de los ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.

El análisis de varianza se realizó utilizando el paquete estadístico SAS/STAT (SAS Institute, 1989). En el estudio estadístico se consideró el factor ambiente como aleatorio, mientras que el factor genotipo se consideró como factor fijo, en todos los casos. Si el análisis de varianza señaló diferencias significativas en alguno de los factores, se compararon las medias mediante el test de mínima diferencia significativa (m-ds) a un nivel de significación $p < 0,05$. Los efectos Genotipo, Grano y la interacción GE fueron subdivididos de acuerdo al tipo de mejora, vernalización y fotoperiodo de un modo independiente.

Resultados y discusión

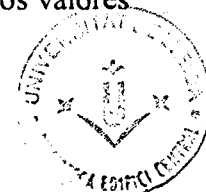
El resultado del análisis de varianza para peso máximo del grano (W), tasa de llenado (T) y duración del periodo de llenado (D), podemos observarlo en la tabla 5.3. Los efectos genotipo y ambiente presentan diferencias significativas para peso del grano (W) y tasa de llenado (T), pero no para la duración del periodo de llenado (D). Así, mientras las medias genóticas para el peso del grano están directamente relacionadas con las medias de las tasas, las medias genóticas para la duración del periodo de llenado no difieren significativamente entre ambientes, posiblemente debido a los estreses post-antesis que determinarían el final del periodo de llenado del grano (Tabla 5.4).

Tabla 5.3. Suma de cuadrados y significación para el peso de grano (W) medido en mg, tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y duración del periodo de llenado (D) en grados día en diez genotipos de seis carreras en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.

FUENTE DE VARIACION	GI	T	D	W
Ambiente(E)	2	17,27**	21581,13ns	2001,10**
Blq /E	3	0,19ns	3092,66ns	62,27ns
Genotipo	9	12,55*	66911,15ns	7005,26**
Posición Grano(C vs L)	1	14,03*	103,21ns	3459,02**
Genotipo x Posición Grano	9	0,86ns	8775,37ns	66,62ns
GE	18	12,27**	73016,37**	577,70*
E x Posición Grano	2	0,79*	2594,54ns	12,17ns
E x Geno x Posición Grano	17	1,51ns	20326,65ns	211,20ns
Error	42	8,91	120211,83	637,72

*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ns= no significativo

Referente al efecto de la posición del grano (central vs lateral), muestra también diferencias significativas para la tasa de llenado (T), y por tanto también para el peso final del grano (W) (Tabla 5.3). Los granos laterales presentan pesos de grano (W) y tasas de llenado (T) menores que los granos centrales, mientras que los valores



de duración del periodo de llenado (D) no presentan estas diferencias (Tabla 5.4). Este aspecto diferencial podemos observarlo tanto si consideramos las medias de peso del grano (W), tasa de llenado (T) y duración del periodo de llenado (D) en el conjunto de los tres ambientes, como si consideramos estas medias en cada ambiente particular.

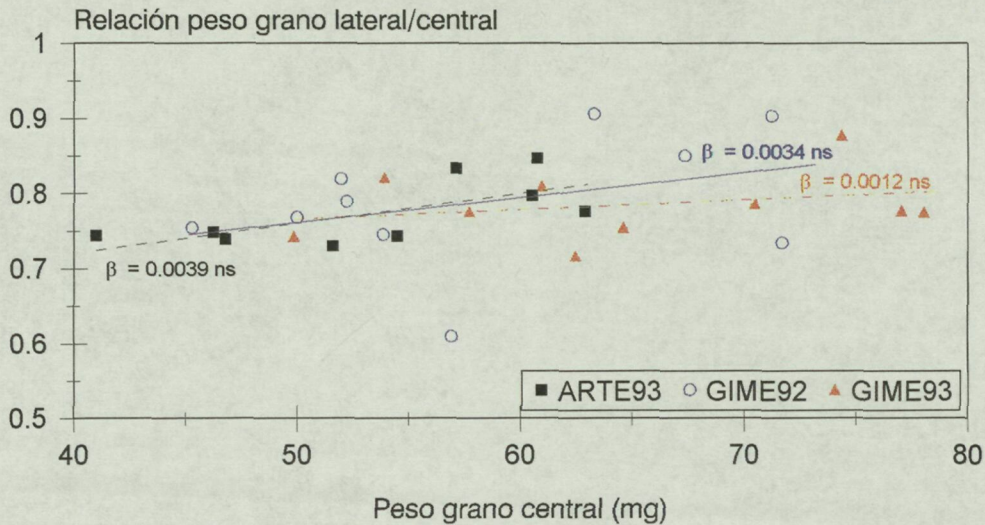
Si consideramos la relación peso grano lateral/central respecto al peso de los granos centrales, no encontramos diferencias significativas para esta relación en los distintos ambientes ($R^2= 0.13$) (Figura 5.1). Si observamos esta Figura 5.1, vemos como la pendiente obtenida para la relación peso grano lateral/central, es menor en los ambientes más favorables para el llenado de grano (GIME93) donde los granos centrales presentan pesos de grano superiores, mientras que esta pendiente es mayor en los ambientes menos favorables para el llenado de grano (ARTE93) que es donde se llenan peor los granos laterales. El efecto de la posición del grano (central vs lateral) en el peso del grano (W), tasa de llenado (T) y duración del periodo de llenado (D) es similar para los diez genotipos, como lo demuestra el hecho de que la interacción Genotipo x Posición del grano no sea significativa (Tabla 5.3). En cambio, como hemos observado en el capítulo anterior, la interacción GE es significativa para los tres parámetros estudiados, peso del grano (W), tasa de llenado (D) y duración del periodo de llenado (D). Así, hay diferencias de los distintos genotipos en los diferentes ambientes.

Tabla 5.4. Medias y separación de medias para el peso de grano (W) en mg, la tasa de llenado ($T \cdot 10^{-3}$) en mg/grados día y la duración del periodo de llenado (D) en grados día, en granos centrales y laterales de diez genotipos de seis carreras, en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.

	T		D		W	
	Central	Lateral	Central	Lateral	Central	Lateral
ARTE93	0,09 a	0,07 b	403,0 a	398,0 a	53,8 a	41,7 b
GIME92	0,12 a	0,09 b	370,0 a	357,0 a	58,1 a	46,3 b
GIME93	0,14 a	0,11 b	351,0 a	361,0 a	64,9 a	51,8 b
GENERAL	0,12 a	0,09 b	371,1 a	368,1 a	59,4 a	46,4 b

Medias seguidas por una misma letra dentro de una misma celda no difieren estadísticamente para $p < 0,05$.

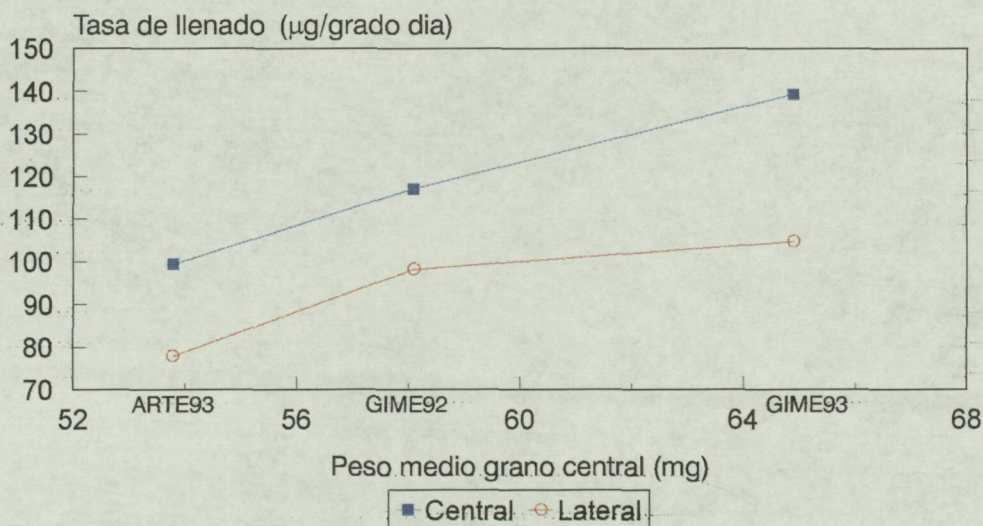
Figura 5.1. Relación peso grano lateral/central respecto al peso de los granos centrales (mg) en tres ambientes: ARTE93, GIME92 y GIME93.



Finalmente, observamos que la tasa de llenado (T) aparentemente es diferente según sea la posición del grano en los distintos ambientes, como demuestra la significación de la interacción E x Posición Grano (Figura 5.2). La significación estadística de esta interacción no es muy alta y estas diferencias en tasa no parecen traducirse en diferencias en el peso final del grano, ya que la interacción E x Posición Grano no es significativa para el peso del grano.

La interacción Genotipo x Posición Grano no es significativa lo que sugiere que tampoco existen diferencias en el comportamiento varietal en el llenado diferencial de granos centrales y laterales. Este hecho dificulta la mejora genética para una mayor uniformidad en el peso del grano, normalmente deseable para su uso final.

Figura 5.2. Tasa de llenado ($T \cdot 10^{-6}$) en mg/grados día en granos centrales y laterales de diez genotipos de seis carreras en tres ensayos: ARTE93, GIME92 y GIME93.



Los granos centrales de las cebadas de seis carreras presentan pesos de grano superiores a los laterales. Esta ventaja en peso parece deberse a una mayor tasa de acumulación de materia seca en los granos centrales (Figura 5.2), ya que no se detectan diferencias en la duración del periodo de llenado (Tabla 5.4). Una posible explicación de este hecho sería que los granos centrales pueden limitar físicamente el crecimiento de las espiguillas laterales cuando la disposición de asimilados para el llenado del grano es máxima. Esto estaría de acuerdo con los resultados obtenidos por Scott y col. (1983) que vieron que el peso del grano de las cebadas de seis carreras, parecía estar relacionado con el tamaño del carpelo antes de anthesis con lo que los carpelos centrales serían mayores que los laterales. También podría deberse a diferencias anatómicas en los tejidos vasculares de las flores. En estudios realizados sobre pedicelos de granos laterales (Gilbertson y Hockett, 1986) se observó que estos pedicelos tenían un efecto negativo sobre el peso final del grano, de manera que largos pedicelos limitaban la disponibilidad de nutrientes durante el desarrollo del grano. Estas consideraciones se basaron en las observaciones realizadas por Kirby y Rymer (1975), quienes encontraron que los tejidos vasculares que nutrían las flores laterales

eran más pequeños que los de las espigas centrales. Nátrová y Nátr (1993) encontraron en trigo, una elevada relación entre el peso total del grano por espiga y el área de sección vascular por pedúnculo, y concluyeron que esto limitaba la productividad del trigo en condiciones no limitantes. Probablemente estas diferencias anatómicas en los tejidos vasculares son parcialmente responsables de las diferencias de peso entre granos centrales y laterales en este estudio.

Conclusiones

El estudio de los patrones de desarrollo del grano, para ver si existe variación entre granos centrales y laterales, de diez cebadas de seis carreras cultivadas en condiciones Mediterráneas, permite concluir que:

- 1.- Los granos centrales de los genotipos de seis carreras presentan pesos (W) superiores a los laterales, debido, principalmente, a una mayor tasa de acumulación de materia seca en los granos centrales, si bien la relación peso grano lateral/central respecto al peso de los granos centrales se muestra más o menos constante en los diferentes ambientes.
- 2.- La tasa de llenado (T) también es más elevada en los granos centrales que en los laterales, tendencia que se presenta en todos los ambientes ensayados.
- 3.- La duración del periodo de llenado (D) no presenta diferencias entre granos centrales y laterales para los distintos ambientes.
- 4.- Existe interacción GE para los tres parámetros que definen la curva de llenado, peso del grano (W), tasa de llenado (T), y duración del periodo de llenado (D), manifestándose por tanto un comportamiento diferencial de los distintos genotipos en los diferentes ambientes.

Bibliografía

- Acevedo E, PQ Craufurd, RB Austin, P Perez-Marco 1991:** Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J. Agric. Camb.*, **116**, 23-36.
- Bauer AC, C Fanning, JW Enz, CV Eberlein 1984:** Use of growing degree-days to determine spring wheat growth stages. *North Dakota Agricultural Experimental Station Bulletin*, **37**.
- Blum A, J Mayer, G Golan 1988:** The effect of grain number per ear (sink size) on source activity and its water-relations in wheat. *J. Exp. Bot.*, **39**, 106-114.
- Bremmer PM, HM Rawson 1978:** The size of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilate and interaction between grains. *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 61-72.
- Brocklehurst PA 1977:** Factors controlling grain weight in wheat. *Nature (London)*, **266**, 348-349.
- Bruckner PL, RC Frohberg 1987:** Rate and duration of grain filling in spring wheat. *Crop Sci.*, **27**, 451-455.
- Cottrell JE, JE Dale 1984:** Variation in size and development of spikelets within the ear of barley. *New Phytol.*, **97**, 565-573.
- Darroch B, RJ Baker 1990:** Grain filling in three spring wheat genotypes statistical analysis. *Crop Sci.*, **30**, 525-529.
- Fox PN, J Crossa, I Romagosa 1997:** Multienviroment testing and genotype x environment interaction. RA Kempton, PN Fox (eds). *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Chapman&Hall, London, pp 117-131.

- Gebeyehou G, DR Knott, RJ Baker 1982:** Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci.*, **22**, 337-340.
- Gilbertson KM, EA Hockett 1986:** The effect of pedicel length on lateral kernel weight in two-six rowed near isogenic lines of barley (*Hordeum vulgare* L.) *Euphytica*, **35**, 363-368.
- Gleadow RM, MJ Dalling, GM Halloran 1982:** Variation in endosperm characteristics and nitrogen content in six wheat lines. *Aust. j. Plant Physiol.*, **9**, 539-551.
- Gwathmey CO, AE Hal, MA Madore 1992:** Pod removal effects on cowpea genotypes contrasting in monocarpic senescence traits. *Crop Sci.*, **32**, 1003-1009.
- Ho KM, PY Jui 1989:** Duration and rate of kernel filling in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Cereal Res. Comm.*, **17**, 69-76
- Kirby EJM, JL Rymer 1975:** The vascular anatomy of the barley spikelet. *Ann. Bot.*, **39**, 205-211.
- Johnson DR, JW Tanner 1972:** Calculation of the rate and duration of grain filling in corn. *Crop Sci.*, **12**, 485-486.
- Jones DB, ML Peterson, S Geng 1979:** Association between grain filling rate and duration and yield components in rice. *Crop Sci.*, **19**, 641-644.
- Labraña , JL Araus 1991:** Effect of foliar application of silver nitrate and ear removal on carbon dioxide assimilation in wheat flag leaves during grain filling. *Field Crops Res.*, **28**, 149-162.

- Martin Del Molino IM, R Martinez-Carrasco, P Perez, L Hernández, R Morcuende 1995:** Influence of nitrogen supply and sink strenght on changes in leaf nitrogen compounds during senescence in two wheat cultivars. *Physiol. Plant*, **95**, 51-58.
- Metzger DD, SJ Czaplewski, DC Rasmusson 1984:** Grain filling duration in spring wheat. *Crop Sci.*, **24**, 1101-1105.
- Molina-Cano JL 1989:** La Cebada. Mundi-Prensa. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, España. 252pp.
- Nass HG, B Reiser 1975:** Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat . *Can. J. Plant Sci.*, **55**, 673-678.
- Nátrová Z, L Nátr 1993:** Limitation of kernel yield by the size of conducting tissue in winter wheat varieties. *Field Crops Res.*, **31**, 121-130.
- Patterson TG, A Brun 1980:** Influence of sink removal in the senescence pattern of wheat. *Crop Sci.*, **20**, 19-23.
- Rawson HM, KN Ruwall 1972:** Ear branching as a means of increasing grain uniformity in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, **23**, 551-559.
- SAS Institute 1987.** SAS/STAT. User's Guide for Personal Computer. Version 6, 4^a edición. Cary, N.Y. 846 pp.
- Scott WR, M Appleyard, G Fellowes, EJM Kirby 1983:** Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight of spring barley. *J. Agric. Sci., Camb.*, **100**, 383-391.
- Simmons SR, RK Crookston 1979:** Nitrogen and dry matter accumulation by kernels formed at specific florets in spikelets of spring wheat. *Crop Sci.*, **18**, 139-143.

Simmons SR, RK Crookston, JE Kurle 1982: Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Sci.*, **22**, 983-988.

Sofield I, LT Evans, MG Cook, IA Wardlaw 1977: Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, **4**, 785-797.

Van Sanford DA 1985: Variation in kernel growth characters among soft red winter wheats. *Crop Sci.*, **25**, 626-630.

Wardlaw IF, I Sofield, PM Cartwright 1980: Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperature. *Aust. J. Plant Physiol.*, **7**, 387-400.

Wiegand CL, JA Cuellar 1981: Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.*, **21**, 95-101.

Zadoks JC, TT Chang, CF Konzak 1974: A decimal code for the growth stage of cereals. *Eucarpia Bull.*, **7**, 42-52.

CONTENIDO DE NITROGENO EN ANTESIS Y MADUREZ EN CEBADAS DE DOS Y DE SEIS CARRERAS EN CONDICIONES MEDITERRANEAS

Introducción

El grano de los cereales presenta una gran estabilidad en su composición si se compara con otros órganos vegetativos de la planta, pero existen variaciones que dependen de factores genéticos, ambientales, o de las técnicas de cultivo. Así, sabemos que la aptitud para acumular algunas reservas en el grano es de carácter genético, mientras que el ambiente influye también muchas veces, particularmente, en los procesos fisiológicos de la maduración del grano. Entre un 35% y un 50% del nitrógeno total en el endospermo maduro del grano de cebada se encuentra en forma de proteínas de reserva (Kirkman y col., 1982): albúminas, globulinas, hordeínas y glutelinas. La constitución cualitativa de las proteínas parece depender únicamente del genotipo. El número y movilidad de las fracciones proteicas solubles y de las prolaminas, no cambia en una misma variedad, sea cual sea el tratamiento agronómico que se le aplique. Por el contrario, la constitución cuantitativa de las proteínas de los cereales depende, no solo del genotipo sino también de los factores ambientales y agronómicos. Así, las variaciones climáticas y las condiciones de cultivo alteran considerablemente el contenido de nitrógeno del grano, sobre todo su riqueza relativa en hordeínas y glutelinas.

Desai y Bhatia (1978) y Day y col. (1985) en estudios realizados sobre la economía del nitrógeno en trigo, concluyeron que, la acumulación y la redistribución de nitrógeno entre los tejidos vegetativos y el grano, son los principales factores implicados. Así, incrementos en el rendimiento del nitrógeno del grano (Löffler y col., 1985) están relacionados con incrementos tanto del índice de cosecha del nitrógeno, como del nitrógeno total en madurez, o con ambos. En el trigo, la mayor parte del nitrógeno se acumula en los órganos vegetativos antes de anthesis (Desai y Bhatia, 1978), constituyendo la principal fuente del nitrógeno presente en el grano en

madurez. Además, la redistribución del nitrógeno acumulado antes de anthesis puede contribuir en más del 80% en el rendimiento del nitrógeno en el grano (Dalling y col., 1976).

Numerosas investigaciones han puesto de manifiesto que, en casi todos los cereales, existe una correspondencia negativa entre el rendimiento grano y la concentración de nitrógeno en el mismo, existiendo diferentes explicaciones para ello según los autores. Las variedades de trigo más modernas suelen presentar generalmente menor concentración de nitrógeno en el grano (Terman, 1979), por lo que algunos autores han encontrado una correlación negativa entre el índice de cosecha y la concentración de nitrógeno en el grano (Bhatia, 1975; Dubois y Fossati, 1981; Löffler y Busch, 1982; Löffler y col., 1985). Esto puede deberse a causas genéticas (McNeal y col., 1972; Pepe y Heiner, 1975; Miezán y col., 1977), pero Kibite y Evans (1984) concluyeron que esta relación no era debida a factores estrictamente genéticos. McNeal y col. (1978) creyeron que esta relación inversa podía deberse a la mejora del rendimiento grano a través de la producción de carbohidratos asimilados y su posterior translocación al grano, sin existir ninguna mejora paralela en la disponibilidad y redistribución del nitrógeno para el desarrollo de los granos. Es decir, puede haber un elevado contenido de proteínas en el grano y altos niveles de rendimiento, pues ambos factores, proteínas y rendimiento, pueden incrementarse simultáneamente con un adecuado suministro de nitrógeno y una eficiente transferencia de éste al grano en formación, y en esta transferencia juegan un papel importante otros factores ambientales. Además, la mejora a favor del índice de cosecha del nitrógeno, ha repercutido en el rendimiento grano (Austin y col., 1980; Deckerd y col., 1985; Slafer y Andrade, 1989).

Los programas de mejora de cereales han constatado que, la mejora del rendimiento potencial puede sucederse de forma más rápida y eficaz si se selecciona específicamente para los factores que contribuyen directamente a aumentar el rendimiento. En este sentido, y en relación con los programas actuales para la mejora de los componentes del rendimiento y, más concretamente, para la mejora del número de granos por espiga, Abbate y col. (1995) y Van Herwaarden (1996) han observado

que el contenido de nitrógeno de la espiga en antesis está mejor relacionado con el número final de granos, que con el peso seco de la espiga (Abbate y col., 1995) o con los carbohidratos solubles en agua (Van Herwaarden, 1996) de la espiga en antesis. Parece, que el nitrógeno en la espiga puede incrementar el número de granos, a través del incremento del número de flores que permanecen viables.

La influencia del contenido de nitrógeno de la espiga en antesis en el número de granos, es un factor importante a tener en cuenta en relación al rendimiento en los cereales. Evidencias históricas indican que, en trigo, los incrementos en el número de granos están asociados con incrementos en rendimiento, aunque en menor medida que el incremento en el peso del grano con un mayor rendimiento (Austin y col., 1980; Cox y col., 1988; McCaig y De Pauw, 1995). De hecho, una disminución en las medias de peso de grano han ido acompañadas, habitualmente, de incrementos en el número de granos (Slafer y col., 1990). Esta reducción en las medias del peso del grano, puede ser debida a la escasez o falta de asimilados o, más probablemente, puede ser consecuencia del hecho de que cuando se producen más granos, en trigo, suelen hacerlo en las flores distales, las cuales son siempre más pequeñas. Así, es necesario entender y mejorar el conocimiento, de la relación entre el peso del grano y los principales factores de variación de este peso en cereales.

Por otro lado, es conocido que la calidad maltera de la cebada depende de varios factores, algunos de los cuales son de naturaleza bioquímica y controlados principalmente por el genotipo. Otros como la concentración de nitrógeno (% en materia seca) en el grano suelen estar ampliamente influenciados por la fertilización y otros factores agronómicos. La concentración de nitrógeno en grano es una medida de la proporción de proteínas respecto a carbohidratos, que es un parámetro de calidad maltera. Los carbohidratos son almacenados en el grano como granos de almidón entre la matriz proteica (Briggs, 1978). En granos con gran contenido proteico, esta matriz perjudica la capacidad del grano de absorber agua durante el crecimiento, y restringe la degradación enzimática del almidón durante la germinación. Esto incrementa el tiempo necesario para el proceso de malteo y reduce la eficiencia de la conversión y por consiguiente el rendimiento de la malta. Generalmente, en Europa,

sólo el grano con una concentración de nitrógeno de menos de 1,75% (aproximadamente 11% de proteína cruda) se considera adecuado para malteo. Por cada 0,1% de incremento en la concentración de nitrógeno, el rendimiento del extracto de fermentación es reducido aproximadamente un 1%.

Conocido el papel de la redistribución del nitrógeno en proteínas y carbohidratos, parece conveniente analizar su cambio desde antesis a madurez tanto en la espiga como en los órganos vegetativos de reserva. Es interesante conocer si existen diferencias genotípicas y/o ambientales en la capacidad de movilizar nitrógeno. Por otro lado también puede tener importancia aplicada, el conocer si existen comportamientos diferenciales según sea el uso final del material producido, es decir, cebadas pienso y cebadas para malteo.

Objetivos

- 1.- Estudiar el contenido de nitrógeno del último entrenudo del tallo, vaina de la hoja bandera y espiga, en antesis y en madurez, y determinar su control genético o ambiental.
- 2.- Estudiar las correlaciones entre la concentración de nitrógeno en antesis y distintos parámetros de llenado de grano y de rendimiento.

Materiales y métodos

Material vegetal

Se ensayaron 20 genotipos de cebada, diez de dos y diez de seis carreras, descritos en la Tabla 6.1, durante dos años consecutivos (1991 y 1992), sembrados en dos localidades de la provincia de Lleida (Bell-lloc d'Urgell y Gimènells). La

denominación de estos ensayos es: BELL91, GIME91 y GIME92. Las características de estos ambientes están resumidas en la Tabla 6.2.

El diseño experimental en cada ambiente consistió en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela estaba formada por seis surcos de 4,5 metros de longitud a 20 cm de separación, y la dosis de siembra utilizada fue de 350 semillas/m².

Tabla 6.1. Genotipos, año de obtención, origen, uso (M=malta, P=pienso), y clasificación en grupos de mejora.

Grupos de Mejora	SEIS CARRERAS				DOS CARRERAS			
	Genotipo	Año	Origen	Uso	Genotipo	Año	Origen	Uso
A (anterior a 1960)	AD-8	1950	España	P	Beka	1954	Francia	M
	Albacete	1954	España	P				
	Hatif de Grignon	1937	Francia	P				
	Pane	1950	España	P				
B (1960-1985)	Barbarrosa	1980	Francia	P	Alpha	1972	Francia	P
	Dacil	1982	España	P	Iranis	1983	Alemania	P
	Dobla	1979	España	M	Kym	1978	Inglaterra	M
	Plaisant	1982	Francia	M	Mogador	1982	Francia	P
					Tipper	1985	Inglaterra	P
					Zaida	1985	España	M
C (últimos 10 años)	Orria	1993	España	P	Albada	1990	España	P
	Roxana	1992	España	P	Alexis	1991	Alemania	M
					Cameo	1987	Inglaterra	P

Tabla 6.2. Características climáticas y descripción de los tres ensayos.

Localidad	Código ambiente	Coordenadas	Clasificación suelos	FS †	FA ‡ primer genotipo (Dobla)	Precipitación (periodo vegetativo)	Promedio de T ^{as} y Precipitación (periodo llenado de grano)			
							T _{max}	T _{med}	T _{min}	P(mm)
Bell-lloc D'Urgell	BELL91	41°40'N, 0°41'E	XericTorrrior-thent	21-02-90	01-05-91	375.4	22.9	15.6	8.4	37.5
Gimenells #	GIME91	41°36'N,	Xerollic	21-11-90	26-04-91	216.6	22.5	15.5	8.5	19.0
	GIME92	0°13'E	Paleorthid	08-11-91	21-04-92	145.4	24.8	18.4	12.1	122.3

Es una zona de regadío con alto nivel freático.

† Fecha de siembra.

‡ Fecha de antesis.

Metodología utilizada

Para realizar el seguimiento del contenido de nitrógeno, se marcaron en antesis 100 espigas principales en cada parcela con las aristas visibles en la zona central de la espiga (Estado 65 de la escala de Zadoks). La primera toma de muestras coincidió con el momento de antesis y la segunda con el de madurez. Los muestreos se realizaron en las 20 parcelas del bloque uno y en las 20 del bloque dos. En cada muestreo se cortaron 20 espigas principales del último nudo desarrollado y las muestras se transportaron al laboratorio en una bolsa de plástico hermética donde se fraccionaron en vaina de la hoja bandera, último entrenudo del tallo y espiga, obteniéndose el peso fresco y el peso seco de cada fracción (48 horas a 60°C). Posteriormente cada fracción se molió y se determinó el contenido de nitrógeno. Para cada genotipo y órgano analizado se mezcló el material de los dos bloques.

Para determinar el nitrógeno orgánico total de las muestras se siguió el método "Kjeldalh" en el que se parte de 0,5-0,8 gr. de la muestra molida, pesada sobre un papel fino sin cenizas ni nitrógeno. Se envuelve y se coloca en un tubo de digestión tratándose directamente con ácido sulfúrico concentrado en presencia de un

catalizador. Se deja reposar durante 15 minutos y seguidamente se lleva a ebullición en un digestor. Este proceso dura aproximadamente dos horas, la primera para subir la temperatura lentamente hasta 400°C (media hora a 200°C y 15 minutos a 300°C) y la segunda, manteniendo esta temperatura, para terminar la digestión. Una vez terminada la digestión se deja enfriar y se realiza la destilación y valoración con un destilador automático utilizando ácido clorhídrico.

Se determinó el contenido de nitrógeno orgánico total tanto de las partes vegetativas (último entrenudo del tallo y vaina de la hoja bandera) como del grano, en anthesis y en madurez. La concentración protéica puede estimarse multiplicando la concentración de nitrógeno en el grano por 6,25 y en la vaina y último entrenudo del tallo por 5,71.

La translocación de nitrógeno en cada órgano vegetal se determinó en base a su peso y su concentración de acuerdo a la siguiente expresión:

$$\text{Trans N(\%)} = 100 \cdot \frac{(\text{Peso seco} \cdot [\text{N}])_{\text{madurez}} - (\text{Peso seco} \cdot [\text{N}])_{\text{anthesis}}}{(\text{Peso seco} \cdot [\text{N}])_{\text{madurez}}}$$

donde:

$[\text{N}]$ = concentración de nitrógeno.

Tratamiento estadístico

La interpretación de resultados se basó fundamentalmente en análisis de varianzas y de correlaciones. Para la realización del ANOVA se utilizó el programa PROC GLM del paquete estadístico SAS/STAT (SAS Institute, 1989). En el estudio estadístico se consideró el factor genotipo como factor fijo, mientras que el factor ambiente se consideró como aleatorio. Se es consciente que tres es un número reducido de ambientes, que puede no representar adecuadamente la variabilidad ambiental existente. Sin embargo, esta decisión no comporta ninguna implicación práctica ya que al mezclar muestras procedentes de dos bloques, en ambos casos ambiente factor

fijo o aleatorio, el error para Genotipos y Ambiente es su interacción. Si el resultado del análisis de varianza señaló diferencias significativas en algún factor, se compararon las medias mediante el test de mínima diferencia significativa (mds) a un nivel de significación $p < 0,05$. Los efectos Genotipo, Grano y la interacción GE, fueron subdivididos de acuerdo al tipo de mejora, uso y número de carreras del material, de un modo independiente. Estos contrastes se evalúan empleando como error el residuo correspondiente. Para el cálculo de las correlaciones se utilizó el procedimiento PROC CORR del paquete estadístico SAS/STAT (SAS Institute, 1989).

Resultados y discusión

Los resultados obtenidos del análisis de varianza podemos observarlos en la Tabla 6.3. De manera general encontramos más diferencias en la concentración de nitrógeno en los distintos órganos estudiados, en antesis que en madurez. La concentración de nitrógeno de la vaina, el tallo y la espiga, presenta un fuerte componente ambiental en el momento de antesis, que en el caso de la espiga también se da en madurez. También existe para la concentración de nitrógeno, un comportamiento diferencial entre los genotipos de dos carreras y los de seis carreras en los distintos ambientes, ya que la interacción Ambiente x carreras es altamente significativa, en antesis para vaina, tallo y espiga, y también en madurez para la vaina. Los efectos ambientales en la translocación de nitrógeno no son tan patentes como en la concentración en antesis. De hecho tan sólo existen diferencias ambientales significativas para la translocación del nitrógeno a la espiga. No se detectan diferencias genotípicas en esta variable para ningún órgano analizado en nuestras condiciones de ensayo. Sí se detectan distintos comportamientos en la translocación del nitrógeno en los ambientes analizados para las cebadas de dos y de seis carreras.

Tabla 6.3. Cuadrados medios y significación para la concentración total de nitrógeno en antesis y madurez (%), y, para la translocación media de nitrógeno (%), en la vaina de la hoja bandera, el último entrenudo del tallo y la espiga de veinte genotipos de cebada, diez de dos carreras y diez de seis, en los ensayos de BELL91, GIME91 y GIME92.

Fuente de Variación.	GL	VAINA			TALLO			ESPIGA		
		Antesis	Madurez	Trans.N.	Antesis	Madurez	Trans.N.	Antesis	Madurez	Trans.N.
Ambiente [E]	2	0,863**	0,045ns	423,9ns	2,442**	0,023 ns	70891,2ns	0,249 **	0,310 **	312,8**
Genotipo [G]	19	0,065ns	0,017ns	5208,8ns	0,085 *	0,007 ns	33302,4ns	0,030 *	0,060 ns	44,8sn
Carreras	1				0,438 **			0,046 ns		
G(Car)	18				0,065 ns			0,030 *		
Uso	1				0,010 ns			0,050 ns		
G(Uso)	18				0,091 *			0,028 ns		
Mejora	2				0,158 ns			0,126 **		
G(Mejora)	17				0,078 ns			0,017 ns		
GE	38	0,043ne	0,028ne	5914,7ne	0,051 ne	0,015 ne	31000,3ne	0,013 ne	0,051 ne	30,0ne
Car x E	2	0,214**	0,267**	25676,3**	0,320 **	0,031 ns	4679,0ns	0,051 *	0,012 ns	163,0**
Uso x E	2	0,037ns	0,072ns	1301,7ns	0,120 ns	0,008 ns	12677,0ns	0,019 ns	0,059 ns	10,3ns
Mejora x E	4	0,043ns	0,019ns	2127,6ns	0,110 ns	0,011 ns	41606,1ns	0,023 ns	0,005 ns	13,9ns

*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ns= no significativo, $p > 0,05$; ne: hipótesis no evaluable,

Si consideramos los órganos vegetativos, último entrenudo del tallo y vaina de la hoja bandera, vemos que en el tallo encontramos diferencias genotípicas en la concentración de nitrógeno en antesis mientras que en la vaina no se presentan estas diferencias (Tabla 6.3). En el tallo, estas diferencias las encontramos si consideramos el número de carreras, las cebadas de dos carreras presentan concentraciones de nitrógeno en este órgano superiores a las de seis carreras. Por el contrario, no existen diferencias globales entre tipo de uso (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Medias y separación de medias para la concentración total de nitrógeno en antesis y madurez (%), translocación media de nitrógeno (%), y, peso medio del órgano (mg), en vaina de la hoja bandera, último entrenudo del tallo y espiga, para veinte genotipos de cebada, según su ciclo de mejora (Tipo: A, B y C), según el número de carreras (dos y seis) y según la utilización de su grano (Uso: malta y pienso), en los ensayos BELL91, GIME91 y GIME92.

	VAINA			TALLO			ESPIGA		
	Antesis	Madurez	Trans.N.	Antesis	Madurez	Trans.N.	Antesis	Madurez	Trans.N.
CARRERAS									
DOS	1,79	0,66	-301	1,44 a	0,35	-409	1,92 a	2,11	78
SEIS	1,82	0,69	-280	1,25 b	0,34	-354	1,88 a	1,91	76
USO									
PIENSO	1,80	0,68	-290	1,34 a	0,35	-355	1,89	1,99	78
MALTA	1,80	0,65	-320	1,36 a	0,34	-409	1,94	2,04	78
MEJORA									
A	1,73	0,70	-279	1,28	0,36	-298	1,80 b	1,99	82
B	1,90	0,66	-321	1,42	0,33	-429	1,95 a	2,03	77
C	1,70	0,66	-264	1,26	0,37	-339	1,90 ab	1,97	76
PESO MEDIO	126,00	89,00		97,00	93,00		376,00	1648,00	

Medias seguidas por una misma letra dentro de una misma celda no difieren estadísticamente para $p < 0,05$.

El último entrenudo del tallo y la vaina de la hoja bandera, son órganos de reserva de nitrógeno en antesis que será translocado a la espiga en madurez, y, esta translocación no presenta diferencias genotípicas en ninguno de los dos órganos (Tabla 6.3), siendo más elevada en el tallo que en la vaina para el conjunto de genotipos (Tabla 6.4). La translocación va acompañada de una disminución de la concentración de nitrógeno y del peso seco medio del órgano en madurez. Si observamos esta tabla, podemos ver que ambos órganos pierden peso seco en madurez respecto al peso seco en antesis, pero esta pérdida es mayor en la vaina que en el tallo. El peso seco medio del último entrenudo del tallo en madurez representa un 95,9% del peso seco medio en antesis, mientras que esta proporción es menor en la vaina de la hoja bandera, un 70,6%. En cuanto a la concentración media de nitrógeno, disminuye en madurez tanto en vaina como en tallo, mientras que la translocación es algo superior en el tallo. Hemos de considerar igualmente, el distinto comportamiento de los genotipos, según sea su número de carreras, en los diferentes ambientes tanto para

la concentración de nitrógeno en antesis y madurez, como para la translocación del nitrógeno de la vaina, como demuestra la significativa interacción entre carreras y ambiente en los tres casos (Tabla 6.3). En todos los órganos las cebadas de dos carreras translocan más que las de seis en el conjunto de ambientes (Tabla 6.4). Así, el último entrenudo del tallo y la vaina de la hoja bandera constituirían la fuente de nitrógeno que en madurez pasará a la espiga. Todas las cebadas ensayadas aparentemente tienen una gran capacidad de redistribución de nitrógeno en las zonas vegetativas, como podemos observar en la Tabla 6.4, mientras que la espiga sería el sumidero de este nitrógeno en madurez. Estos resultados estarían de acuerdo con los obtenidos por Desai y Bhatia (1978) y Day y col. (1985).

En el caso de la espiga, encontramos diferencias genotípicas en antesis, entre el conjunto de genotipos de dos y entre los de seis carreras (Tabla 6.3). Así mismo si consideramos el ciclo de mejora de los genotipos, las cebadas mejoradas (B y C) tienen concentraciones de nitrógeno en el grano superiores a las cebadas más antiguas (A) (Tabla 6.4), lo que sugeriría que la mejora genética ha tenido sus efectos sobre la capacidad de los genotipos para la absorción de nitrógeno. Estos últimos datos serían contrarios a los obtenidos por Slafer y col.(1990) en trigo harinero, donde observaron que la acumulación de nitrógeno en el grano de los genotipos más modernos era igual o incluso inferior a la de los genotipos más antiguos, pero estarían de acuerdo con los obtenidos por Austin y col. (1980) en variedades utilizadas en Inglaterra. Si observamos la tabla de medias (Tabla 6.4) podemos comprobar en las cebadas de dos carreras una tendencia a presentar concentraciones de nitrógeno más elevadas que las de seis carreras, tanto en antesis como en madurez, siendo estas diferencias significativas entre el conjunto de genotipos de dos carreras y entre el conjunto de seis. En cuanto al uso de las cebadas, no parecen existir diferencias significativas entre las medias de las cebadas que se utilizan para pienso y de las cebadas que se utilizan para malta, si bien se aprecia una cierta tendencia no esperada en las cebadas utilizadas para malta a presentar medias algo superiores, tanto en antesis como en madurez (Tabla 6.4). Este hecho se alejaría del patrón preconcebido de que las primeras siempre presentan menores valores de proteína que las segundas. Estos datos se corresponderían con las conclusiones obtenidas por Molina-Cano y col. (1997) que

consideran como posible y deseable la mejora para calidad conjunta de malta y pienso. Así, las características que son deseables para las cebadas malta también lo son para las cebadas pienso y debería, por tanto, dejar de definirse a las cebadas pienso como un concepto residual de aquello que no es bueno para la calidad de la malta.

La espiga se comporta claramente como sumidero del nitrógeno. De hecho la translocación de nitrógeno es muy próxima al 80%, indicando que la mayor parte de este elemento no se encontraba en la espiga en antesis. En este trabajo no es posible llevar a cabo un balance del nitrógeno total, ya que tan sólo se ha medido el último entrenudo del tallo y no toda la planta. Aproximadamente este último entrenudo parece contribuir en el nitrógeno de la espiga en tan sólo un 11%. Por tanto, este último entrenudo no parece desempeñar en la cebada un papel particularmente relevante en la economía del nitrógeno. Encontramos diferencias significativas para la translocación de nitrógeno de la espiga en los distintos ambientes, y una fuerte interacción del ambiente en la translocación de nitrógeno de los genotipos según sean de dos o de seis carreras (Tabla 6.3).

El análisis de correlación genética entre la concentración de nitrógeno en antesis en el último entrenudo del tallo y la espiga, únicos parámetros significativos (Tabla 6.3), y diferentes parámetros de llenado de grano y de rendimiento (Tabla 6.5), nos muestra la ausencia de correlación entre la concentración de nitrógeno del tallo en antesis y los diferentes parámetros de llenado de grano y de rendimiento, mientras que esta correlación sí se presenta entre las concentraciones de nitrógeno del tallo y de la espiga en antesis ($r=0.63$, $p<0.002$). Las diferencias genotípicas observadas para este carácter no parecen traducirse en ninguna ventaja adaptativa significativa para ninguno de los caracteres de rendimiento y llenado de grano.

Tabla 6.5. Correlaciones entre la concentración total de nitrógeno en antesis (%) de tallo y espiga y distintos parámetros de llenado (W = peso del grano, T = tasa de llenado, D = duración del periodo de llenado) y de rendimiento (rendimiento, Δ = discriminación isotópica del carbono, PhL = peso hectolítrico, $DADD$ = días de antesis después de Doble, y, HI = índice de cosecha), en diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez de seis carreras en los ensayos de BELL91, GIME91 y GIME92. En números más pequeños está indicada su significación estadística.

	N Antesis Tallo	N Antesis Espiga
TASA	0.10 0.66	-0.07 0.77
DURACION	-0.03 0.90	-0.05 0.83
PESO GRANO	-0.06 0.80	-0.16 0.49
N Antesis Tallo	1.00 0.00	0.63 0.00
N Antesis Espiga	0.63 0.00	1.00 0.00
RENDIMIENTO	0.17 0.47	0.43 0.05
Δ	-0.29 0.21	0.17 0.46
PhL	0.38 0.09	0.55 0.01
DADD	0.37 0.11	0.34 0.14
HI	0.05 0.73	0.08 0.73

La concentración de nitrógeno presente en la espiga en antesis sí que está significativamente relacionada con algunos parámetros productivos (Tabla 6.5). Existe una correlación positiva entre esta variable y tanto el rendimiento ($r=0.43$, $p<0.05$) como el peso hectolítrico ($r=0.55$, $p<0.01$). Hay que señalar que en ambos casos esta correlación es positiva, lo que aparentemente podría estar en contradicción con la

correlación negativa entre nitrógeno y rendimiento. Sin embargo esta correlación se ha estimado con el nitrógeno en antesis, y no en madurez. Puede reflejar los comportamientos diferenciales de algunos genotipos que son capaces de asimilar más nitrógeno durante el crecimiento vegetativo, lo que se traduce en un mayor rendimiento o mejor calidad final de grano.

Conclusiones

El estudio de la concentración de nitrógeno del último entrenudo del tallo, la vaina de la hoja bandera y la espiga, en antesis y madurez, para diez genotipos de cebadas de dos carreras y diez genotipos de seis carreras, en dos ambientes del noreste español durante dos años consecutivos, permite concluir que:

- 1.- De forma general, existen más diferencias en la concentración de nitrógeno de los distintos órganos en antesis que en madurez.
- 2.- Encontramos un fuerte componente ambiental en relación con la concentración de nitrógeno de los tres órganos estudiados, así como diferencias en dicha concentración entre los genotipos de dos y de seis carreras en los distintos ambientes, como demuestra la significativa interacción Ambiente x carreras.
- 3.- Los órganos vegetativos, último entrenudo del tallo y vaina de la hoja bandera, acumulan nitrógeno en antesis translocándolo a la espiga en madurez, constituyendo una fuente del nitrógeno que encontraremos en el grano. El papel del último entrenudo del tallo no parece cuantitativamente muy relevante respecto al resto de la planta.
- 4.- Existen diferencias genotípicas para la concentración de nitrógeno del último entrenudo del tallo y de la espiga en antesis. Así, las cebadas de dos carreras presentan tallos con mayores concentraciones de nitrógeno que las de seis, mientras que las concentraciones de nitrógeno de los granos de los genotipos mejorados son superiores

a las de los genotipos más antiguos, tanto en antesis como en madurez, pero estas diferencias genotípicas en el grano no se detectan si consideramos el uso (malta y pienso) de estas cebadas.

5.- Encontramos una moderada correlación positiva entre la concentración de nitrógeno de la espiga en antesis y el rendimiento y el peso hectolítrico.

Bibliografía

Abbate PE, FH Andrade, JP Culot 1995: The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *J. Agric. Sci. (Camb)*, **124**, 351-360.

Austin RB, MA Ford, JA Edrich, RD BLACKWELL 1977: The nitrogen economy of winter wheat. *J. Agric. Sci.*, **88**, 159-167.

Austin RB, J Bingham, RD Blackwell, LT Evans, MA Ford, CL Morgan, M Taylor 1980: Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci.*, **94**, 675-689.

Bhatia CR 1975: Criteria for early generation selection in wheat breeding programmes for improving protein production. *Euphytica*, **24**, 789-794.

Bhatia CR, R Rabson 1976: Bioenergetic considerations in cereal breeding for protein improvement. *Science*, **194**, 1418-1421.

Briggs De 1978: Barley. Chapman and Hall, Londres y Nueva York. Caps. 7, 8 y 9.

Cox CM, CO Qualset, DW Rains 1985: Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. *Crop Sci.*, **25**, 430-435.

Cox CM, CO Qualset, DW Rains 1986: : Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. *Crop Sci.*, **26**, 737-740.

Cox TS, JP Shroyer, B-H Liu, RG Sears, TJ Martin 1988: Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter cultivars from 1919 to 1987. *Crop Sci.*, **28**, 756-760.

Dalling MJ, G Boland, JH Wilson 1976: Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, **3**, 721-730.

Day GE, GM Paulsen, RG Sears 1985: Nitrogen relations in winter wheat cultivars differing in grain protein percentage and stature. *J. Plant Nutrition*, **8**, 555-566.

Deckerd EL, RH Busch, KD Kofoid 1985: Physiological aspects of spring wheat improvement. En: J. Hasper, L. Scrader, y, R. Howel (Eds) *Exploitation of Physiological and Genetic Variability to Enhance Crop Productivity*, pp 45-54. Weverly Press.

Desai RM, CR Bhatia 1978: Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain grain protein concentration. *Euphytica*, **27**, 561-566.

Dhugga KS, JG Waines 1989: Analysis of nitrogen accumulation and use in bread and durum wheat. *Crop Sci.* 1232-1239.

Dubois JB, A Fossati 1981: Influence of nitrogen uptake and nitrogen partitioning efficiency on grain yield and grain protein concentration of twelve winter wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.).*Z. Pflanzenzücht*, **86**, 41-49.

- Kibite S, IE Evans 1984:** Causes of the negative correlation between grain yield and grain protein concentration in common wheat. *Euphytica*, **33**, 801-810.
- Kirkman MA, PR Shewry, BJ Miflin, 1982:** The effect of nitrogen nutrition on the lysine content and protein composition of the barley seed. *J. Sci. Food Agric.*, **33**, 115-127.
- Löffler CM, RH Busch 1982:** Selection for grain protein, grain yield and nitrogen partitioning efficiency in hard red spring wheat. *Crop Sci.*, **22**, 591-595.
- Löffler CM, TL Rauch, RH Busch 1985:** Grain and plant protein relationships in hard red spring wheat. *Crop Sci.*, **25**, 521-524.
- McCaig TN, RM DePauw 1995:** Breeding hard red spring wheat in western Canada: Historical trends in yield and related variables. *Can. J. Plant Sci.*, **75**, 387-393.
- McNeal FH, MA Berg, CF McGuire, VR Steward, DE Baldrige 1972:** Grain and plant relationships in eight spring wheat crosses. *Triticum aestivum* L. *Crop Sci.*, **12**, 599-602.
- McNeal FH, CF McGuire, MA Berg 1978:** Recurrent selection for grain protein content in spring wheat. *Crop Sci.*, **18**, 779-782.
- Miezan K, EG Heine, KF Finney 1977:** Genetic and environmental effects on the grain protein content in wheat. *Crop Sci.*, **17**, 591-593.
- Molina-Cano JL, M Francesch, AM Perez-Vendrell, T Ramo, J Voltas, J Brufau 1997:** Genetic and environmental variation in malting and feed quality of barley. *J. of Cereal Sci.*, **25**, 37-47.
- Molina-Cano JL 1989:** La Cebada. Mundi-Prensa. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, España. 252pp.



Pepe JF, RE Heiner 1975: Plant height, protein percentage, and yield relationships in spring wheat. *Crop Sci.*, **15**, 793-797.

SAS Institute 1987. SAS/STAT. User's Guide for Personal Computer. Version 6, 4^a edición. Cary, N.C. 846 pp.

Slafer GA, FH Andrade 1989: Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. *Field Crops Res.*, **21**, 289-296.

Slafer GA, FH Andrade, EH Satorre 1990: Genetic improvement in preanthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crop Res.*, **23**, in press.

Slafer GA, FH Andrade, SE Feingold 1990: Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina: relationships between nitrogen and dry matter. *Euphytica*, **50**, 63-71.

Terman GL 1979: Yields and protein content of wheat grain as affected by cultivar, N, and environmental growth factors. *Agron. J.*, **71**, 437-440.

Van Herwaarden AF 1996: Carbon, nitrogen and water dynamics in dryland wheat, with particular reference to haying off. Ph.D. dissertation, Australian National University.

Van Sanford DA, CT Mac Kown 1986: Variation in nitrogen use efficiency among soft red winter wheat genotypes. *Theor. Appl. Genet.*, **72**, 158-163.

DISCUSION GENERAL

La mejora genética para zonas semiáridas ha permitido un incremento significativo en la productividad. La mejora genética resulta extraordinariamente eficiente cuando la o las características a mejorar están controladas por un único gen o cuando tienen una alta heredabilidad. Lamentablemente, este no es el caso de los caracteres cuantitativos como el rendimiento, la biomasa o la resistencia a la sequía. En estos casos es fundamental conocer los procesos implicados y actuar sobre ellos para aumentar la eficiencia de la mejora. Un aspecto crítico en la mejora para condiciones de estrés es la localización del propio programa de mejora. La mejora de cebada se ha llevado a cabo generalmente en condiciones favorables, lo que se ha traducido en un incremento del potencial productivo y en un descenso en la adaptación a zonas más pobres.

En España la mejora genética ha tenido éxito tanto en las cebadas de dos como en las de seis carreras. No existen diferencias significativas en el rendimiento de las cebadas de dos y de seis carreras estudiadas que justifiquen la recomendación de uno u otro tipo de material. Los genotipos de seis carreras generalmente muestran adaptaciones más específicas a zonas menos productivas mientras que algunos genotipos de dos carreras presentan una adaptación más amplia en los ensayos evaluados. La mejora de cebada ha conseguido un avance importante en los rendimientos medios en los últimos años, ya que las variedades mejoradas presentan producciones medias superiores a las más antiguas. Este incremento en la producción ha traído como consecuencia una pérdida de adaptación específica a zonas más pobres, ya que en los ambientes más favorables los genotipos más antiguos presentan menores rendimientos medios, y éstos son mayores en los ambientes más pobres. Fisiológicamente, la mejora en estas condiciones con menor incidencia de déficits hídricos, se ha traducido en una aparente disminución de la eficiencia en el uso del agua (WUE) revelada a partir de los valores de discriminación isotópica del $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Así, los genotipos autóctonos de seis carreras, presentan bajo potencial productivo y alta eficiencia en el uso del agua, siendo ésta más baja en los genotipos de obtención

más reciente que presentan medias de discriminación isotópica más elevadas. La discriminación isotópica puede representar un criterio de selección indirecta útil cuando interese obtener genotipos de elevado potencial productivo, pero puede no serlo tanto si interesa seleccionar genotipos adaptados a un amplio rango de ambientes a expensas de rendimientos menos elevados, en condiciones óptimas.

Desde el punto de vista de la rentabilidad, el cultivo de cebada se dirige fundamentalmente a la obtención de grano, la parte de mayor importancia para el agricultor, siendo por ello importante conocer la relación de la tasa y la duración del periodo de llenado con la producción de grano. De los tres parámetros que definen la curva de llenado de grano de las cebadas, la tasa de llenado es la que presenta una mayor dependencia genotípica sobre el peso del grano, mientras que la duración del periodo de llenado parece presentar un mayor control ambiental, probablemente debido a los estreses post-antesis característicos de estos ambientes, que limitarían la duración del transporte y la deposición de asimilados. Las cebadas de dos carreras estudiadas no presentan diferencias genotípicas para ninguno de los tres parámetros: peso de grano, tasa de llenado y duración del periodo de llenado, mientras que las cebadas de seis carreras de este estudio sí presentan diferencias en el peso de grano y en la tasa de llenado entre sus genotipos, teniendo pesos de grano y duraciones del periodo de llenado mayores los genotipos más antiguos. Por el contrario, los genotipos más recientes presentan tasas de llenado más elevadas y un mayor número de granos de menor peso, con lo que pueden tener rendimientos más elevados en ambientes más favorables. Si consideramos la influencia de las características climáticas de cada ambiente sobre los parámetros que definen la curva de llenado de grano, podemos observar que esta influencia es importante para el peso del grano, en el caso de las cebadas de seis carreras de este estudio, como demuestra la significativa interacción GE. Ahora bien, esta significación es cuantitativamente más importante para el peso del grano en las cebadas de dos carreras estudiadas, en las que también encontramos una interacción GE significativa para la tasa de llenado.

En las cebadas de seis carreras también podemos considerar el factor posición del grano: central vs lateral, de manera que los granos centrales presentan pesos de

grano y tasas de llenado superiores a los granos laterales, mientras que la duración del periodo de llenado es similar para ambos tipos de grano. Ahora bien, si consideramos la relación peso grano lateral/central de las cebadas de seis carreras estudiadas, podemos observar que es relativamente constante en los diferentes ambientes, es decir no existe una respuesta diferencial del llenado de uno u otro tipo de grano a las condiciones ambientales.

La cebada en España se sigue produciendo en condiciones de escasos insumos externos: bajas aportaciones de fertilizantes, fundamentalmente nitrógeno, y de herbicidas, por lo que es preciso aumentar nuestros conocimientos sobre la economía del nitrógeno translocado al grano. Un fenómeno tan común en nuestras condiciones de secano como el asurado, incide de forma invariable en la disminución del calibre del grano y, consecuentemente, en el incremento de su contenido de proteínas. Los órganos vegetativos acumulan nitrógeno en anthesis, translocándolo a la espiga en madurez, y constituyendo una fuente del nitrógeno que encontramos en el grano. Existe un fuerte componente ambiental en relación a la concentración de nitrógeno de los tres órganos estudiados: último entrenudo del tallo, vaina de la hoja bandera y espiga, y también en la espiga en relación con la translocación de nitrógeno. Se han detectado diferencias genotípicas para la concentración de nitrógeno del último entrenudo del tallo y de la espiga en anthesis. Además, las cebadas de dos carreras estudiadas presentan tallos con concentraciones de nitrógeno mayores que las de seis, y también translocaciones mayores tanto en la vaina de la hoja bandera como en el último entrenudo del tallo, mientras que las concentraciones de nitrógeno de los granos de los genotipos mejorados son algo superiores a las de los genotipos más antiguos, lo que indicaría que la mejora genética ha tenido sus efectos sobre la capacidad de los genotipos de cebada para absorción de nitrógeno. También, encontramos una moderada correlación, entre la concentración de nitrógeno de la espiga en anthesis y algunos parámetros de producción, como el rendimiento y el peso hectolítrico.

CONCLUSIONES GENERALES

1. La mejora de cebada en los últimos 50 años ha traído como consecuencia un aumento en el potencial productivo y una pérdida de la adaptación a zonas más pobres de los secanos del noreste de España.
2. Como consecuencia indirecta, las nuevas variedades presentan menor eficiencia en el uso del agua.
3. No existen diferencias claras en el patrón productivo de cebadas de dos y de seis carreras, quedando demostrada la superioridad de las primeras en relación a su peso hectolítrico.
4. Existe un mayor control genético en la tasa de llenado que en la duración del periodo de llenado. La magnitud de las diferencias genotípicas observadas depende del ambiente en que se determinan.
5. Las nuevas variedades de seis carreras presentan tasas de llenado más elevadas que las antiguas.
6. Los granos centrales de las cebadas de seis carreras presentan pesos de grano y tasas de llenado mayores que los granos laterales. La relación peso grano lateral/central permanece relativamente invariable en distintos ambientes.
7. La concentración de nitrógeno de los órganos vegetativos y de la espiga presenta más diferencias en antesis que en madurez y según el ambiente en que se determine.



