

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CC. BIOLÓGICAS**



**ESTUDIO DE CARACTERES FENOLÓGICOS,  
AGRONÓMICOS, MORFOLÓGICOS Y FISIOLÓGICOS  
EN RELACIÓN CON LA TOLERANCIA AL ESTRÉS  
HÍDRICO EN CEBADA**

**MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE  
DOCTOR POR Águeda González Rodríguez**

Bajo la dirección del Doctor:  
Luis Ayerbe Mateo-Sagasta

**Madrid, 2001**

**ISBN: 84-669-1696-2**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESTUDIO DE CARACTERES FENOLÓGICOS, AGRONÓMICOS, MORFOLÓGICOS Y  
FISIOLÓGICOS EN RELACIÓN CON LA TOLERANCIA AL ESTRÉS HÍDRICO EN  
CEBADA

Memoria que para optar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas presenta

ÁGUEDA GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

Director:  
LUÍS AYERBE MATEO-SAGASTA

Tutor:  
ROSALÍA RAMÍREZ VERA

Madrid 2001

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a todas las personas que me han ayudado en la realización de este trabajo.

En primer lugar al Dr. Luis Ayerbe, por la dirección de esta tesis y por la ayuda y el apoyo que me ha prestado durante la realización de este trabajo.

A la Dra. Rosalía Ramírez, por haber aceptado ser la tutora de esta tesis y por su disponibilidad y eficacia en todo momento.

Al Dr. Hugo Vivar, por sus enseñanzas sobre el cultivo de la cebada durante mi estancia en el Centro Internacional de Mejora de Maíz y Trigo, y por proporcionarme algunos de los materiales incluidos en este trabajo.

Al Dr. César Fernández-Quintanilla, que me dio la posibilidad de iniciar esta línea de trabajo y me ayudó a ponerla en marcha.

A los investigadores del I.N.I.A.: Isaura Martín, por la lectura y comentarios del manuscrito que han contribuido a enriquecer el resultado final de este trabajo. José-Luis Campo, por su asesoramiento en el tratamiento estadístico de los datos, M<sup>a</sup> Cristina Chueca, por su ayuda para la obtención de bibliografía, y al grupo de Fisiología de Cultivos de La Canaleja por su generosa colaboración siempre que los he necesitado.

A los investigadores del C.I.E.M.A.T.: Victoria y Susana por su ayuda para poner a punto el analizador de fosíntesis. A Benjamín por sus comentarios sobre las medidas de intercambio gaseoso. A todos gracias por vuestras palabras de ánimo.

A los compañeros del I.M.I.A., que siempre han estado dispuestos a ayudarme. Infinita gratitud: A Pilar, que ha sido un gran apoyo, tanto personal como profesionalmente, en las distintas fases del desarrollo de este trabajo. A Luis, María Jesús y Jesús por su colaboración para mejorar el laboreo, el control de las malas hierbas y el manejo de los ordenadores. A Marisa y Javier por poner a mi disposición su experiencia en la elaboración de trabajos similares. Además, la ayuda de Javier en el manejo de programas informáticos y tratamiento de imágenes por ordenador ha sido inestimable. A Reme, Gonzalo y Carmenchu, por su disponibilidad y eficacia para ayudarme a salir de los bloqueos del antiguo equipo informático. A Yolanda, por su interés y su paciencia en los trabajos de siembra y recolección de los ensayos.

Quiero tener un recuerdo de cariño y gratitud para Jesús Cuevas, que cuidó los ensayos todos los años con total dedicación y entusiasmo, y ya no está aquí para ver el final del trabajo.

También quiero agradecer de forma muy especial a mis familiares y amigos, que han estado siempre a mi lado y han contribuido de forma importante para que este trabajo llegara hasta el final.

Por último, mi agradecimiento a todas las personas que, aunque no he nombrado, han contribuido de algún modo a facilitarme el trabajo, y a los que se han interesado por su desarrollo y feliz terminación.

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
1.1 IMPORTANCIA DE LA CEBADA RESPECTO A OTROS CEREALES EN LA AGRICULTURA ESPAÑOLA .....	3
1.2 CARACTERÍSTICAS DEL CULTIVO DE LA CEBADA .....	7
1.3 EL RENDIMIENTO DE LA CEBADA EN CONDICIONES DESFAVORABLES .....	9
1.3.1 Número de espigas por planta .....	11
1.3.2 Número de granos por espiga .....	12
1.3.3 Peso unitario del grano .....	13
1.4 FISIOLÓGÍA DE LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA .....	17
1.5 ADAPTACIÓN DE LAS PLANTAS A DÉFICITS HÍDRICOS .....	21
1.5.1 Escape a la sequía .....	22
1.5.2 Aplazamiento de la deshidratación .....	23
1.5.2.1 Ajuste osmótico .....	26
1.5.2.2 Fotosíntesis .....	34
1.5.2.3 Clorofilas .....	38
1.5.2.4 Transpiración residual .....	39
1.5.2.5 Ceras epicuticulares .....	41
1.5.3 Tolerancia a la deshidratación .....	44
1.5.3.1 Estabilidad de las membranas celulares .....	44
1.5.3.2 Crecimiento en plántula .....	46
1.5.3.3 Translocación de asimilados al grano .....	47
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>51</b>
<b>3. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>55</b>
3.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN REFUGIO ANTILLUVIA .....	57
3.2 MATERIAL VEGETAL .....	62
3.3 CARACTERES FENOLOGICOS Y ALTURA DE LAS PLANTAS .....	62
3.4 RENDIMIENTO, COMPONENTES DEL RENDIMIENTO E ÍNDICE DE COSECHA .....	64
3.4.1 Rendimiento .....	64
3.4.2 Componentes del rendimiento .....	67
3.4.2.1 Número de espigas por metro cuadrado .....	67
3.4.2.2 Peso de mil granos .....	67
3.4.3.3 Número de granos por espiga .....	67
3.4.3 Índice de cosecha .....	67
3.5 AJUSTE OSMÓTICO Y CONTENIDO HÍDRICO RELATIVO .....	68
3.5.1 Medidas de potencial hídrico, potencial osmótico y contenido hídrico relativo en planta adulta .....	68
3.5.2 Ajuste osmótico y crecimiento en plántulas .....	71
3.6 MEDIDAS DE INTERCAMBIO GASEOSO .....	72
3.7 CLOROFILAS .....	75
3.8 TRANSPIRACIÓN RESIDUAL .....	76
3.9 DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO EN CERAS .....	77
3.10 ESTABILIDAD DE MEMBRANA .....	78
3.11 TRANSLOCACIÓN DE FOTOASIMILADOS AL GRANO .....	82

3.12 ANÁLISIS DE LOS DATOS .....	85
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....</b>	<b>87</b>
4.1 CARACTERES FENOLÓGICOS .....	89
4.1.1 Resultados .....	89
4.1.1.1 Días empleados para alcanzar la emergencia de la espiga.....	89
4.1.1.2 Días empleados para alcanzar el estado de madurez .....	91
4.1.1.3 Periodo de llenado del grano.....	96
4.1.2 Discusión.....	103
4.2 CARACTERES AGRONOMICOS .....	107
4.2.1 RESULTADOS .....	107
4.2.1.1 Altura de la planta .....	107
4.2.1.2 Peso de la paja.....	114
4.2.1.3 Índice de cosecha .....	121
4.2.2 DISCUSIÓN.....	131
4.3 RENDIMIENTO Y COMPONENTES DEL RENDIMIENTO .....	135
4.3.1 RESULTADOS .....	135
4.3.1.1 Rendimiento del grano .....	135
4.3.1.2 Número de espigas por metro cuadrado.....	147
4.3.1.3 Número de granos por espiga.....	154
4.3.1.4 Peso de mil granos .....	162
4.3.1.5 Relación del rendimiento con los caracteres fenológicos y agronómicos evaluados.....	169
4.3.2 Discusión.....	173
4.4 ESTADO HÍDRICO DE LA PLANTA Y AJUSTE OSMOTICO .....	181
4.4.1 RESULTADOS .....	181
4.4.1.1 Estado hídrico de las plantas .....	181
4.4.1.1.1 Contenido hídrico relativo .....	182
4.4.1.1.2 Potencial hídrico .....	188
4.4.1.2 Ajuste osmótico en plantas adultas .....	191
4.4.1.3 Mantenimiento de la turgencia.....	198
4.4.1.4. Relación del ajuste osmótico con el rendimiento y caracteres relacionados con el rendimiento.....	202
4.4.1.5 Ajuste osmótico en plántulas: Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento de coleoptilos .....	205
4.4.1.6 Mantenimiento de la turgencia en los coleoptilos.....	207
4.4.2 Discusión.....	213
4.4.2.1 Contenido hídrico relativo .....	213
4.4.2.2 Ajuste osmótico en planta adulta .....	214
4.4.2.3 Ajuste osmótico en plántula.....	218
4.5 MEDIDAS DE INTERCAMBIO GASEOSO .....	223
4.5.1 RESULTADOS .....	223
4.5.1.1 Fotosíntesis .....	223
4.5.1.2 Conductancia estomática.....	228
4.5.1.3 Concentración de CO <sub>2</sub> interno.....	233
4.5.1.4 Eficiencia instantánea en el uso del agua.....	237
4.5.1.5 Relación entre los caracteres estudiados .....	243
4.5.1.6 Estado hídrico de la planta y actividad fotosintética.....	244

---

4.5.1.7 Relación de la actividad fotosintética y conductancia estomática con el rendimiento y caracteres relacionados.....	245
4.5.2 <i>DISCUSIÓN</i> .....	249
4.5.2.1 Medidas de intercambio gaseoso.....	249
4.5.2.2 Efecto del estrés hídrico sobre la actividad fotosintética .....	252
4.5.2.3 Relación de la actividad fotosintética con el rendimiento .....	253
<b>4.6 CLOROFILAS</b> .....	<b>257</b>
4.6.1 <i>RESULTADOS</i> .....	257
4.6.1.1 Contenido de clorofilas en hojas de cebada.....	257
4.6.2 <i>DISCUSIÓN</i> .....	261
<b>4.7. TRANSLOCACIÓN DE FOTOASIMILADOS</b> .....	<b>263</b>
4.7.1 <i>RESULTADOS</i> .....	263
4.7.1.1 Translocación de fotoasimilados al grano .....	263
4.7.2 <i>DISCUSIÓN</i> .....	265
<b>4.8 TRANSPIRACIÓN RESIDUAL Y CERAS EPICUTICULARES</b> .....	<b>267</b>
4.8.1 <i>RESULTADOS</i> .....	267
4.8.1.1 Contenido hídrico inicial y área de la hoja.....	267
4.8.1.2 Transpiración residual .....	269
4.8.1.3 Cantidad de ceras epicuticulares en hojas de cebada .....	272
4.8.2 <i>DISCUSIÓN</i> .....	275
4.8.2.1 Transpiración residual área de la hoja y ceras.....	275
4.8.2.2 Relación entre transpiración residual y ceras epicuticulares.....	277
4.8.2.3 Relación de la transpiración residual y el contenido en ceras epicuticulares con el rendimiento. ....	278
<b>4.9 ESTABILIDAD DE MEMBRANA</b> .....	<b>281</b>
4.9.1 <i>RESULTADOS</i> .....	281
4.9.1.1 Test de tolerancia al calor.....	281
4.9.1.2 Test de tolerancia a la sequía.....	284
4.9.2 <i>DISCUSIÓN</i> .....	289
<b>5 CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>293</b>
<b>6 BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>299</b>
<b>7 RESUMEN</b> .....	<b>317</b>
<b>8 ANEJOS</b> .....	<b>321</b>

# *1. INTRODUCCIÓN*



## **1.1 IMPORTANCIA DE LA CEBADA RESPECTO A OTROS CEREALES EN LA AGRICULTURA ESPAÑOLA**

Los cereales son un grupo de plantas cultivadas pertenecientes a la familia de las gramíneas, cuyos granos, objetivo esencial de su producción, son ricos en almidón, tienen propiedades farináceas y contienen proteínas.

El área de cultivo de los cereales tiene una amplia distribución geográfica como consecuencia del origen diverso de las especies y de la amplitud de su adaptación, derivada de la selección efectuada por el hombre. En particular los cereales de invierno se adaptan a zonas que tienen una estación de crecimiento fresca y húmeda seguida de otra cálida y seca en la maduración. La cebada se adapta mejor a las áreas en las que las lluvias primaverales son escasas ya que tolera mejor el estrés hídrico del final del ciclo del cultivo.

La superficie cultivada de cereales en España es, aproximadamente, de 7,5 millones de hectáreas y se ha mantenido más o menos constante, con una ligera evolución ascendente en los últimos 20 años. Representa alrededor del 38% de la superficie agrícola útil y casi el 70% de la superficie total de cultivos herbáceos (LÓPEZ BELLIDO, 1991). De estas cifras se desprende el carácter eminentemente cerealista de la agricultura española, que junto con el barbecho (20% de la superficie agrícola) define un modelo de agricultura extensiva propio del clima Mediterráneo, en el que la lluvia, y a veces los suelos, constituyen un factor limitante de la producción.

Dentro de la Comunidad Económica Europea (CEE), Francia es el primer país cerealista, con casi el 40% de la producción total, le siguen, el Reino Unido, Alemania, España y por fin Italia. España es el segundo país de la CEE en cuanto a la superficie dedicada a la producción de cereales. El trigo es el principal cereal, por superficie dedicada y producción de la CEE, y Francia, el Reino Unido y Alemania los más importantes productores. La cebada se produce en proporciones muy similares en Francia, España, Reino Unido y Alemania, aunque la superficie cultivada es muy superior en España, aproximadamente el 35% del total. Del área total de cereales alrededor del 13% es de cultivo de regadío. Más del 90% de la superficie de cereales corresponde a los cultivos de cebada, trigo y maíz. El resto incluye la avena, centeno y sorgo.

La producción española de cereales ha tenido una notable evolución ascendente, especialmente a partir de la década de los años 1970, como consecuencia de la mejora de las técnicas de cultivo, sobre todo por el mayor empleo de fertilizantes y también por la utilización de variedades de rendimientos más altos, la mayoría importadas de Francia. La producción global se sitúa, actualmente, en torno a los 20 millones de toneladas, con grandes fluctuaciones interanuales por la variabilidad de las lluvias, tan característica del clima Mediterráneo.

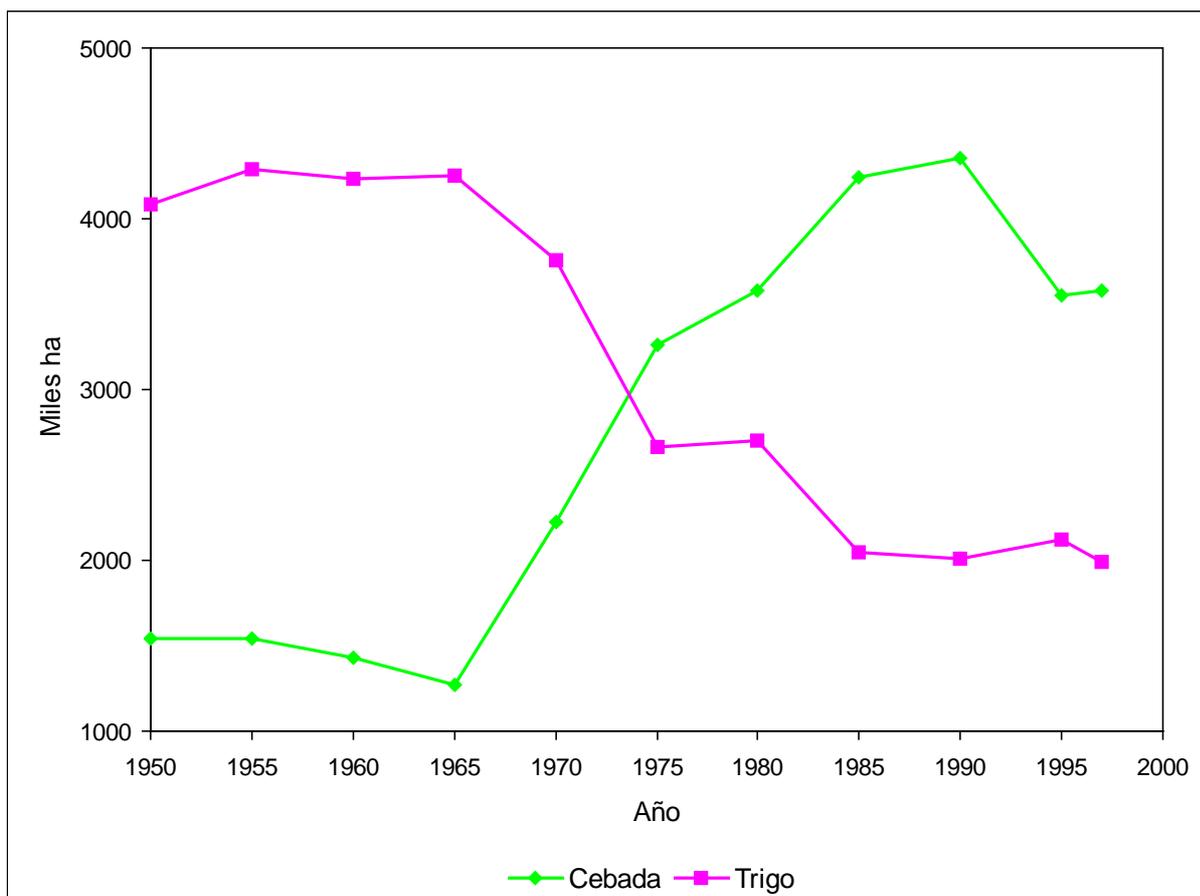


Figura 1.1.- Evolución de la superficie cultivada en España de trigo y cebada desde el año 1950 hasta el año 1997.

Hasta 1974 el trigo fue el cereal de mayor superficie cultivada en España. Este, que había sido cultivado en más de 4 millones de hectáreas, inició un descenso rápido desde finales

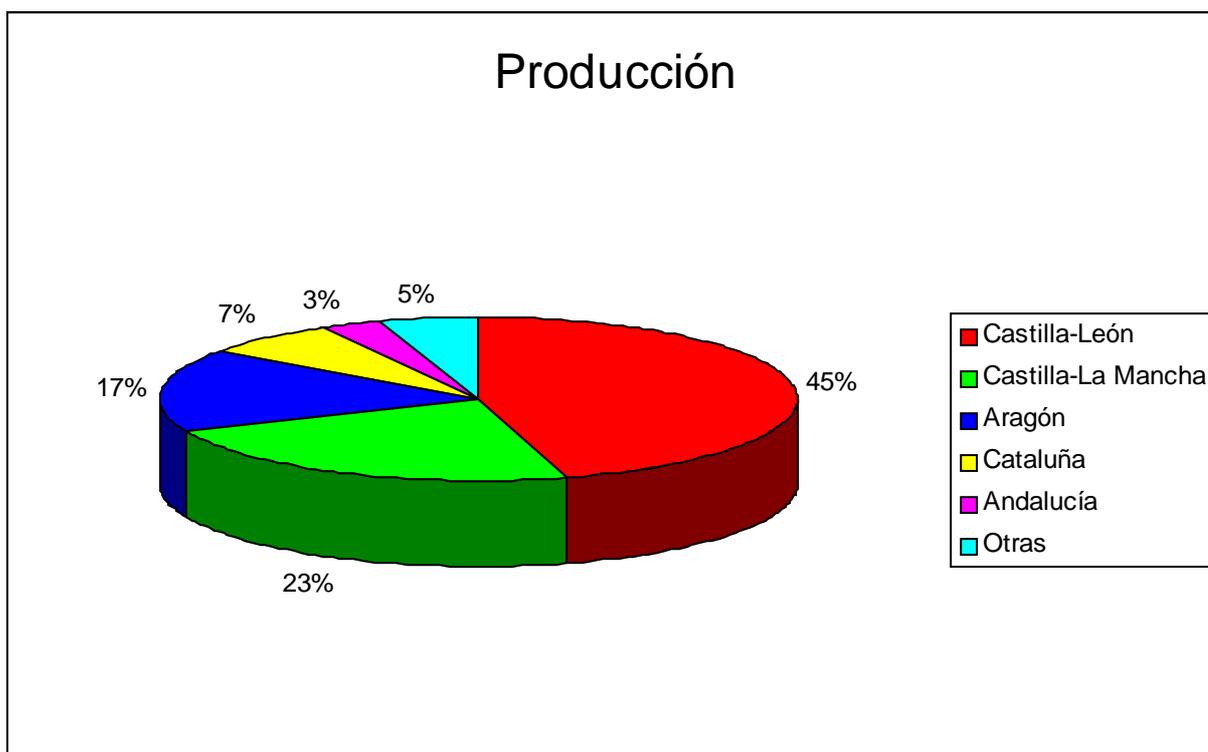
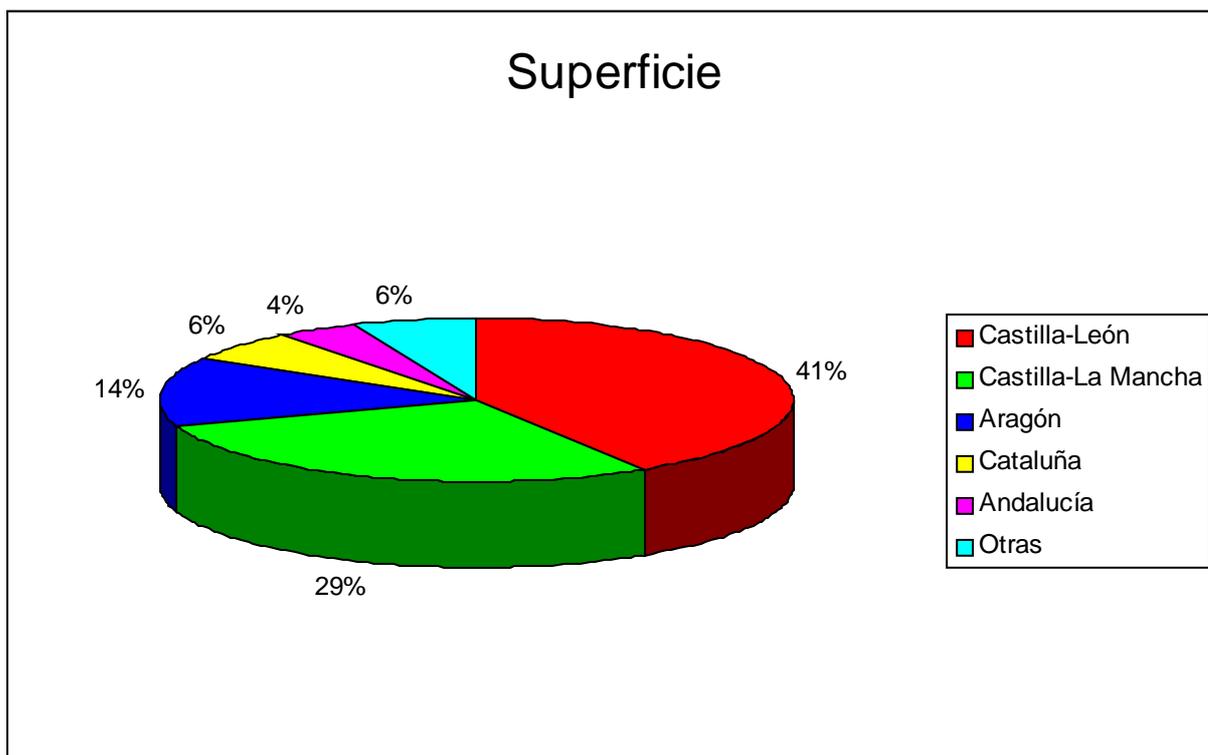


Figura 1.2- Distribución de la superficie cultivada y de la producción de cebada en las diferentes regiones españolas en el año 1997.

de la década de 1960, sustituyéndole la cebada, hasta llegar a la superficie actual en torno a los 1,9 millones de hectáreas en 1997 (ANUARIO DE ESTADÍSTICA AGRARIA, 1997). La superficie actual de cebada está próxima a los 3,6 millones de hectáreas que representa el 56% del área total de cereales cultivados en España, y le coloca, con gran diferencia, en el primer puesto de la producción cerealista española. 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 (Figura 1.1).

Las causas de este cambio se deben, por un lado, a la política de precios favorecedora de la producción de cereales pienso y por otro, a la mejor adaptación ecológica del cultivo de cebada en gran parte de las regiones cerealistas españolas.

En España se cultivan aproximadamente en partes iguales los tipos de cebadas de seis carreras y los de dos carreras. En cuanto al área de distribución del cultivo, Castilla-León es la principal región productora de cebada, seguida de Castilla-La Mancha, incluyendo Madrid, y Aragón. En conjunto, estas tres comunidades autónomas produjeron más del 77% de la cebada española en el año 1997 (Figura 1.2).

La producción cerealista es la base de la agricultura española y es difícilmente sustituible, caracterizándose por unos rendimientos bajos y fluctuantes. Globalmente la producción española de cereales no cubre las necesidades del mercado interior, debiendo compensarse dicho déficit mediante importaciones. La incorporación de España a la Comunidad Económica Europea implicó importantes cambios en las corrientes comerciales dentro de la Comunidad, y el déficit español podrá ser compensado con la oferta de otros países comunitarios.

España ocupa el tercer lugar en el consumo de cereales pienso de la Comunidad Económica Europea, a poca distancia de Alemania y Francia, países que tienen cabañas ganaderas mucho mayores. El déficit español de cereales pienso, más acusado con el despegue de la ganadería a partir de la segunda mitad de la década de 1960, se ha compensado tradicionalmente, y de forma casi exclusiva, con el maíz de importación, procedente principalmente de EE.UU.

Como se ha señalado anteriormente, la producción de cereales en nuestro país es inferior a la de los principales productores europeos debido a que nuestra pluviometría es más baja y a que

en los cultivos de regadío los costes de producción son mucho más elevados. Sin embargo España puede ser competitiva, en el seno de la CEE, en la producción de cebada cervecera, trigo duro y trigo de fuerza, sobre la base de la precocidad y de la excelente calidad de algunas de nuestras producciones debido a nuestras condiciones climatológicas. La cebada se cosecha en España con un 3-5% menos de humedad y tiene un poder germinativo medio de 5 a 8 puntos superior al máximo de las cebadas centroeuropeas. También el periodo de latencia de la semilla de cebada española es muy inferior a la de las cebadas del norte de Europa a causa de la mayor insolación de nuestro país. No debe olvidarse que el comercio intracomunitario viene a cubrir carencias también cualitativas, además de las cuantitativas. Por tanto, todos estos factores representan una clara oportunidad para mejorar la producción de cebada en nuestras condiciones climatológicas.

## **1.2 CARACTERÍSTICAS DEL CULTIVO DE LA CEBADA**

A nivel mundial, la cebada ocupa el cuarto lugar por producción entre los cereales, después del trigo, maíz y arroz. Se cree que fue una de las primeras plantas domesticadas al comienzo de la agricultura. Estudios arqueológicos sitúan el comienzo del cultivo de la cebada en el Neolítico (VON BOTHMER Y JACOBSEN, 1985). La causa de que la cebada continúe siendo un cereal importante después de tantos siglos de cultivo, se debe a su amplia adaptación ecológica, a su utilización, tanto para alimentación animal como humana y a la alta calidad de la malta de cebada para la fabricación de cerveza. En las últimas décadas el área cultivada de cebada en el mundo se ha incrementado más rápidamente que la del trigo y el arroz, y la evolución de sus rendimientos ha sido superior al arroz aunque inferior a la del maíz y el trigo (LÓPEZ BELLIDO, 1991).

El origen y evolución de la cebada cultivada ha sido revisado por VON BOTHMER Y JACOBSEN en 1985. También se han realizado intensos estudios sobre el género *Hordeum*, al que pertenece la cebada, referidos a su variabilidad morfológica, distribución de especies, ecología y capacidad de cruzamiento aspecto muy importante desde el punto de vista de la mejora de la cebada cultivada (FEDAK, 1985).

Hoy día se admite que la cebada es una sola especie polimorfa, *Hordeum vulgare* L., que comprende tanto formas cultivadas como silvestres, que son interfértiles y estrechamente

relacionadas biológicamente. Las formas cultivadas pertenecen a la subespecie *vulgare*, mientras que las formas silvestres pertenecen a la subespecie *spontaneum* de raquis quebradizo.

Las cebadas cultivadas se clasifican en cebadas de dos carreras (*Hordeum vulgare distichum*) y cebadas de seis carreras (*Hordeum vulgare hexastichum*). En ambas se insertan en el mismo punto, sobre cada articulación del raquis, tres espiguillas, siendo fértil sólo la central y estériles las laterales en la cebada de dos carreras, y las tres fértiles en la cebada de seis carreras, en la que los granos laterales son ligeramente disimétricos.

La cebada se cultiva en una diversidad de ambientes más amplia que ningún otro cereal. La mayor parte de la cebada es producida en regiones con clima desfavorable para el cultivo de los otros cereales. Sólo el trigo puede competir con ella en esta amplitud de adaptación, aunque en las áreas climáticas donde ambos cultivos prosperan, la cebada se adapta mejor a las condiciones marginales de clima y suelo.

El estrés hídrico durante el periodo del encañado y del espigado puede reducir sustancialmente el rendimiento de la cebada. Las necesidades críticas de agua del cultivo se localizan, por tanto, desde el final del estado de zurrón, cuando la espiga está en la vaina, hasta la fase de espigado y comienzo de maduración. Las aristas o barbas de la espiga juegan un papel importante en el comportamiento de la planta frente a la sequía durante el periodo de maduración, al aumentar el intercambio de calor sensible y disminuir la evapotranspiración. En las espigas aristadas la fotosíntesis tiene lugar durante un periodo más largo, propiciando, en consecuencia, un mayor tamaño del grano.

La cebada crece bien en suelos francos o ligeramente arcillosos, bien drenados. Es más tolerante que otros cereales a suelos básicos y menos tolerante a suelos ácidos, siendo el cereal de mayor tolerancia a la salinidad.

### **1.3 EL RENDIMIENTO DE LA CEBADA EN CONDICIONES DESFAVORABLES**

En climas de tipo Mediterráneo, la incidencia de la sequía y altas temperaturas al final del ciclo de crecimiento del cultivo reducen el peso del grano de los cereales que se desarrollan en esas condiciones. Para estas zonas, la prioridad en los programas de mejora es la selección para condiciones desfavorables o de estrés, tanto abiótico como biótico, siendo objetivo prioritario el desarrollo de variedades con elevado rendimiento potencial, con gran estabilidad del mismo, que se adapten a áreas de baja pluviometría y que sean resistentes a las enfermedades.

Para conseguir la estabilidad del rendimiento en cebada, es necesario tener en cuenta en primer lugar la resistencia al encamado que contribuye indirectamente a incrementar el rendimiento al permitir que el grano se llene mejor. La resistencia al encamado requiere plantas de altura moderada, con paja robusta y un sistema radicular capaz de anclarlas bien al suelo. En segundo lugar, las variedades deben ser resistentes a las enfermedades más comunes en condiciones de clima Mediterráneo, que afectan a la hoja, y son producidas por hongos tales como las producidas por *Rinchosporium secali*, *Helminthosporium etc.*. En zonas más frías el oídio, producido por *Erisiphe graminis*, puede afectar también al rendimiento de forma importante ya que forma colonias de micelio en el haz de las hojas reduciendo su capacidad fotosintética. De las enfermedades producidas por virus, la más importante es el enanismo amarillo de la cebada (ZILLINSKY, 1984).

Otro aspecto muy importante al seleccionar genotipos con rendimientos altos y estables en climas de tipo Mediterráneo, es su adaptación a condiciones desfavorables para el normal desarrollo del cultivo. En este sentido cabe destacar la mejor adaptación de la cebada a condiciones de sequía respecto a otros cereales de invierno. Esto se debe, sobre todo, a su maduración precoz, que le permite escaparse al estrés hídrico que suele ocurrir durante el periodo de floración y de llenado del grano (ACEVEDO, 1987; ACEVEDO, 1989; ACEVEDO Y CECCARELLI, 1989). La falta de humedad durante las fases críticas de iniciación floral y floración puede afectar severamente al rendimiento en grano, ya que la sequía durante la iniciación floral puede reducir el número de flores por espiga y la capacidad de ahijamiento de la planta, y cuando ocurre durante o después del espigado reduce el número de granos por espiga y el peso de éstos. La fecha de espigado es, por tanto, uno de los criterios básicos de la selección para resistencia a sequía, cuya optimización debe ser conseguida mediante la búsqueda de modelos de crecimiento adecuados, y tras la realización de prolongados ensayos.

Puesto que el reto último al que nos enfrentamos es aumentar la producción de los cultivos en condiciones deficitarias de agua, es importante tener en cuenta el periodo de llenado del grano, ya que durante el llenado del grano, la planta dirige todas las reservas disponibles hacia la espiga, tratando de alcanzar un peso unitario del grano adecuado. El conseguir este objetivo depende de dos factores: uno, el tiempo disponible para el llenado del grano y en segundo lugar, de la capacidad de mantener una tasa de llenado del grano elevada. La duración depende fundamentalmente de las condiciones medioambientales, puesto que en zonas con clima de tipo Mediterráneo la sequía y las temperaturas elevadas se presentan frecuentemente durante el periodo de llenado del grano. En estas circunstancias, la fotosíntesis de la espiga puede suponer una contribución mucho más importante a la cosecha que la de la hoja bandera. La mejor estrategia para conseguir rendimientos en grano más elevados en estas condiciones es mejorar genéticamente el cultivo mediante la mejora de variedades para que sean capaces de producir más que las variedades actuales en condiciones de estrés, es decir, que sean más tolerantes a la sequía (TOWNLEY-SMITH Y HURD, 1979)

Es bien conocido que el aporte de agua es el principal factor que limita la producción del grano en muchas regiones del mundo. Incluso en regiones donde la sequía es temporal puede causar pérdidas importantes en el rendimiento del grano. El efecto del estrés hídrico sobre el rendimiento del grano depende del estado de crecimiento del cultivo cuando se desarrolla el estrés, así como de la duración y la severidad del estrés hídrico (MOGENSEN, 1985; MOGENSEN Y COL., 1985; CHRISTEN Y COL., 1995; JAMIESON Y COL., 1995; GIUNTA Y COL., 1995). En climas de tipo Mediterráneo la sequía empieza en torno a la antesis y continúa durante el periodo de llenado del grano, siendo el principal factor edáfico limitante del rendimiento en cereales de invierno (GIUNTA Y COL., 1993; LÓPEZ-CASTAÑEDA Y RICHARDS, 1994).

También en nuestras condiciones medioambientales el déficit hídrico es el factor que limita la producción de los cereales de forma más severa, produciéndose, generalmente, en la fase reproductiva del cultivo. Si la sequía se produce entre meiosis e iniciación del grano, afecta al número de granos formados, principalmente por la inducción a la esterilidad del polen. Si el déficit hídrico se produce durante el crecimiento y maduración del grano se ven afectados el tamaño y el peso del mismo ya que la escasez de agua durante la división celular del endospermo disminuye el potencial de “sumidero” por la inhibición celular del endospermo y la

endoreduplicación del ADN. Si el estrés se produce durante el llenado del grano, acorta la duración del llenado al producir la desecación prematura del endospermo y limitar el volumen del embrión.

El rendimiento del grano en cereales de invierno es un carácter complejo en el que intervienen distintos mecanismos fisiológicos y que se caracteriza por tener una heredabilidad baja sobre todo en condiciones de sequía (BLUM, 1988). La eficacia de la selección para este carácter se puede aumentar por selección indirecta para caracteres morfo-fisiológicos relacionados con él y que sean heredables y fáciles de medir (ANNICCHIARICO Y PECETTI, 1995).

Son atribuibles a la mejora genética de la cebada incrementos del rendimiento comprendidos entre 32-56% en los últimos 30-100 años. Las nuevas variedades son relativamente similares a las antiguas en cuanto a producción de biomasa, pero difieren en que las primeras presentan una mayor producción de esta biomasa acumulada en el grano.

En cereales, el rendimiento final está determinado por el producto de tres componentes: número de espigas por unidad de superficie, número de granos por espiga y peso medio del grano. Aunque entre estos componentes hay un efecto de compensación mutua, la limitación de uno de ellos puede suponer reducciones considerables en la producción final. La interacción genotipo-ambiente determinará cual de los componentes será el principal determinante del rendimiento.

### **1.3.1 NÚMERO DE ESPIGAS POR PLANTA**

Ontogénicamente es el primer componente del rendimiento en fijarse. Diferencias entre genotipos de trigo en número de espigas dan lugar a diferencias en producción y supervivencia de los tallos (BLUM Y COL., 1989). En la determinación de este carácter también influyen de

forma importante las condiciones ambientales así como la densidad y fecha de siembra y dosis de abono nitrogenado.

El número de espigas por planta es el componente del rendimiento más importante en la determinación del rendimiento final en cultivos de trigo (MCMMASTER Y COL., 1994; BLANCO Y COL., 2001). El número de espigas por metro cuadrado es el componente del rendimiento más variable a lo largo del tiempo y entre genotipos. Este componente era el que determinaba el rendimiento final del grano en dos cultivares de cebada desarrollados en clima de tipo Mediterráneo (CANTERO-MARTÍNEZ Y COL., 1995), siendo el estado de primer nudo el más sensible al estrés hídrico en relación con este carácter.

### **1.3.2 NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGA**

El número de granos por espiga se ha considerado como el factor más limitante de los rendimientos máximos en cereales (MCMMASTER Y COL., 1994; BLANCO Y COL., 2001 ). La relación rendimiento-número de granos depende de las condiciones de crecimiento del cultivo y de las características del genotipo utilizado como han comprobado COOPER Y COL. (1994). El número de granos depende de la producción de espiguillas y flores durante el desarrollo pre-antesis de la espiga y de la fertilización de las flores en antesis. El número de granos por espiga está definido antes del comienzo del llenado del grano. FISCHER (1979) lo consideró como el producto de la asimilación total del cultivo en antesis y la translocación de asimilados a la espiga durante el periodo pre-antesis, indicando la existencia de un periodo crítico en torno a la antesis (los 30 días anteriores) cuando se acumula la mayor parte de la materia seca en la espiga. En este periodo es muy importante la influencia de las condiciones medioambientales sobre la determinación de este carácter.

La disponibilidad de carbohidratos durante el periodo de establecimiento y formación del grano es la fuerza conductora para la determinación del número de granos. Una semana después de antesis se produce la maduración y muerte de las flores seguida por la fertilización del óvulo o semilla establecida. En esta fase del ciclo de vida de la planta, queda establecido el número de granos. Por tanto el periodo crítico para la determinación del número de granos gira en torno a las tres semanas anteriores a antesis y en menor medida la semana siguiente. El aumento del rendimiento debido al mayor número de granos va asociado a la tasa de crecimiento del cultivo y el movimiento de asimilados a la espiga durante este periodo (BINDRABAN Y COL., 1998) ya que el aporte de asimilados que están siendo producidos por la fotosíntesis son esenciales para prevenir la oborción de los granos en plantas estresadas.

Se ha observado que el descenso de potencial hídrico de la hoja que causa aborto en el grano de maíz, también inhibe completamente la fotosíntesis y conlleva la reducción en reservas de carbohidratos en el tallo. El aborto puede atribuirse a un aporte discontinuo de carbohidratos durante la polinización. El número de granos se reduce en proporción a la inhibición de la fotosíntesis por el déficit hídrico o variaciones en la intensidad de luz. Aunque los carbohidratos continúan acumulándose en los lugares de almacenamiento como las hojas y los tallos, a pesar de la inhibición de la fotosíntesis, su movimiento hacia la espiga se ve severamente restringido. Esto indica que el desarrollo inicial del grano depende del aporte de asimilados de la fotosíntesis actual, que no pueden ser remplazados por la removilización de reservas almacenadas en otros tejidos (SAINI y WESTGATE, 2000).

### **1.3.3 PESO UNITARIO DEL GRANO**

El llenado del grano tiene lugar durante el periodo comprendido entre diez días después de antesis y la maduración del cultivo. Por tanto, el peso unitario del grano se define durante el periodo de crecimiento del grano, a partir de asimilados procedentes de la fotosíntesis post-antesis y de la removilización de asimilados almacenados durante el periodo vegetativo. La proporción de asimilados procedentes de cada una de estas fuentes alternativas depende del genotipo y condiciones ambientales de crecimiento. Bajo condiciones ambientales no limitantes, entre el 90 y el 95% de los asimilados del grano derivan de la fotosíntesis post-antesis. Sin embargo en condiciones de sequía los asimilados en pre-antesis contribuyen de forma importante al rendimiento del grano. En cebada se ha observado que esa contribución era del 44% cuando el año era muy seco (AUSTIN Y COL., 1980).

Cuando la actividad fotosintética es inhibida por las condiciones de estrés que se producen después de antesis, propio del clima Mediterráneo, el llenado del grano pasa a ser más dependiente de la movilización de las reservas acumuladas en el tallo, por ello el crecimiento vegetativo tiene una gran importancia y explica variaciones en rendimiento tanto en cebadas como en trigos que han sido sometidos a estrés después de antesis (BLUM Y COL., 1989; GIBSON y PAULSEN, 1999; CRUZ-AGUADO Y COL., 2000).

Las altas temperaturas y el déficit hídrico limitan el peso final del grano al acelerar la senescencia foliar y disminuir la duración del crecimiento del grano ya que disminuye la conductancia de la hoja, la fotosíntesis neta y por tanto, la disponibilidad de asimilados actuales para el llenado del grano. Las altas temperaturas dificultan la conversión de sacarosa a almidón en el endospermo, a parte del aporte de asimilados al grano, por lo que el peso del grano se ve afectado significativamente cuando el estrés se produce durante el periodo de llenado del grano. La respuesta a estas condiciones adversas depende de los genotipos, lo que indica que existe variabilidad para tolerancia a estreses abióticos (VOLTAS Y COL., 1999a). Estas diferencias genotípicas al ambiente en términos de peso individual del grano y parámetros de peso y llenado del grano, están determinadas por la interacción entre el aporte de fotoasimilados y las reservas de post-antesis como han demostrado VOLTAS Y COL. (1999 b).

La disminución del peso del grano por altas temperaturas después de antesis se ha observado también en trigo (GIBSON y PAULSEN, 1999). Estos autores comprobaron una disminución del 18% en el peso del grano al imponer altas temperaturas 20 días después de antesis.

El aumento del rendimiento de los cultivos actuales ha resultado de una mayor distribución de asimilados hacia órganos cosechables. En cereales existe variabilidad genética en la capacidad de la planta para mantener el crecimiento del grano a partir de las reservas movilizadas, por lo que la capacidad de translocación de reservas durante el crecimiento del grano ha sido considerada como un mecanismo de tolerancia a la sequía. En este sentido, se ha comprobado que la contribución de la biomasa pre-antesis supuso el 60% de la materia seca del grano bajo déficit hídrico y sólo un 15% bajo riego (RICHARDS Y TOWLEY-SMITH, 1987). Por otra parte se ha observado que la sequía y altas temperaturas durante el periodo de llenado del grano eran responsables de la respuesta genotípica diferencial encontrada en el peso individual del grano (VOLTAS Y COL., 1999).

Resumiendo, podemos decir que el efecto del estrés hídrico terminal sobre el rendimiento de cereales está estrechamente relacionado con el estado fenológico en que tiene lugar el estrés. El estado de meiosis es muy sensible al déficit hídrico ya que reduce el número de granos formados debido a la esterilidad del polen y la aborción de cigotos que se produce en dichas condiciones. La falta de agua durante la división celular del endospermo disminuye el potencial de sumidero debido a inhibición de la división celular y la endorreducción del ADN. El estrés

durante el final del periodo de llenado del grano acorta la duración del llenado ya que se produce una desecación prematura del endospermo y una limitación del volumen del embrión. Esto hace que la actividad de los enzimas involucrados en el metabolismo del nitrógeno y de los carbohidratos en el endospermo disminuya al final del llenado del grano. La deshidratación inactiva estos enzimas terminando así la acumulación de reservas en el grano (SAINI y WESTGATE, 2000).

Se ha encontrado la existencia de una correlación positiva entre el rendimiento de grano de la cebada y los diversos componentes del mismo: número de espigas por planta, número de granos por espiga y peso del grano. Sin embargo, tanto los factores genéticos como los ambientales pueden ser responsables del comportamiento favorable de una variedad en relación con el rendimiento. Esto indica que los componentes del rendimiento deberían ser evaluados en el ambiente en el cual se realiza la mejora (BOUZERZOUR Y DEKHILI, 1995).

Con frecuencia la utilidad de los componentes del rendimiento, como criterio de selección, puede verse limitada por los efectos de compensación, debido a la influencia climática, dosis de semilla y aplicación de fertilizantes, entre otros factores (MITCHELL Y COL., 1996; SHEEHY Y COL., 2001). La selección por el tamaño de la semilla implica con frecuencia una respuesta negativa de los otros componentes del rendimiento, y la selección para un elevado número de granos por espiga incluso puede reducir el rendimiento. Todo ello se explica por la influencia de los diferentes ambientes sobre el genotipo, respecto a dichos componentes y a la respuesta variable de los mismos a la selección, a causa de su desarrollo secuencial en el tiempo a expensas de recursos limitados. En definitiva, se ha constatado que existe una correlación negativa entre los componentes del rendimiento, de manera que no puede seleccionarse positivamente para todos ellos al mismo tiempo. Lo más conveniente parece ser lograr el equilibrio entre dichos componentes, mejorando aquel que sea más eficiente en un determinado genotipo, mientras los demás se mantienen constantes. Además hay que tener en cuenta que tan importante como conseguir rendimientos puntuales muy elevados es estabilizarlos lo más posible, para una determinada variedad, en los diferentes ambientes.

Al igual que el trigo, se cree que la cebada puede haber alcanzado su máximo índice de cosecha (cociente entre el peso del grano y el peso de la paja más el grano) y que, por tanto, los futuros incrementos del rendimiento deberán lograrse por el aumento de biomasa total. La mejora

de la eficiencia fisiológica de la planta puede permitir alcanzar estos incrementos en aspectos tales como: reducción de las pérdidas por transpiración, mayor duración del periodo de llenado del grano, mejora de la fotosíntesis neta y mayor contribución de las fases de pre-floración al rendimiento del grano. Sin embargo, de poco serviría mejorar las fuentes de suministro de asimilados si existen limitaciones en su transporte, a través de la planta, y en los órganos receptores de los mismos: la espiga y el grano. Posiblemente durante el largo periodo de asimilación son producidos más asimilados de los que pueden ser transferidos y almacenados, de ahí la importancia de equilibrar la cuantía de estos recursos con un mayor flujo de los mismos hacia el grano e incrementar la capacidad de almacenamiento de éste, o lo que es igual, conseguir más número de granos y de mayores dimensiones o más espigas por planta.

En cuanto a la calidad de la cebada destinada para alimentación animal el criterio más importante, tanto en las cebadas de dos como de seis carreras, es el alto contenido en proteína y bajo contenido en fibra. Mientras que en la cebada cervecera es importante que el grano sea grueso y homogéneo, con una germinación rápida y uniforme, bajo o nulo periodo de letargo, poca fibra y un contenido en proteínas moderadamente bajo (MOLINA CANO, 1989).

### ***Importancia del índice de cosecha***

El índice de cosecha es el resultado de dividir el peso del grano por el peso total de la parte aérea (paja más grano). El índice de cosecha es la fracción del cultivo que es económicamente más valiosa en cereales. El mantenimiento del índice de cosecha alto es de suma importancia cuando el agua disponible por el cultivo es escasa. Se ha demostrado que las pérdidas en la fase reproductiva, asociadas normalmente con la sequía, tienen un origen bioquímico. Esto aumenta la posibilidad de que las modificaciones metabólicas se puedan utilizar para mejorar el índice de cosecha en condiciones en que el agua supone un factor limitante. La mejora genética se está encaminando en esta dirección (BOYER, 1996).

Ha habido un incremento en el rendimiento de los cultivos modernos con pocos cambios en la biomasa total de la parte aérea. Este incremento se atribuye a un aumento en el índice de cosecha (TURNER, 1997; KUMUDINI Y COL., 2001). El aumento ha ocurrido sin mucha variación en la cantidad de agua utilizada y el resultado ha sido una mejora natural en la eficiencia en el uso del agua a favor del rendimiento. En cultivares de trigo modernos desarrollados en ambientes con

disponibilidad de agua escasa, la mejora en el índice de cosecha parece deberse a distintos factores como acortar el periodo entre siembra y antesis y maduración, aumentar el desarrollo de la espiga y un modelo de producción de materia seca y uso del agua que se adapta al modelo de lluvias y disponibilidad de agua. Esto asegura que la emergencia de la espiga y el llenado del grano de los cultivares modernos termina antes que el agua del suelo se agote y las altas temperaturas induzcan a la senescencia prematura y el asurado del grano. En suma, para evitar el déficit hídrico severo, los cultivos que se desarrollan en condiciones de estrés hídrico terminal, necesitan mantener el llenado del grano utilizando los asimilados almacenados en pre-antesis. La tolerancia a la sequía va asociada con un aumento en el reparto de biomasa a la espiga en desarrollo en condiciones de sequía de modo que el índice de cosecha y el rendimiento se ven incrementados (EDMEADES Y COL., 1999)

Muchos caracteres morfológicos y fisiológicos de la cebada pueden estar asociados con el aplazamiento y la tolerancia a la deshidratación, tales como: altura de la planta, peso del grano, índice de cosecha, capacidad de ahijamiento, control estomático, resistencia a la difusión, nivel de transpiración, potencial hídrico, etc. Puesto que existen interacciones entre estos caracteres, es posible obtener variedades resistentes a la sequía con una combinación favorable de los mismos. Por ello es de sumo interés conocer los caracteres fisiológicos relacionados con la tolerancia a la sequía de este cultivo.

#### **1.4 FISIOLOGÍA DE LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA**

Cuando la disponibilidad de agua por la planta es escasa, los procesos fisiológicos y metabólicos se ven afectados y consecuentemente su crecimiento, por lo que resulta imprescindible el conocimiento y cuantificación de su estado hídrico para estudiar su capacidad de adaptación a condiciones de estrés.

El estado hídrico de una planta se define normalmente en términos de su contenido hídrico relativo (CHR), potencial hídrico ( $\Psi$ ), o de los componentes del potencial hídrico.

La medida del contenido hídrico relativo es muy sencilla por lo que ha sido ampliamente utilizada para indicar el estado hídrico de las plantas. Además, se ha observado una correlación positiva entre CHR y rendimiento en trigo (CLARKE Y McCAIG, 1982 a y b; SCHONFELD Y COL.,

1988). Estas dos características son muy interesantes desde el punto de vista de la mejora, por lo que el CHR se ha utilizado como criterio de selección para tolerancia a sequía en distintos cultivos: cebada (MATIN Y COL., 1989; TEULAT Y COL., 1997); trigo (SCHONFELD Y COL., 1988); maíz y soja (BENNETT Y COL., 1987).

El déficit hídrico se desarrolla en las plantas como una consecuencia de la pérdida de agua de las hojas cuando los estomas se abren para permitir la entrada de dióxido de carbono de la atmósfera que utilizan en la fotosíntesis. El agua perdida por transpiración de las células del mesófilo de la hoja es remplazada por agua extraída del suelo a través de las raíces y tallos vía xilema.

El agua se mueve siempre a lo largo de gradientes decrecientes de potencial hídrico. La planta, con sus diferentes estructuras, sirve de camino para el agua entre los potenciales hídricos más elevados del suelo y los potenciales más bajos de la atmósfera.

El estrés hídrico se desarrolla en las plantas cuando la pérdida de agua excede al aporte. Este desequilibrio se puede producir tanto por las condiciones atmosféricas como por las condiciones del suelo. En el primer caso aunque exista suficiente agua en el suelo, la pérdida por la hoja es tan elevada que el suministro a través de las raíces resulta insuficiente. En el segundo caso el potencial hídrico del suelo es tan bajo que a la planta le resulta difícil mantener sin sufrimiento un potencial hídrico aún menor que permita el flujo de agua desde el suelo hasta la planta.

El establecimiento del estado hídrico de la planta sobre una base termodinámica por la introducción de los conceptos de  $\Psi$  y la posibilidad de su medida con sicrómetros de termopar y la cámara de presión, condujo a la adopción del  $\Psi$  total como la medida principal del estado hídrico de la planta.

Debido a que la hoja está directamente involucrada en la producción de asimilados para el crecimiento y el rendimiento y a la dificultad para medir el  $\Psi$  de otras partes de la planta, el  $\Psi$  de la hoja se ha convertido en el índice más importante para medir el estado hídrico de los cultivos.

Los principales componentes del potencial hídrico ( $\Psi$ ) son el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), el potencial de presión o potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) y el potencial matricial ( $\Psi_m$ ). El potencial

osmótico se debe a la presencia de sustancias disueltas, el potencial de turgencia es el que aparece debido a la presencia de la pared celular y el potencial matricial es el debido a la fuerza de adsorción que ejercen las paredes de los conductos sobre las moléculas de agua circulante.

La relación entre el potencial hídrico, potencial osmótico, potencial de presión y potencial matricial se expresa como:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_t + \Psi_m$$

En las plantas el componente potencial matricial no es significativo, mientras que en suelos no salinos el potencial osmótico se considera despreciable.

Cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés hídrico y pierden agua, su  $\Psi$  disminuye. Esto ocurre normalmente de forma simultánea a una disminución del potencial de turgencia y a una disminución del potencial osmótico, al implicar la pérdida de agua una mayor concentración de solutos. Sin embargo en las plantas que poseen ajuste osmótico la bajada del  $\Psi$  no implica necesariamente una pérdida de turgencia ya que las plantas ajustadoras son capaces de acumular de forma activa sustancias osmóticas que disminuyen el  $\Psi_s$ , al menos temporalmente, evitando la pérdida de turgencia y en consecuencia permitiendo el desarrollo normal de la fisiología celular.

A parte de la capacidad inherente de la planta para acumular solutos durante el periodo de deshidratación, el factor más importante para que el ajuste osmótico pueda producirse es el tiempo. Cualquiera que sea la fuente de sustancias osmóticas de la planta, se necesita tiempo suficiente para su síntesis y acumulación. El tiempo requerido para los distintos solutos no se ha establecido, sin embargo se ha demostrado repetidamente que un desarrollo rápido de déficit hídrico en una planta dificulta el ajuste osmótico (MORGAN, 1984). Esto es muy común en plantas que crecen en volúmenes de suelo pequeños, como son las macetas. En algunos casos se ha demostrado que el ajuste osmótico no se produce para tasas de deshidratación moderadas. El ajuste osmótico y sus implicaciones en la resistencia a la sequía se discutirán posteriormente.

El déficit hídrico tiene amplias repercusiones sobre el crecimiento, desarrollo y rendimiento económico de las plantas. La producción bajo condiciones de estrés hídrico se verá

afectada por los efectos integrados de estrés hídrico a varios niveles de organización de la planta. Así, el crecimiento de la planta puede ser inhibido por niveles de estrés moderado que inducen a una reducción en el crecimiento y división celular, que son los procesos más sensibles al estrés hídrico, seguidos por la fotosíntesis.

Los caracteres fisiológicos, generalmente, no se han utilizado como criterios de selección en programas de mejora. Sin embargo, en los últimos años, la fisiología de la resistencia a la sequía ha adquirido una importancia creciente hasta el punto que los criterios fisiológicos se están imponiendo por su eficacia en la mejora de los cultivos.

Para estudiar la fisiología de la resistencia a la sequía es necesario tener en cuenta las consecuencias fisiológicas del déficit hídrico de las plantas con especial énfasis en los procesos que afectan a la producción de los cultivos.

En la evolución de la investigación relacionada con la resistencia a la sequía es necesario dar tres pasos. El primero es conocer la relación entre las características de la planta y la habilidad para sobrevivir en condiciones de estrés. En este sentido se ha trabajado con diferencias entre especies, pero estas diferencias no se pueden utilizar en programas de mejora por lo que el segundo paso y más importante desde el punto de vista de la investigación, es estudiar las diferencias dentro de las especies. En los últimos años se han identificado algunos de los mecanismos de resistencia al estrés, lo que permite que esos mecanismos se puedan incorporar a programas de mejora de forma inmediata. El tercer paso sería desarrollar métodos para medir de forma rápida y sencilla los caracteres que contribuyen a la tolerancia al estrés hídrico. La investigación de los factores o procesos que limitan la producción, translocación y almacenamiento de fotoasimilados son los que resultan más interesantes para un aumento en el rendimiento de los cultivos en condiciones desfavorables.

### **1.5 ADAPTACIÓN DE LAS PLANTAS A DÉFICITS HÍDRICOS**

La resistencia a la sequía de un cultivo es la capacidad de ese cultivo para crecer satisfactoriamente en zonas sujetas a déficit hídrico. Las modificaciones en la estructura y función de las plantas que le permiten al cultivo aumentar la probabilidad de que pueda sobrevivir y reproducirse en un ambiente determinado se llama adaptación.

La ocurrencia de estreses simultáneos asociados a la sequía y la variabilidad temporal de esos factores desfavorables dificultan la cuantificación de los estreses abióticos. En esas condiciones, el rendimiento, tanto del grano como de la biomasa total, es el indicador más fiable de la resistencia a la sequía de un cultivo. Así, la cuantificación de la resistencia al estrés se ha basado en el rendimiento o en índices derivados del rendimiento que llevan implícita la interacción natural del genotipo y el ambiente (ACEVEDO, 1989; CLARKE Y COL., 1992).

Los efectos principales del ambiente sobre los caracteres de un genotipo tales como el ciclo de crecimiento y rendimiento potencial se pueden ver mediante técnicas tradicionales, pero la tolerancia al estrés parece ser una combinación de efectos de múltiples caracteres morfológicos y fisiológicos. La identificación y valoración de esos efectos y el conocimiento de sus interacciones son fundamentales en los programas de mejora para tolerancia a la sequía, ya que permiten identificar genotipos tolerantes al estrés hídrico y temperaturas elevadas propias del final del ciclo del cultivo especialmente en climas de tipo Mediterráneo (ACEVEDO, 1989; OOSTEROM Y ACEVEDO, 1992 a,b y c; FUKAI Y COOPER, 1995; BENBELKACEM, 1996).

No todos los mecanismos relacionados con la tolerancia a la sequía están exentos de costes metabólicos a lo largo del proceso de actuación. TURNER en 1979, estudió la influencia de los mecanismos adaptativos sobre la productividad del cultivo comprobando que sólo aquellos mecanismos que favorecen el escape a la sequía, el mantenimiento de la entrada de agua y el mantenimiento de la presión de turgor, no reducen la fotosíntesis, el crecimiento del cultivo y el rendimiento (TURNER, 1986 b).

Distintos autores (TURNER, 1979; CECCARELLI, 1984; BLUM, 1988) han considerado tres mecanismos de adaptación de las plantas de cereales relacionados con la tolerancia a la sequía: escape a la sequía, aplazamiento de la deshidratación y tolerancia a la deshidratación.

### **1.5.1 ESCAPE A LA SEQUÍA**

El escape a la sequía es la capacidad de las plantas para completar su ciclo de vida antes que el déficit hídrico del suelo y de la planta sea severo. Para los cereales que crecen en climas de tipo Mediterráneo, la variabilidad de la fenología ofrece un mecanismo por el que los cultivos pueden escapar a la sequía y altas temperaturas del final del ciclo del cultivo que afectan

drásticamente la eficiencia de la radiación utilizada, el crecimiento de la espiga y el rendimiento del grano (ACEVEDO Y COL., 1988).

Adequar la fenología a la disponibilidad de agua es la vía principal por la que se ha mejorado el rendimiento en ambientes en que la pluviometría es escasa. La variabilidad genética en la duración del crecimiento es normalmente amplia en las especies cultivadas y puede ser fácilmente seleccionada observando los días a floración o los días a maduración. En ambientes en que el estrés hídrico terminal es probable que ocurra, la selección para precocidad ha tenido mucho éxito en la mejora de la resistencia a la sequía de los cultivos (TURNER, 1997). Sin embargo, la selección para floración temprana puede no contribuir a aumentar el rendimiento si los genotipos florecen cuando aún hay heladas o si la biomasa en antesis es muy baja.

Desde el punto de vista de la mejora genética, seleccionar para escape a la sequía en climas de tipo Mediterráneo es seleccionar para tasas de crecimiento altas a temperaturas bajas con el fin de maximizar el rendimiento antes de que el agua disponible llegue a ser un factor limitante para el cultivo. Esta estrategia de mejora es muy útil en cereales de invierno y otros cultivos anuales. En cebada (*Hordeum vulgare* L.) se ha identificado una combinación de caracteres o ideotipo de la planta que le confiere una mayor adaptación al estrés hídrico terminal y baja pluviometría característicos de ambientes mediterráneos (OOSTEROM Y ACEVEDO, 1992 a, b).

Por tanto, la precocidad es uno de los caracteres que más influyen en la adaptación de las plantas al estrés hídrico terminal y está positivamente relacionado con el rendimiento especialmente en ambientes de estrés (ACEVEDO Y COL., 1991; OOSTEROM Y ACEVEDO, 1992 c; OOSTEROM Y CECCARELLI, 1993; MITCHELL Y COL., 1996). Aunque el desarrollo de mayor cantidad de materia seca en antesis aumentará la capacidad potencial para el llenado del grano, aumentará también el uso del agua por el cultivo en antesis. Así, el grado de precocidad requerido es considerado, generalmente, como un compromiso que permita el desarrollo de materia seca suficiente sin reducir el agua del suelo a un nivel que pueda limitar el crecimiento reproductivo después de la antesis

En ensayos con trigo y cebada se ha comprobado una mejor adaptación a condiciones de estrés de los genotipos con madurez temprana, lo que indujo a los mejoradores a seleccionar

genotipos con floración precoz (OMARA, 1987; ACEVEDO Y COL., 1988). Por otra parte, esos estudios confirman la asociación positiva entre una mayor duración del periodo de crecimiento y el rendimiento potencial en condiciones óptimas de crecimiento. Es evidente, por otra parte, que utilizar el criterio de escape a la sequía como solución, sacrifica algo del rendimiento potencial para mejorar la estabilidad del rendimiento en condiciones de estrés.

### **1.5.2 APLAZAMIENTO DE LA DESHIDRATACIÓN**

El aplazamiento de la deshidratación se define como la capacidad de las plantas para mantener un potencial hídrico relativamente alto en condiciones de estrés hídrico atmosférico o del suelo. La base de este mecanismo es mantener niveles de hidratación altos en los tejidos a pesar del estrés ambiental, de modo que los procesos fisiológicos, bioquímicos y metabólicos de la planta que están involucrados en el crecimiento y rendimiento no están internamente expuestos al estrés sino que están temporalmente protegidos del estrés.

La medida más común de la tolerancia a la deshidratación es el estado hídrico de los tejidos expresado por el potencial hídrico. El mantenimiento del turgor no es considerado por algunos autores como medida de aplazamiento sino como medida de tolerancia a la deshidratación. Si el estrés interno es considerado únicamente por el potencial hídrico, entonces el potencial hídrico es una medida de aplazamiento. Sin embargo, cuando los procesos internos pueden reaccionar ante el potencial de turgor, el mantenimiento del turgor es también un componente del aplazamiento de la deshidratación. Así, se considera que el aplazamiento de la deshidratación se expresa por el mantenimiento de potenciales hídricos y de turgor altos en condiciones de estrés hídrico. Considerando esta definición, el ajuste osmótico, como un medio para mantener el turgor alto a un potencial hídrico del tejido determinado, es un componente del aplazamiento de la deshidratación (BLUM, 1988).

Los mecanismos de aplazamiento de la deshidratación, a los que también se llama de evitación de la deshidratación, incluyen los que son capaces de mantener potenciales hídricos altos por la optimización en la absorción de agua y su conducción hacia el tallo o los que permiten reducir la pérdida de agua.

El mantenimiento de la entrada de agua requiere el desarrollo de raíces en el suelo que contiene el agua y la extracción continua de agua en ausencia de lluvia. El crecimiento de las

raíces en capas más profundas del suelo depende tanto del genotipo como del ambiente. Con frecuencia las raíces no extraen todo el agua disponible en la parte más profunda del suelo. Esto se puede deber a la baja frecuencia de raíces en el perfil más profundo que limita la entrada de agua (THOMAS Y COL., 1995). En suelos sometidos a estrés hídrico, el flujo de agua del suelo a la hoja y el potencial hídrico de las hojas, pueden verse afectados por la densidad y longitud de las raíces y por la resistencia axial y radial de las raíces. Estos parámetros pueden determinar el gradiente de potenciales requerido para conducir la cantidad de agua demandada hacia las superficies transpirantes.

Baja resistencia radicular al flujo de agua entre las raíces y las hojas es necesaria para mantener potenciales hídricos aceptables (hay que tener en cuenta que el potencial hídrico de la hoja siempre es más bajo que el del suelo) en las hojas cuando el potencial hídrico del suelo es bajo. Se ha encontrado variabilidad entre especies para la resistencia al flujo de agua y entre líneas isogénicas de trigo (TURNER, 1986 b). Para una longitud y densidad de raíces determinada, el grado de contacto entre la raíz y el suelo puede afectar a la entrada de agua de forma importante, especialmente en suelos secos.

Otra forma de evitar o aplazar la deshidratación de las plantas es reducir la pérdida de agua de sus células mediante el cierre estomático. Este se produce cuando la baja disponibilidad de agua en el suelo provoca un menor flujo a la parte aérea y el agua disponible no es suficiente para cubrir las pérdidas por transpiración.

El cierre estomático normalmente da lugar a una elevación de la temperatura de la hoja ya que disminuye la evaporación, y a una disminución de la fotosíntesis debido a una reducción en el intercambio de gases. La regulación de la pérdida de agua por los estomas es un carácter importante al que se ha dedicado bastante atención, tanto por parte de los fisiólogos como por parte de los mejoradores, cuyo objetivo final es mejorar el rendimiento de los cultivos en ambientes secos. Las distintas formas en que el comportamiento estomático puede mejorar la tolerancia a la sequía incluye:

- Conservación del agua disponible en el suelo hasta los últimos estados del ciclo de vida de la planta.
- Prevención de los posibles daños fisiológicos producidos por el déficit hídrico en las plantas.

- Maximizar la capacidad de asimilación con el agua disponible (eficiencia en el uso del agua).

Un modelo de comportamiento estomático en donde la conductancia sea alta en condiciones favorables, lo que permite que la actividad fotosintética sea máxima, pero con cierre eficiente durante la sequía y rápida apertura cuando las condiciones vuelven a ser favorables, parece ser idóneo para prevenir daños del estrés en las plantas en climas con temporadas de sequía cortas e imprevisibles.

El modelo preciso de comportamiento estomático para maximizar la asimilación en condiciones de sequía depende de la cantidad total de agua de que dispone el cultivo durante el periodo de crecimiento y de las fluctuaciones ambientales concretas en ese periodo.

La selección más razonable para caracteres estomáticos se basa en su utilidad en el control del estado hídrico de la planta, la transpiración del cultivo o en las tasas fotosintéticas. Estos caracteres tienen una relevancia más directa sobre el rendimiento en sequía que la conductancia estomática en sí misma. Por ello nos vamos a centrar en los mecanismos relacionados más directamente con tolerancia a la sequía, que contribuyen a aumentar la eficiencia en el uso del agua de las plantas que los poseen.

#### **1.5.2.1 Ajuste osmótico**

El ajuste osmótico es el mecanismo mediante el cual las células acumulan, en condiciones de estrés, una serie de solutos compatibles con el funcionamiento normal de la maquinaria celular. Entre estos solutos se encuentran los azúcares, alcoholes, aminoácidos y fundamentalmente, prolina y glicina betaína. Estos solutos tienen como función principal mantener el balance osmótico y pueden acumularse a concentraciones altas sin dañar el funcionamiento fisiológico normal de las células ya que no interfieren con las reacciones bioquímicas normales (BARTELS Y NELSON, 1994), se les considera osmoprotectores, es decir, permiten el funcionamiento celular en condiciones de estrés osmótico. Según DELAUNEY Y VERMA (1993), la mejor respuesta bioquímica de las células de la planta al estrés osmótico es la acumulación de osmolitos orgánicos. El conocimiento de los mecanismos bioquímicos y moleculares por los que las plantas toleran los estreses abióticos es necesario para acercarse a la mejora del desarrollo de los cultivos en condiciones de estrés utilizando la ingeniería genética. En

este sentido la exploración de las rutas metabólicas de los solutos compatibles más comunes para la obtención de plantas tolerantes al estrés presenta gran interés. De esta forma se ha obtenido sobreexpresión de genes para enzimas que aumentan compuestos supuestamente osmoprotectores tales como la prolina o polialcoholes (BOHNERT Y COL., 1995).

Como se ha comentado anteriormente, el ajuste osmótico es uno de los mecanismos más importante en la adaptación de las plantas a condiciones de estrés hídrico por aplazamiento de la deshidratación. El ajuste osmótico se produce en respuesta a bajadas en el potencial hídrico en órganos en expansión tales como raíces, hojas, coleoptilos e inflorescencias donde juega un papel importante el mantenimiento de la entrada de agua durante los procesos de crecimiento y la expansión celular (MORGAN, 1980). Cuando la expansión se completa y en ausencia de estrés, la capacidad de ajuste osmótico se puede perder gradualmente.

La mayoría de las plantas están expuestas a distintos grados de estrés hídrico en algún estado de su ontogenia. El tipo de estrés puede variar desde pequeñas fluctuaciones en la humedad atmosférica y radiación neta a déficits hídricos extremos en el suelo y humedad baja en ambientes áridos. La tolerancia al estrés normalmente involucra el desarrollo de potenciales osmóticos ( $\Psi_s$ ) bajos, característicos de muchas especies de plantas encontradas en ambientes más áridos. Niveles de solutos altos pueden ser el producto de diferencias inherentes en el potencial osmótico basal (o potencial osmótico medido a hidratación total) y acumulación de solutos en respuesta al estrés hídrico, o ajuste osmótico, que lleva al mantenimiento del potencial de turgor y por tanto, entre otras cosas, a permitir el crecimiento continuado de la planta. El potencial de turgencia se mantiene total o parcialmente por el ajuste osmótico durante el estrés hídrico al retener las células el agua con más eficacia. Cuando el agua se pierde, la tasa de cambio en el potencial de turgor está afectada también por la elasticidad de la pared celular (MORGAN, 1984).

El mantenimiento del turgor mediante el ajuste osmótico, está positivamente asociado con el rendimiento de cereales en condiciones de estrés hídrico, como ha puesto de manifiesto MORGAN, en el año 1984. En algunos cereales como el sorgo se ha observado que el ajuste osmótico tenía más influencia en el aplazamiento de la deshidratación después de floración, mientras que antes de la floración, el aplazamiento de la deshidratación se debía principalmente a la respuesta estomática al potencial hídrico de la hoja (BLUM, 1988).

En muchas especies, y concretamente en cereales, los azúcares y aminoácidos son los solutos mayoritarios responsables del ajuste osmótico tanto en hojas expandidas como en hipocotilos e inflorescencias. En órganos en crecimiento el ajuste osmótico es enteramente dependiente de la importación de solutos, que a su vez depende de la tasa de fotosíntesis (MORGAN, 1984). En hojas expandidas el aumento en azúcares y aminoácidos resulta de la diferencia entre la tasa de fijación de carbono y la tasa de exportación. Los cambios en potasio pueden contribuir sustancialmente al ajuste osmótico y pueden ocurrir de forma paralela a los cambios en azúcares y aminoácidos. Otros solutos que pueden contribuir a pequeños cambios en ajuste osmótico son ácidos orgánicos como malatos o citratos, y nitrato o iones inorgánicos.

La valoración de la contribución de varios solutos al ajuste osmótico varía según los diferentes estudios que se han realizado. Estas variaciones pueden ser debidas a distintos factores como la especie de la planta, el estado de crecimiento y los niveles de radiación en que las plantas se han desarrollado.

Estas variaciones se han puesto de manifiesto en trigo. En este cultivo se ha medido y valorado la contribución de distintos solutos al ajuste osmótico. En 1984 JOHNSON Y COL. midieron en hojas de trigo los solutos: aminoácidos totales, prolina, azúcares libres y potasio comprobando que las hojas pre-estresadas de los dos cultivares estudiados presentaron valores de  $\Psi_s$  significativamente más bajos a plena turgencia y turgencia cero que las hojas que no habían sido sometidas previamente a estrés. Estos resultados indican que en las hojas se había desarrollado ajuste osmótico. La contribución de los solutos medidos al  $\Psi_s$  a plena turgencia era del 7,1% para los aminoácidos y del 41,9% para el potasio. Considerando el nivel de ajuste osmótico en hojas de trigo como la acumulación de solutos entre plena turgencia y turgencia cero, MORGAN (1992), observó que el  $\Psi_s$  debido a solutos como potasio, aminoácidos y azúcares explican el 90% del  $\Psi_s$  de la savia. El componente mayoritario era el potasio (42-53%) y aminoácidos (35-43%). La capacidad de ajuste osmótico alta de los genotipos estudiados se debía principalmente a la acumulación de potasio (78%). El siguiente contribuyente en importancia era aminoácidos (22%), no encontrando acumulación de azúcares.

### ***El ajuste osmótico como mecanismo de resistencia a la sequía***

El ajuste osmótico es la acumulación activa de solutos en respuesta al déficit hídrico y no la concentración pasiva de solutos que tiene lugar como consecuencia del descenso del contenido hídrico de las células (TURNER Y JONES, 1980). Algunos autores lo consideran como el mecanismo más importante de tolerancia a la sequía ya que el ajuste osmótico tiene lugar en las plantas cultivadas en respuesta al desarrollo lento del déficit hídrico (TURNER Y JONES, 1980; BLUM Y COL., 1983; MORGAN, 1984).

Demostrar que el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) decrece en respuesta al estrés no es suficiente para evidenciar la existencia de ajuste osmótico. El descenso de  $\Psi_s$  al decrecer el contenido hídrico relativo (CHR), puede ser debido únicamente a una concentración pasiva de solutos durante el proceso de deshidratación. El ajuste osmótico debe provocar una fuerte caída de  $\Psi_s$  dentro de todo el rango de valores de contenido hídrico relativo. Aunque el ajuste osmótico resulta en un mantenimiento del turgor a bajos valores de potencial hídrico ( $\Psi$ ), esto puede ocurrir por otras razones diferentes a la acumulación de solutos, asociadas a un incremento en la elasticidad del tejido y a cambios en la distribución del agua entre las fracciones simplasto y apoplasto. El ajuste osmótico va asociado generalmente con un decrecimiento en la elasticidad del tejido, lo cual es característico de un tejido sometido a estrés (TURNER, 1979) y que parece relacionado con un aumento en el espesor de las paredes celulares y el contenido en materia seca. SCHULTZ Y MATTHEWS en 1993 observaron que la pared celular se alteraba de forma importante debido al estrés hídrico moderado. Esta alteración de la estructura de la pared puede deberse a cambios en la síntesis de los constituyentes de la pared causada por déficit hídrico

El ajuste osmótico influye en gran número de procesos fisiológicos. Mantiene la elongación celular, la apertura estomática y la fotosíntesis a bajos  $\Psi$  de la hoja, así como la exploración de un mayor volumen de suelo por las raíces alcanzando zonas del perfil todavía húmedas o aumentando la densidad radicular en un determinado volumen de suelo. Por tanto la implicación del proceso de ajuste osmótico en estos procesos fisiológicos justifica su importancia como mecanismo de tolerancia a la sequía al permitir:

\* El mantenimiento de la elongación celular en distintos órganos de la planta (HSIAO Y COL., 1976; CUTLER Y COL., 1980 c; WESTGATE Y BOYER, 1985).

\*El mantenimiento de la apertura estomática, ya que las plantas que tienen capacidad de ajuste osmótico pueden mantener una elevada transpiración a bajos valores de potencial hídrico

(LUDLOW Y MUCHOW, 1988) y el mantenimiento del turgor durante el periodo de estrés está asociado con el ajuste estomático a bajos potenciales hídricos de la hoja y con la tolerancia a la sequía (LUDLOW Y COL., 1983).

\*El mantenimiento de la fotosíntesis, puesto que un descenso en la conductancia estomática disminuye la tasa de fotosíntesis. Por tanto el mantener los valores de conductancia altos a un potencial hídrico dado como consecuencia del ajuste osmótico, permitirá a la planta mantener mayores tasas de fotosíntesis en condiciones de estrés (ACKERSON Y COL., 1980),

\*La Exploración de un mayor volumen de suelo. Si el mantenimiento de la turgencia a través del ajuste osmótico permite que continúe el crecimiento radicular a medida que el suelo pierde agua, esto hace que las raíces exploren un mayor volumen de suelo alcanzando zonas del perfil todavía húmedas o que aumente la densidad radicular en un determinado volumen de suelo (TURNER, 1986 a; MORGAN Y CONDON, 1986). De este modo, los genotipos con mayor capacidad de ajuste osmótico extraen más cantidad de agua del suelo, son más tolerantes a la sequía y mantienen la actividad fotosintética a bajos potenciales hídricos (WRIGHT Y SMITH, 1983; WRIGHT Y COL. 1983 a y b).

\*Finalmente, el ajuste osmótico mejora el uso del agua por el cultivo, retrasa la senescencia y mantiene la transferencia de asimilados al grano, lo que contribuye a aumentar el índice de cosecha (TURNER, 1997). Este aumento es de gran interés en la obtención de nuevas variedades de cereales tolerantes a la sequía.

Es incuestionable que el ajuste osmótico ocurre en muchas especies y cultivares en respuesta al déficit hídrico. Mientras algunos mecanismos permiten a la planta sobrevivir a la sequía, hay que tener en cuenta el coste que el ajuste osmótico supone en cuanto a la productividad se refiere. Un control estomático o la reducción en el área foliar suponen una disminución en productividad y rendimiento, mientras que procesos como el ajuste osmótico deben permitir un aumento de la fotosíntesis de la planta y del crecimiento bajo condiciones de estrés hídrico. Se ha comprobado que el ajuste osmótico no supone un coste particular a la planta por encima del crecimiento normal (LUDLOW Y MUCHOW, 1988 y 1990). Por esta razón y porque el ajuste osmótico es un carácter inducible que se produce sólo cuando el estrés se desarrolla, no hay pérdida del rendimiento potencial en las plantas que poseen este carácter.

Sin embargo, la mayor contribución del ajuste osmótico es a la estabilidad del rendimiento de los cultivos cuando se desarrollan en condiciones limitantes de agua. La variación entre especies en capacidad de ajuste osmótico y su heredabilidad tienen un gran interés potencial en la selección de genotipos tolerantes a la sequía. La capacidad de ajuste osmótico se ha utilizado con éxito en la selección de trigos de secano (MORGAN, 1983), pero se ha cuestionado como carácter favorable en otras especies como algodón (QUISENBERRY Y COL., 1985).

Hay muchos factores que afectan al proceso de ajuste osmótico, como el tipo de órgano y la edad, la velocidad a la que se desarrolla el estrés y el grado de estrés, las condiciones de disponibilidad hídrica en las que el cultivo se desarrolló anteriormente y factores medioambientales, como luz y temperatura (MORGAN, 1984). El grado de ajuste osmótico varía también con las especies (TURNER Y JONES, 1980). Además se ha demostrado la variación intraespecífica en distintos cultivos como el trigo (MORGAN, 1977 y 1983), en sorgo (SANTAMARIA Y COL., 1990), en arroz (CUTLER Y COL., 1980 a y b; TURNER Y COL., 1986), en garbanzo (MORGAN Y COL., 1991), en guisante (RODRÍGUEZ-MARIBONA Y COL., 1992) en girasol (CHIMENTI Y HALL, 1993).

Los datos obtenidos para trigo evidencian que el ajuste osmótico está controlado por un sólo gen, de alta heredabilidad y por tanto fácil de introducir en un programa de mejora (MORGAN, 1991). De ahí la importancia de conocer la variabilidad en cuanto a la capacidad de ajuste osmótico dentro de especies en programas de mejora de cultivos para tolerancia a la sequía.

Según los estudios de MORGAN en 1977, en condiciones controladas, las mayores diferencias intraespecíficas en cuanto a la capacidad de ajuste osmótico se encontraban en trigo, y esas diferencias entre genotipos se mantenían en condiciones de campo (MORGAN, 1983; MORGAN Y CONDON, 1986; MORGAN, 1995). También se han constatado diferencias intraespecíficas en otros cultivos. Así, TANGPREMSRI Y COL. (1991 a) observaron una variación genotípica importante en sorgo asociada con el desarrollo de déficit hídrico en el campo. La importancia de estos resultados radica en la posibilidad de seleccionar a favor de una alta capacidad de ajuste osmótico en líneas avanzadas en programas de mejora de cereales para tolerancia a la sequía.

### ***Relación entre ajuste osmótico y rendimiento***

El interés del ajuste osmótico en la mejora de cereales radica en su relación con el rendimiento de los cultivos y la estabilidad del rendimiento en condiciones desfavorables. Tiene poco interés la selección de líneas con capacidad de ajuste osmótico alta si su rendimiento no es mayor en condiciones de estrés hídrico.

El rendimiento del grano es el producto de distintos procesos de crecimiento y desarrollo que tienen lugar durante todo el ciclo vital de la planta. En gramíneas, estos procesos incluyen el número y tasa de crecimiento de las inflorescencias y el número y tasa de crecimiento de los granos formados. A este proceso positivo se debe añadir el proceso negativo de reducción del número de inflorescencias y del número de granos formados y estos procesos están integrados a su vez con el crecimiento y senescencia de la hoja para formar un sistema de equilibrio entre fuente y sumidero (la espiga) para los asimilados y nutrientes. Todos estos procesos pueden estar afectados por el estrés, y diferencias en el rendimiento asociadas con mayor o menor capacidad de ajuste osmótico pueden atribuirse a diferencias en el desarrollo de estos procesos. El que predomina parece depender de la morfología de la planta y el estado de ontogenia cuando el estrés hídrico tiene lugar.

En condiciones de campo se ha comprobado que las plantas de líneas segregantes de trigo con mayor capacidad de ajuste osmótico en hojas expandidas producen más materia seca y mayor rendimiento del grano en condiciones de déficit hídrico que plantas con una capacidad de ajuste osmótico más baja (MORGAN, 1983; MORGAN Y CONDON, 1986; MORGAN Y COL., 1986). Estas diferencias en el crecimiento y rendimiento desaparecen cuando las plantas están bien hidratadas. Por tanto el grado de aumento del rendimiento asociado con mayor capacidad de ajuste osmótico depende del grado de estrés hídrico.

En otros cultivos como el sorgo también se ha observado la existencia de correlación entre la capacidad de ajuste osmótico y el rendimiento ya que los genotipos con mayor capacidad de ajuste osmótico tenían rendimientos más altos cuando el estrés ocurría antes y después de la antesis, respectivamente, respecto a genotipos cuya capacidad de ajuste osmótico era baja (SANTAMARIA Y COL., 1990 a y b; LUDLOW Y MUCHOW, 1990; TANGPREMSRI Y COL., 1995). Este aumento del rendimiento se debió, en pre-antesis, a un mayor número de granos (19%) y a un

mayor índice de distribución (25%) (cociente entre rendimiento del grano y materia seca producida entre antesis y madurez) lo que proporciona mayor índice de cosecha. Cuando el estrés se produjo en post-antesis, el ajuste osmótico fue igualmente efectivo minimizando la reducción en el rendimiento del grano al faltar el agua. El rendimiento del grano, mayor en las líneas con alta capacidad de ajuste osmótico se debió, en este caso, al mayor número y tamaño del grano que iba asociado con un mayor índice de cosecha y mayor índice de distribución. Estos resultados son comparables a los de MORGAN Y CONDON (1986) para trigo en que los rendimientos mayores se debían a altos índices de cosecha y producción de materia seca.

En invernadero, el tamaño del grano se redujo más por efecto del estrés hídrico en las líneas con alto ajuste osmótico que en las de ajuste osmótico bajo. Esto se debe a que las plantas en invernadero se desarrollan y maduran más rápidamente que en el campo. Por otra parte el periodo de llenado del grano es más corto, lo que puede haber inhibido el efecto positivo del ajuste osmótico sobre la translocación de asimilados al llenado del grano (LUDLOW Y COL., 1990).

En cereales, el estado de zurrón es particularmente sensible al estrés, por lo que la capacidad de ajuste osmótico de las plantas de cereales es especialmente interesante en torno a este estado ya que es cuando el estrés hídrico terminal tiene lugar normalmente.

La relación del ajuste osmótico con el rendimiento se ha puesto de manifiesto en otros cultivos como garbanzo (MORGAN Y COL., 1991); guisante (RODRÍGEZ-MARIBONA Y COL., 1992); girasol (CHIMENTI Y HALL, 1993), y en *Brassica napus* y *B. Juncea* (WRIGHT Y COL., 1996).

Al estudiar la relación del ajuste osmótico con el rendimiento, además de la intensidad del estrés hídrico, es necesario tener en cuenta el estado de desarrollo de la planta cuando se produce el estrés. Así, se ha observado que en los genotipos de trigo con mayor capacidad de ajuste osmótico la reducción del rendimiento por estrés hídrico es menor que en los genotipos con capacidad de ajuste osmótico más baja, siendo más pronunciado el efecto del estrés cuando se aplicaba en floración que si se aplicaba en pre-antesis (MOUSTAFA Y COL., 1996). Es evidente que el ajuste osmótico frena la pérdida de rendimiento en condiciones de estrés y que el efecto beneficioso del ajuste osmótico sobre el rendimiento depende fundamentalmente de tres factores:

- 1- El grado de ajuste osmótico inducido por un grado particular de estrés.
- 2- La sensibilidad al estrés hídrico del estado fenológico en que se encuentra la planta cuando se produce el estrés.
- 3- El modo de acción del ajuste osmótico en el estado fenológico particular en que se produce el estrés.

Los efectos beneficiosos del ajuste osmótico sobre el rendimiento del grano se manifiestan, fundamentalmente, en tres caracteres:

- 1- Producción de gran número de granos (SANTAMARIA Y COL., 1990 a). La mayor producción de granos se debe a la reducción del número de flores que abortan (WRIGHT Y COL., 1983 a).
- 2- Mantenimiento del aporte de asimilados durante el llenado del grano, al reducir la tasa de senescencia de la hoja y mantener la actividad fotosintética de las hojas supervivientes (WRIGHT Y COL., 1995 y 1996).
- 3- Aumento de la translocación de asimilados de pre-antesis al grano durante el llenado del grano (WRIGHT Y COL., 1995).

En cereales, los efectos positivos del ajuste osmótico sobre el rendimiento en materia seca y en grano se desarrollan a través de la respuesta de las hojas y el tallo al estrés hídrico de la hoja más que a través de las respuestas de la raíz al déficit hídrico del suelo. Por tanto, las diferencias en crecimiento y rendimiento del grano resultan de diferencias en el turgor de la hoja (o tallo) que a su vez resulta de diferencias en la respuesta del ajuste osmótico a la bajada del potencial hídrico por una mayor demanda evaporativa (MORGAN, 1995).

### **1.5.2.2 Fotosíntesis**

La capacidad fotosintética de las plantas está determinada principalmente por el área total de la hoja y la actividad de cada unidad de área. Puesto que el CO<sub>2</sub> fijado por la fotosíntesis representa la mayoría de la materia seca acumulada por la planta, algunos de los factores que afectan a la actividad fotosintética de las hojas es probable que afecten también a la materia seca total y, dentro de unos límites amplios, a la producción del grano por el cultivo.

En la mayoría de los cereales, el crecimiento que tiene lugar después de la floración, se ve influenciado por la actividad fotosintética de las hojas existentes y por la translocación de productos fotosintéticos al grano más que por el desarrollo de la hoja (BOYER Y MCPHERSON, 1975). En esta fase, la sequía afecta de forma importante a la capacidad fotosintética del cultivo ya que al mismo tiempo que disminuye la fotosíntesis neta, se produce una disminución en la transpiración, que refleja el cierre de los estomas en respuesta a la desecación de la hoja. La bajada en la transpiración suele ser paralela a la bajada en fotosíntesis, lo que indica que el cierre estomático limita ambos procesos (HSIAO, 1973).

En la actividad fotosintética de las plantas en condiciones de estrés tienen que ver también factores no estomáticos, como se ha comprobado al estudiar la respuesta de hojas de girasol a la desecación incrementando la concentración de CO<sub>2</sub> en el ambiente. Se observó que a pesar de aumentar la disponibilidad de CO<sub>2</sub> por las células dentro de la hoja, la tasa de fotosíntesis no cambiaba en las plantas sometidas a desecación concluyendo que en este caso la fotosíntesis no se vio limitada por cierre de los estomas. Estos resultados ponen de manifiesto que cambios a nivel del cloroplasto podrían explicar los cambios producidos en la actividad fotosintética de las plantas (BOYER, 1971).

Puesto que estos experimentos sugieren la posibilidad de cambios en el cloroplasto durante la desecación, distintos autores han estudiado las modificaciones de la fotosíntesis a nivel del cloroplasto así como los efectos estomáticos (BOYER Y MCPHERSON, 1975). En esta línea están los resultados aportados por HUTMACHER Y KRIEG (1983) en algodón. Estos autores observaron que el aumento de los niveles de CO<sub>2</sub> en exceso no aumentaba de forma importante la tasa fotosintética lo que indicaba que la difusión y disponibilidad de CO<sub>2</sub> no era la limitación principal a la fotosíntesis, sino que los factores no estomáticos ejercían una influencia importante sobre la tasa fotosintética del cultivo. En trigo también se ha observado que la conductancia juega un papel importante en la mayor asimilación de CO<sub>2</sub> en condiciones de hidratación óptimas, pero cuando se produce déficit hídrico, la mayor asimilación de CO<sub>2</sub>, en un trigo resistente a la sequía, está más relacionada con la capacidad fotosintética del mesófilo (JOHNSON Y COL., 1987).

El comportamiento no uniforme entre especies en cuanto a la forma en que las características fotosintéticas son afectadas por el estrés permite que diferentes procesos parciales sean inhibidos en distintas especies y a diferentes niveles de estrés (BUNCE, 1986). Esta

variabilidad hace que la capacidad fotosintética de las plantas sea un carácter de interés en la mejora de los cultivos para tolerancia a la sequía. Este hecho, unido a la importancia de la fotosíntesis en el rendimiento de los cultivos en condiciones desfavorables, han puesto de manifiesto la necesidad de profundizar más en el estudio de los procesos que afectan a la fotosíntesis, tanto a nivel estomático como a nivel bioquímico y que hacen que la eficiencia en el uso del agua en condiciones de estrés sea menor.

Los procesos elementales involucrados en la fotosíntesis que pueden ser alterados por un proceso de estrés hídrico son: la difusión del CO<sub>2</sub> hacia la hoja, que puede ser restringida como resultado de un aumento en la resistencia estomática; la resistencia del mesófilo puede aumentar; los procesos fotoquímicos dentro del cloroplasto, reacciones de carboxilación o incluso fenómenos respiratorios pueden ser modificados (WISE Y COL., 1991; HEITHOLT Y COL., 1991).

Por tanto las diferencias entre genotipos en cuanto a la tasa de fotosíntesis se pueden asociar a diferencias en propiedades estomáticas y caracteres anatómicos, fisiológicos y bioquímicos de las hojas. Así se ha comprobado que la mayor eficiencia en el uso del agua, expresada como tasa de fotosíntesis de la hoja dividido por la conductancia estomática de las hojas, en tomate dependía de diferencias en las propiedades estomáticas, sin embargo en trigo, las diferencias en eficiencia en el uso del agua entre cultivares resultaba de diferencias en la capacidad del mesófilo para utilizar el CO<sub>2</sub> especialmente cuando los valores de conductancia eran bajos (MARTIN Y COL., 1994). Por tanto podemos decir que tanto en condiciones de riego como en condiciones de estrés hídrico, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> puede verse limitada por la conductancia estomática de CO<sub>2</sub> que ayuda a regular la concentración de CO<sub>2</sub> intercelular, y por factores metabólicos dentro de las células del mesófilo.

Por otra parte se ha observado una correlación entre el volumen del protoplasto y la capacidad fotosintética en hojas de trigo de plantas sometidas a estrés hídrico. Los genotipos que mantenían mayor capacidad fotosintética a bajos potenciales hídricos, tenían mayor capacidad de ajuste osmótico (SEN GUPTA Y BERKOWITZ, 1987; GALLARDO Y FERERES, 1989; SANTAKUMARI Y BERKOWITZ, 1990) y ajuste estomático en girasol (MOJAYAD Y PLANCHON, 1994). Sin embargo, no siempre se ha obtenido una correlación positiva entre estos caracteres como se deduce de los resultados obtenidos para genotipos de sorgo donde la conductancia y fotosíntesis no estaban directamente relacionadas con el ajuste osmótico (GIRMA Y KRIEG, 1992 a y b).

El potencial hídrico de la hoja y la edad de las plantas también influyen de forma importante en la respuesta de la actividad fotosintética a la desecación de forma distinta en distintas especies y edades de la misma planta. Esto indica que las plantas son capaces de adaptarse a la disponibilidad de agua de forma que preservan la producción del grano y que pueden movilizar fotosintetizados producidos antes del periodo de llenado del grano y usarlos para llenar el grano (BOYER Y MCPHERSON, 1975). Los estudios de SEROPIAN Y PLANCHON (1984) mostraron, en trigo, que los genotipos más tolerantes a la sequía mantenían la actividad fotosintética más alta al bajar el potencial hídrico de la hoja y la resistencia estomática era menor en estos genotipos.

Ya que la principal fuente de asimilados para el crecimiento del grano es la última hoja, algunos autores han estudiado la actividad fotosintética de la hoja bandera durante el periodo de post-antésis. En 1987 ARAUS Y TAPIA indicaron que la fotosíntesis neta de la hoja bandera descendía lentamente durante las tres semanas después de antesis y a los 24 días la caída fue considerable, indicándose el inicio de la senescencia por una acumulación de carbohidratos no estructurales en la hoja que pudieron inhibir la fotosíntesis neta mediante mecanismos de retroalimentación.

Los estudios sobre fisiología de cultivos realizados en los últimos años han demostrado la relación existente entre los caracteres relacionados con la actividad de las hojas, especialmente el aumento de la actividad fotosintética, y la mejora del rendimiento en cultivos de cereales. Los resultados obtenidos por FISCHER Y COL., (1998) ponen de manifiesto la existencia de una correlación positiva entre el rendimiento y la conductancia estomática y fotosíntesis de la hoja bandera en trigos. En esta misma línea están los resultados obtenidos por otros autores que observaron que en trigo la conductancia estomática y la tasa de fotosíntesis neta estaban asociadas con el rendimiento y la biomasa medidos en distintos estados del desarrollo del cultivo y que existía variabilidad genética para los caracteres fisiológicos estudiados (REYNOLDS Y COL., 2000). En un trabajo posterior se ha demostrado la validez de utilizar los caracteres fisiológicos, especialmente la fotosíntesis de la hoja, como criterios de selección en programas de mejora del rendimiento, ya que contribuyen de forma eficaz a mejorar la estabilidad del rendimiento especialmente cuando las condiciones en que se desarrolla el cultivo no son favorables (GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ Y COL., 2000).

### 1.5.2.3 Clorofilas

El contenido en clorofilas juega un papel importante en las plantas cultivadas ya que está positivamente correlacionado con la fotosíntesis (GUMMULURU Y COL., 1989 b). Por tanto, la reducción en el contenido en clorofilas puede ser considerada como una respuesta de las plantas al estrés (TENGA Y COL., 1989). Esta reducción de la clorofila puede perjudicar el proceso fotosintético conduciendo a una reducción en la fijación de carbono, de ahí la importancia de conocer el contenido en clorofilas de las plantas cuando las condiciones medioambientales no son óptimas.

Otro aspecto muy importante a tener en cuenta al utilizar este carácter como criterio de selección en programas de mejora es que permite utilizar un método de medida no destructivo para la hoja y de bajo coste, utilizando el medidor de clorofila SPAD. El hecho de que el contenido en clorofilas esté relacionado con la actividad fotosintética de las plantas y que se puedan medir sin tener que cortar las hojas, hacen que este método sea de gran interés en programas de mejora para tolerancia a la sequía (YAVADA, 1986; MARQUARD Y TIPTON, 1987; TENGA Y ORMOROD, 1990; FISCHER Y COL., 1998).

En los últimos años se ha obtenido una relación más directa entre el contenido en clorofilas de las hojas y el rendimiento en grano, al comprobar que la tasa de fotosíntesis neta está estrechamente asociada con la pérdida de clorofila durante el periodo de llenado del grano en cereales. Además se ha observado la existencia de una asociación genética entre el contenido en clorofila y el rendimiento (REYNOLDS Y COL., 2000; GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ Y COL., 2000). Esto explica la importancia creciente que va adquiriendo este carácter en la mejora de los cultivos de cereales de invierno.

En los caracteres que hemos estudiado hasta ahora existe un control estomático de la pérdida de agua especialmente en condiciones de estrés. Sin embargo hay otros caracteres como la transpiración residual y la presencia de ceras epicuticulares en las hojas que contribuyen al aplazamiento de la deshidratación mediante un control no estomático de la pérdida de agua que incluye la resistencia no estomática a la transpiración y la reducción de la radiación neta por características de la planta que afectan al albedo del cultivo.

### 1.5.2.4 Transpiración residual

La transpiración residual definida como la pérdida de agua de la superficie de las plantas a mínima apertura estomática, explica una proporción sustancial de la transpiración total durante periodos de estrés hídrico y durante la noche. Su reducción por selección genética se ha considerado en cereales como un objetivo deseable en ambientes en que el agua es un factor limitante para el desarrollo del cultivo.

La retención de agua en hojas cortadas se ha utilizado como un método de prospección para resistencia a sequía con resultados variables. Con este método, hojas cortadas y totalmente turgentes se dejan deshidratar en un medio standard y se calcula la pérdida de agua por unidad de superficie y de tiempo. Para la mayoría de las plantas, cuando sus hojas cortadas son sometidas a un proceso de deshidratación, experimentan un cierre brusco de los estomas que se completa entre uno y diez minutos después de la excisión. Después de este periodo el proceso de deshidratación es lento y está influenciado por la resistencia cuticular. Es en esta fase donde se estima la transpiración residual.

La retención de agua por la hoja se ha utilizado como un indicador potencial para seleccionar genotipos por su capacidad de aplazar la deshidratación. Una asociación entre una mayor capacidad de retención de agua por la hoja y mejores rendimientos en condiciones de estrés se ha encontrado en algunos casos pero no en otros. Tal asociación no puede esperarse en todos y cada uno de los casos estudiados ya que existen numerosos factores adicionales que pueden controlar el rendimiento bajo estrés.

En 1975 DEDIO observó en trigo que la retención de agua era un carácter con un control genético relativamente simple y de carácter dominante. Esto significa que la tasa de pérdida de agua de hojas cortadas, que es una medida de la transpiración cuticular, puede utilizarse como una técnica de prospección para identificar genotipos de cereales que se desarrollen bien en ambientes con estrés hídrico.

El método ha sido ampliamente aceptado, y actualmente es muy útil como un componente de un índice de selección integrado más que como un criterio de selección único. Así, se ha comprobado que la capacidad de retención de agua de hojas cortadas de cereales era un método prometedor para medir la resistencia a sequía ya que se encontró una correlación positiva entre rendimiento en grano y retención de agua en la hoja bandera de distintos genotipos de trigo (CLARKE Y MCCAIG, 1982 a y b). Posteriormente CLARKE Y TOWNLEY-SMITH (1986) estudiaron la heredabilidad de este carácter y su relación con el rendimiento observando que en ambientes que apenas sufrían estrés la relación con el rendimiento era negativa, mientras que cuando el estrés era severo, la capacidad de retención de agua estaba positivamente relacionada con el rendimiento y en algunos casos el carácter se heredaba.

Con el fin de utilizar esta técnica en la selección de genotipos mejor adaptados a ambientes de estrés, MCCAIG Y ROMAGOSA (1989) pusieron a punto un método para medir la tasa de pérdida de agua en hojas cortadas y comprobaron que existían mayores diferencias cuando las medidas se hacían antes de la emergencia de la espiga y que las unidades referidas al peso seco eran más fiables que las referidas a la superficie de las hojas en este tipo de medidas.

Además de que la tasa de transpiración residual baja contribuye a aumentar el rendimiento en sequía, hay otro aspecto interesante a tener en cuenta y es que no supone un coste de carbono metabólico en condiciones de precipitación favorables. La tasa de transpiración residual está relacionada con otros caracteres que son comunes en las plantas que se desarrollan en ambientes en que la disponibilidad de agua por el cultivo es escasa. Entre estos caracteres cabe destacar la presencia de pilosidad y ceras epicuticulares en la superficie de las hojas, frecuencia estomática, área y edad de la hoja o altura de la planta (CLARKE Y RICHARDS, 1988; CLARKE Y COL., 1989; HALEY Y COL, 1993). Esta relación aumenta el interés de este carácter en la selección de genotipos tolerantes a la sequía.

La cantidad de ceras epicuticulares en las hojas afecta a la transpiración residual, siendo ésta mayor en los genotipos en que la cantidad de ceras presentes en las hojas es baja y no presentan el color verde azulado indicativo de su presencia.

Otros caracteres que están relacionados con la transpiración residual son el enrollamiento y el grosor de la hoja (TISCHLER Y VOIGT, 1990). La variación ha sido estudiada principalmente

en plantas cultivadas, con hojas anfiestomáticas y algunas de las variaciones pueden ser causadas por cierre estomático incompleto o por diferencias en el desarrollo de alguno de los caracteres mencionados anteriormente (BOYER, 1996). La contribución exacta de cada uno es difícil de evaluar por lo que estos resultados ponen de manifiesto la conveniencia de utilizar este método como un índice de selección integrado.

### **1.5.2.5 Ceras epicuticulares**

La presencia de ceras en la superficie de las hojas desempeña un doble papel. Por una parte reducen la conductancia cuticular al vapor de agua y por otra protegen la superficie de la hoja de la radiación ultravioleta.

Mientras la transpiración cuticular se estima normalmente cuando los estomas están cerrados, las ceras epicuticulares afectan también a la transpiración cuando los estomas están abiertos. En términos prácticos, el efecto cuantitativo de las ceras sobre la transpiración cuticular es limitado y específico para cada tipo de planta. Por otra parte, el aumento en ceras epicuticulares depositadas más allá de un umbral puede no reducir la transpiración como se ha visto que ocurría en sorgo (JORDAN Y COL., 1984)

Muchas plantas cultivadas poseen caracteres no estomáticos que les permiten colaborar en el control de la pérdida de agua por las hojas, al reducir la radiación neta absorbida por las plantas. Se trata de caracteres que afectan a la capacidad de los cultivos para reflejar la luz. Estos no son despreciables en los cultivos que se desarrollan en condiciones de sequía, ya que después de los estomas, la superficie de la cutícula es el lugar más importante por el que se pierde agua por transpiración. La permeabilidad hidráulica de la cutícula está determinada totalmente tanto por las ceras embebidas en la matriz de la cutícula como por las ceras depositadas sobre ella. Las ceras epicuticulares se depositan de distintas formas y con estructuras diferentes, la mayoría de las veces en función de su composición.

Así se ha observado que las ceras cuticulares de plántulas de pepino y hojas de haba aparecen como una capa fina y homogénea mientras que en hojas de cebada presentan una estructura cristalina. La cantidad de ceras encontrada en cebada era cinco veces superior a la de

pepino y haba, siendo los alcoholes primarios los componentes principales de las ceras de cebada, los alcoholes primarios y monoésteres en habas y los alcanos en cotiledones de pepino. La irradiación con niveles de UV-B mejorada causó un aumento de las ceras totales en torno a un 25% en todas las especies investigadas. La mayoría de las ceras epicuticulares no absorben en longitudes de onda del visible y UV próximo (incluyendo UV-B), pero la disposición estructural de las ceras puede mejorar la reflectancia y dispersión de la luz. La reflectancia de las hojas de las que se han eliminado las ceras mecánicamente fue mucho menor que la de las hojas con deposición normal de ceras (STEINMÜLLER Y TEVINE, 1985).

La forma y ángulo de depósito puede afectar a las propiedades espectrales de la hoja. Así, por ejemplo, el aspecto brillante de las hojas de algunos genotipos de trigo, se debe a las propiedades estructurales de las ceras depositadas. El aumento del tono verde-azulado se produce por un aumento en la reflectancia en hojas de cereales dentro del rango del espectro comprendido entre 400 y 700 nm. Este aumento de la reflectancia puede reducir la radiación neta y la temperatura de la hoja en genotipos con mayor cantidad de ceras. Al mantener la temperatura de la hoja más baja se retrasa la senescencia de la hoja. El resultado final es que en condiciones de estrés hídrico, la presencia de ceras en las hojas mejora el rendimiento del cultivo ya que minimizan la transpiración cuticular y juegan un importante papel como barreras a la difusión del agua y contaminantes ambientales. Se ha observado que los coeficientes de difusión del agua aumentan hasta 500 veces después de extraer las ceras cuticulares.

El ambiente afecta de forma importante a la densidad de ceras epicuticulares de las hojas de cereales. Las condiciones que implican estrés hídrico, altas temperaturas y alta radiación así como la contaminación del aire, aumentan su densidad, por lo que el potencial total de un genotipo para la deposición de ceras se evalúa mejor en condiciones de estrés. Por otra parte, la cantidad, composición y disposición estructural de las ceras epicuticulares varía ampliamente entre especies y depende también de la edad de la hoja. (STEINMÜLLER Y TEVINE, 1985).

Las ceras epicuticulares que dan un color verde azulado a las hojas que las poseen, se han asociado con tolerancia a la sequía en cultivos de cereales como el trigo y la cebada (NIZAN UDDIN Y MARSHALL, 1988; CLARKE Y COL., 1994). Los estudios realizados en este sentido demuestran que los genotipos con mayor cantidad de ceras son los que mejor se desarrollan en

ambientes secos. Por tanto se puede considerar que las ceras están asociadas con la adaptación de los cultivares a condiciones de sequía.

También se ha estudiado el efecto de la presencia de ceras en especies forrajeras y se ha visto que favorecen las relaciones hídricas, pero no necesariamente afecta al rendimiento. JEFFERSON Y COL. (1989) y JEFFERSON (1994) han estudiado el efecto de las ceras en distintas gramíneas forrajeras en ambientes con limitaciones de agua. La presencia de ceras aumenta la reflexión de la radiación, disminuye la temperatura de la cubierta y aumenta el potencial hídrico respecto a las plantas sin ceras, pero el rendimiento en forraje no se vio mejorado claramente.

La altura de la planta se ha utilizado mucho en programas de mejora, con destacadas implicaciones de la reducción de la talla en la mejora del rendimiento. Genotipos enanos o semienanos son la base de algunos de los más notables logros en la mejora genética del rendimiento en gran número de cultivos. Sin embargo estudios realizados en trigo para ver el efecto de la altura de los genotipos sobre el rendimiento en distintos ambientes evidencian que el efecto genético del enanismo sobre la producción de las plantas bajo estrés era diferente según la base genética de los materiales estudiados y además, el rendimiento en condiciones de estrés estaba afectado por el rendimiento potencial de los genotipos enanos. Los genes que controlan la altura de la planta no afectan al crecimiento de la raíz ni a la extracción de agua del suelo. Del mismo modo se ha observado que la altura no influía en el estado hídrico de la hoja. No se ha identificado un efecto neto del enanismo sobre la respuesta de la planta al estrés hídrico (BLUM, 1988). La altura de la planta como tal no parece tener efectos importantes en cuanto a la resistencia a la sequía. En programas de mejora, la altura de las plantas en respuesta a la sequía debe considerarse mas bien en función de otros parámetros como el índice de cosecha o resistencia al encamado.

### **1.5.3 TOLERANCIA A LA DESHIDRATACIÓN**

Cuando los tejidos no están protegidos de la deshidratación por mecanismos de aplazamiento, a los que también se conoce como de evitación, las células pierden turgor y se deshidratan. Cuando esto ocurre, varios procesos fisicoquímicos básicos ocurren a nivel celular:

- 1- Reducción en la actividad química del agua

- 2- Concentración de solutos y macromoléculas
- 3- Eliminación del agua de hidratación de las macromoléculas
- 4- Alteraciones en las membranas celulares

Las membranas celulares son imprescindibles para mantener las actividades metabólicas de la célula. La deshidratación celular causa importantes desórdenes en su estructura, por lo que el mantenimiento de la integridad y función de las membranas bajo un nivel de estrés por deshidratación determinado puede tomarse como una medida de tolerancia, siempre que todas las plantas estén sujetas al mismo tipo de estrés.

#### **1.5.3.1 Estabilidad de las membranas celulares**

La deshidratación celular afecta, además de a la estructura, a la composición y funciones de la membrana, por lo que la estabilidad de la membrana celular desempeña un papel crítico en condiciones de estrés, siendo uno de los principales componentes de la tolerancia a la sequía (BEWLEY, 1979). La pérdida de la estructura inicial permite la difusión de solutos fuera de la célula. Las sustancias liberadas incluyen varios electrolitos, aminoácidos, azúcares, ácidos orgánicos, hormonas, fenoles y materiales fluorescentes (BLUM, 1988). Esta liberación de solutos posibilita la medida del daño producido por el estrés sobre las células de la planta que lo sufre.

Las plantas pueden estar sometidas a distintos estreses de tipo ambiental como sequía, temperaturas extremas, salinidad. Todos estos estreses tienen en común que causan una disminución del potencial hídrico de las células. Puesto que las membranas celulares son el lugar principal de susceptibilidad al estrés ambiental, es lógico pensar que el déficit hídrico afecta a las membranas celulares (HINCHA Y COL., 1987). Aunque la naturaleza y el papel de las lesiones de la membrana inducidas por el estrés hídrico no están del todo claras, si se ha observado que distintos genotipos pueden diferir en cuanto a la estabilidad de las membranas celulares en condiciones de estrés hídrico (BLUM, 1988). Por ello en los últimos años, uno de los aspectos de la tolerancia a la sequía que ha suscitado mayor interés ha sido la estabilidad de la membrana celular cuando las plantas están sometidas a estrés hídrico o temperaturas elevadas. La posibilidad de medir dicha estabilidad mediante la cuantificación de los solutos liberados al dañar

las membranas celulares por efecto del estrés, ha llevado a distintos investigadores a desarrollar métodos indirectos para medir la tolerancia al estrés que sean útiles en programas de mejora.

En esta línea están los trabajos realizados por SULLIVAN en 1972 y 1979 al describir un método para evaluar la tolerancia a altas temperaturas en términos de termoestabilidad, utilizando discos de hoja. Esta técnica se basa en que al dañar el tejido de la hoja por exposición a altas temperaturas, la permeabilidad de la membrana celular aumenta y los electrolitos difunden fuera de las células. Si el tejido se mantiene en agua desionizada durante un tiempo determinado después de la aplicación del estrés, la cantidad de electrolitos liberados puede ser evaluada por medidas de conductancia eléctrica. La sencillez de la técnica unido a la existencia de una variabilidad genética importante entre poblaciones así como su heredabilidad (MARTINEAU Y COL., 1979 a y b), hacen que este carácter pueda ser utilizado como criterio de selección en programas de mejora.

También se han utilizado las medidas de estabilidad de membrana en cereales como un test de tolerancia a la sequía. Para estudiar la tolerancia a la sequía en condiciones controladas se ha utilizado polietilén glicol-6000 (PEG-6000) o manitol como agente desecante a distintas concentraciones (BLUM Y EBERCON, 1981). La tolerancia a la sequía, en términos de estabilidad de membrana, era mayor en los tejidos de hoja más jóvenes que en los más viejos puesto que después de someter las plantas a estrés hídrico, la tolerancia a la sequía era mayor que si las plantas estaban bien hidratadas. Esto indica la existencia de un ajuste de la estabilidad de la membrana celular al estrés hídrico.

La eficacia del test del polietilén glicol para medir la estabilidad de la membrana celular, así como su interés en la selección de genotipos tolerantes a sequía, ha sido comprobada para distintos cultivos de cereales (PREMACHANDRA Y SHIMADA, 1987 y 1988). Posteriormente se ha estudiado la herencia poligénica de este carácter, así como la posible influencia de potencial osmótico del tejido de la hoja en la estabilidad de la membrana celular (PREMACHANDRA Y COL., 1989).

La relación de la estabilidad de membrana con el rendimiento se ha estudiado en distintos cultivos, mostrando la eficacia del test de termoestabilidad de membrana para cuantificar la resistencia al calor en ensayos de campo (SHANAHAN Y COL., 1990; AMIN Y THOMAS, 1996;

ISMAIL y HALL, 1999). Por tanto, la medida de la termoestabilidad de la membrana celular como un método indirecto de medir la tolerancia al calor en el estado de reproducción del cultivo se puede utilizar con éxito en condiciones de campo.

### **1.5.3.2 Crecimiento en plántula**

El crecimiento de plántulas en condiciones de estrés se ha considerado como una medida de tolerancia al estrés en cultivos de cereales. Puesto que el trabajo con plántulas permite la reducción de espacio y tiempo muy importante, sería de gran interés para la mejora de cereales, disponer de un método sencillo y rápido que nos permitiera identificar las plantas con ajuste osmótico en las primeras fases del crecimiento del cultivo. En esta línea se desarrollaron los trabajos realizados por MORGAN en 1988, mostrando que la segregación de distintos genotipos de trigo para ajuste osmótico en hoja bandera, al final del ciclo del cultivo, y el crecimiento de tallos y raíces en plántulas eran similares. Por tanto, la respuesta de la longitud de coleótilos al estrés hídrico se puede utilizar en programas de mejora para identificar diferencias en la capacidad de ajuste osmótico, al menos entre genotipos de trigo.

La respuesta del crecimiento al déficit hídrico implica evitación y tolerancia a la deshidratación. Dando suficiente tiempo, las plantas sujetas a estrés hídrico pueden evitar la deshidratación mediante el ajuste osmótico. Así, el papel relativo de la evitación y tolerancia en el mantenimiento del crecimiento bajo estrés son inseparables en tests simples (BLUM, 1988) y la extensión del valor de predicción de estos tests más allá del estado de plántula depende de las especies y del tipo de estrés hídrico aplicado.

### **1.5.3.3 Translocación de asimilados al grano**

Los productos de la fotosíntesis pueden acumularse temporalmente en los tejidos vegetativos en forma de distintos azúcares y servir más tarde como fuente de carbón para el grano. La removilización desde el tallo tiene lugar durante el periodo de llenado del grano, coincidiendo con un descenso de la fotosíntesis neta, lo que sugiere que con la movilización se trata de cubrir la diferencia de suministro de fotoasimilados. Además, durante el llenado del grano, los tejidos vegetativos van entrando en senescencia y los componentes celulares pueden

ser degradados y convertidos en moléculas sencillas (carbohidratos solubles no estructurales, aminoácidos, elementos minerales) que pueden ser utilizados para llenar el grano.

Aunque la fotosíntesis es importante para la producción del grano en cultivos de cereales, el transporte de los productos fotoasimilados es también esencial para conseguir ese grano. En maíz, por ejemplo, se ha comprobado que en torno a la mitad de la materia seca acumulada por el tallo es finalmente trasladada al grano. Por tanto, cualquier inhibición de este proceso implicará una reducción en el rendimiento final del cultivo. Cuando hay sequía, se produce una disminución del transporte de los fotoasimilados producidos al grano en desarrollo. Esta reducción en la tasa de translocación puede deberse a una reducción en la cantidad de fotoasimilados disponibles o a una inhibición del proceso de translocación (BOYER Y MCPHERSON, 1975).

En condiciones óptimas, las reservas vegetativas colaboran sólo con un pequeño porcentaje a las reservas del grano, que son aportadas en su mayoría por la fotosíntesis realizada en el momento. Sin embargo, cuando aparecen condiciones que inhiben la fotosíntesis, la importancia de las reservas vegetativas es mayor. La removilización de estas reservas es uno de los procesos que proporcionan más tolerancia al estrés a las plantas que disponen de este mecanismo, ya que la translocación de asimilados puede continuar a niveles de déficit hídrico suficientes para inhibir la fotosíntesis. Esto permite que durante el periodo de llenado del grano, los granos sigan creciendo a la misma tasa a pesar del aumento del estrés hídrico, hasta que el contenido de agua del suelo llega al punto de marchitez permanente.

La contribución de las reservas del tallo y las hojas al crecimiento del grano entre la antesis y la maduración, cuando el déficit hídrico se desarrolla durante el periodo de llenado del grano, ha sido muy estudiada, ya que en torno a la antesis se produce la mayor cantidad de materia seca y la estima de pérdida de peso seco se hace normalmente entre antesis y maduración. En trigo se ha observado que la translocación tiene lugar cuando el grano se convierte en un sumidero para los materiales asimilados, lo que ocurre durante la fase lineal de crecimiento del grano y cuando el tallo y las hojas pierden peso. Se ha observado que la translocación aportaba el 18% y el 23% del rendimiento final para el tratamiento de referencia y para el tratamiento con sequía durante el llenado del grano respectivamente, lo que indica un aumento de la translocación debido al estrés hídrico (MOGENSEN, 1985). Por tanto, las reservas del tallo pueden ser

consideradas como una fuente importante para llenar el grano en plantas afectadas por el estrés durante el periodo de llenado del grano. La movilización de reservas del tallo hacia el grano en crecimiento se puede ver por la reducción apreciable en el peso seco del tallo después de la antesis. Existe una correlación positiva significativa entre la tasa de materia seca perdida por el tallo después de la antesis y la capacidad de producción de grano en condiciones de estrés hídrico en distintos materiales de cereales. Puesto que la cantidad de reservas almacenadas en antesis puede tener una relación importante con el llenado del grano cuando se produce el estrés en post-antesis, un crecimiento vigoroso y tasas de fotosíntesis alta antes de antesis pueden considerarse como un factor que contribuye al mecanismo de tolerancia a la deshidratación (BLUM, 1988).

En muchas plantas los asimilados están disponibles para el crecimiento del fruto o la semilla de los órganos fotosintéticos más próximos. El caso más investigado es la inflorescencia de los cereales. La inflorescencia verde tiene la capacidad de fotosíntesis. Estimaciones sobre la contribución relativa de la fotosíntesis de la espiga al llenado del grano en trigo y cebada variaba entre 13 y 76%. Está claro que la espiga asume un papel relativamente mayor que la hoja bandera en aportar asimilados al grano cuando hay estrés. La mayor habilidad de la espiga sobre la hoja para aportar asimilados al grano en condiciones de estrés hídrico depende en parte de la mayor disponibilidad de los asimilados de la espiga que de la hoja y de las relaciones hídricas de la espiga. Las diferencias genéticas en la contribución absoluta de la fotosíntesis de la espiga depende mucho del área fotosintética total de la espiga, jugando un papel importante el desarrollo de las barbas o aristas. Así, la presencia de gran cantidad de barbas es un carácter adaptativo a condiciones de sequía en los cultivos de cereales. En casos extremos, como cebadas de seis carreras o trigos duros, el área de la espiga puede superar a la de la hoja bandera.

Los estudios sobre transferencia de asimilados al grano han mostrado que muchas de las sustancias de reserva almacenadas en el mismo son producto de la fotosíntesis en la parte superior de la planta. Gran parte de los asimilados acumulados en los granos proceden de la espiga, aristas, limbos y vainas foliares de las hojas superiores y de los entrenudos superiores del tallo (ZIEGLER-JÖNS, 1989). Se ha comprobado que, especialmente en condiciones de déficit hídrico, la tasa de fotosíntesis neta de trigos sin barbas era significativamente más baja que la tasa de los trigos con barbas durante el periodo de llenado del grano. Sin embargo no se han detectado diferencias importantes en la eficiencia en el uso del agua sobre la base de biomasa total o peso del grano para líneas isogénicas de trigo con y sin barbas (WEYHRICH Y COL., 1995).

Como resumen podemos decir que el crecimiento del grano se produce, principalmente, gracias a los fotoasimilados producidos por la actividad fotosintética de la hoja bandera y la inflorescencia y por la translocación de fotoasimilados almacenados en el tallo. La materia seca acumulada en las plantas de cereales antes de antesis es de particular importancia en climas de tipo Mediterráneo, puesto que el llenado del grano tiene lugar en condiciones de estrés hídrico y térmico que limitan la actividad fotosintética de las plantas. Consecuentemente, el rendimiento del grano depende en gran medida de la translocación de asimilados en pre-antesis al grano (AUSTIN Y COL., 1980; ROYO Y COL., 1999; CRUZ-AGUADO Y COL., 2000), influyendo en la movilización de carbohidratos el balance entre la fuente de asimilados, el tallo, y el sumidero, la espiga.

## *2. OBJETIVOS*



Teniendo en cuenta que en nuestras condiciones climatológicas las lluvias son escasas al final del ciclo del cultivo de la cebada, el agua es el principal factor limitante para su completo desarrollo y producción. Por ello nos planteamos, en primer lugar, estudiar los caracteres fenológicos y agronómicos de distintos genotipos de cebada en condiciones controladas de riego y sometidos a estrés hídrico terminal, con el fin de ver su implicación en la tolerancia al estrés hídrico de los materiales estudiados.

Para aumentar la eficacia de la selección de genotipos tolerantes a la sequía es necesario conocer los mecanismos fisiológicos que poseen las plantas y que les permiten adaptarse a condiciones desfavorables. El conocimiento de estos mecanismos hace que se puedan utilizar como criterios de selección en programas de mejora de cebada. El siguiente objetivo, por tanto, será estudiar los caracteres morfológicos y fisiológicos relacionados con la tolerancia a la sequía propia del final del ciclo del cultivo de cebada.

Puesto que la existencia de variabilidad es imprescindible para que un carácter pueda ser utilizado como criterio de selección en programas de mejora para tolerancia a la sequía, nos interesará comprobar la variabilidad de los caracteres mencionados anteriormente entre los genotipos objeto de estudio.

El rendimiento en grano es el objetivo prioritario de los programas de mejora de cebada tolerante a la sequía y los caracteres que se utilicen como criterios de selección deberán contribuir a mejorar el rendimiento y su estabilidad en condiciones de déficit hídrico. En este sentido se pretende conocer si los caracteres considerados (fenológicos, agronómicos, morfológicos y fisiológicos) están relacionados con el rendimiento final del cultivo.

### *3. MATERIAL Y MÉTODOS*



### **3.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN REFUGIO ANTILLUVIA**

Los ensayos se llevaron a cabo en la estación experimental de EL ENCIN, del Instituto Madrileño de Investigación Agraria y Alimentaria (IMIA), situado en Alcalá de Henares (Madrid), a una latitud de 40° 32' N, longitud 3°19' O y altitud de 600 m.

Los ensayos se realizaron en un refugio anti-lluvia que consistía en un invernadero al que se le habían retirado de sus paredes laterales los paneles de vidrio a partir de los 40 cm del suelo y que tenía la parte central del techo abatible para facilitar la aireación a lo largo del ciclo del cultivo, de modo que las condiciones de temperatura y radiación en el interior del refugio fueran similares a las condiciones de campo.

Las labores en el interior del refugio se dieron con un cultivador. Antes de la siembra se aplicó un compuesto fertilizante (10 N: 4 P: 8 K) a una densidad de 20 g m<sup>-2</sup>. La siembra se realizó la segunda quincena de noviembre todos los años, excepto el año 1991 que se sembró el 4 de diciembre. La siembra se hizo siempre manualmente.

El suelo en el que está situado el refugio es de tipo Xerocept Fluvéntico, orden Inceptisol y de textura franco arenosa (El Encin Suelo y Clima, 1977). Todos los años se tomaron medidas de temperatura y humedad. En la Figura 3.1 (a y b) y en la Figura 3.2 (a y b) se presentan los datos de temperatura y humedad durante el ciclo del cultivo. Estos datos se registraron diariamente en un termohigrógrafo, situado en el interior del refugio, desde la siembra hasta la maduración del cultivo. Cada punto representa la media de temperatura y humedad relativa de 10 días.

El refugio se dividió en dos zonas de cultivo separadas por un pasillo central de 1,5 m de ancho. Una de las zonas se mantuvo a capacidad de campo durante todo el ciclo del cultivo y se consideró como tratamiento control. Al cultivo de la otra zona del refugio se le suprimió el riego cuando las plantas alcanzaron el estado 41 de la escala de Zadoks (ZADOKS Y COL., 1974) (Figura 3.3) y se considera como tratamiento de estrés hídrico. Para nuestros materiales este estado se muestra en la Figura 3.4 D. Tanto en el control como en el tratamiento se dispusieron cuatro

bloques estando en cada uno de ellos las parcelas correspondientes a los genotipo distribuidos al azar. Las parcelas elementales fueron de 1,62 m<sup>2</sup>.

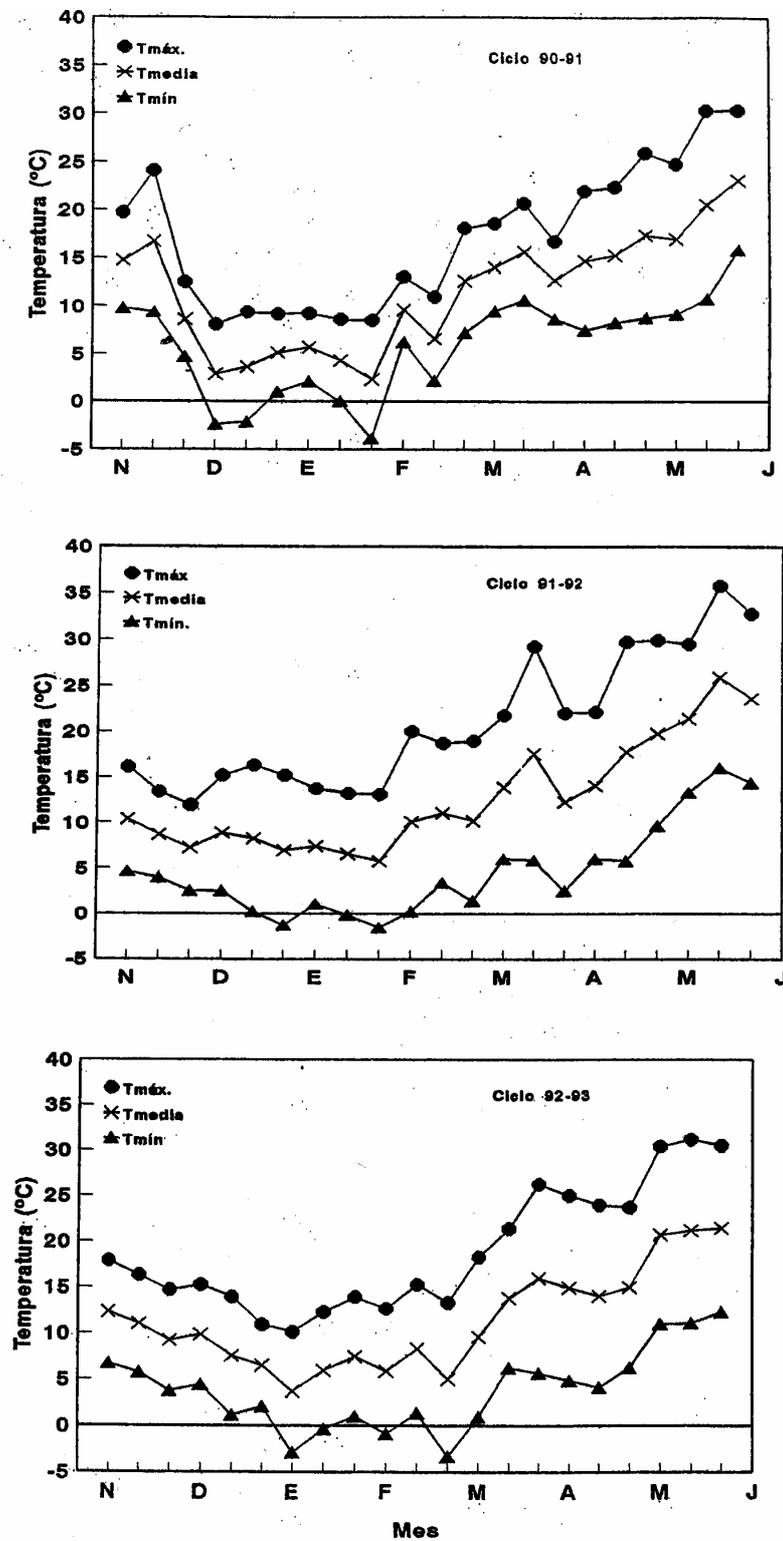


Figura 3.1 a.- Evolución de la temperatura máxima (Tmáx), media (Tmedia) y mínima (Tmín) en el refugio anti-lluvia durante los ciclos 1990-91 a 1992-93.

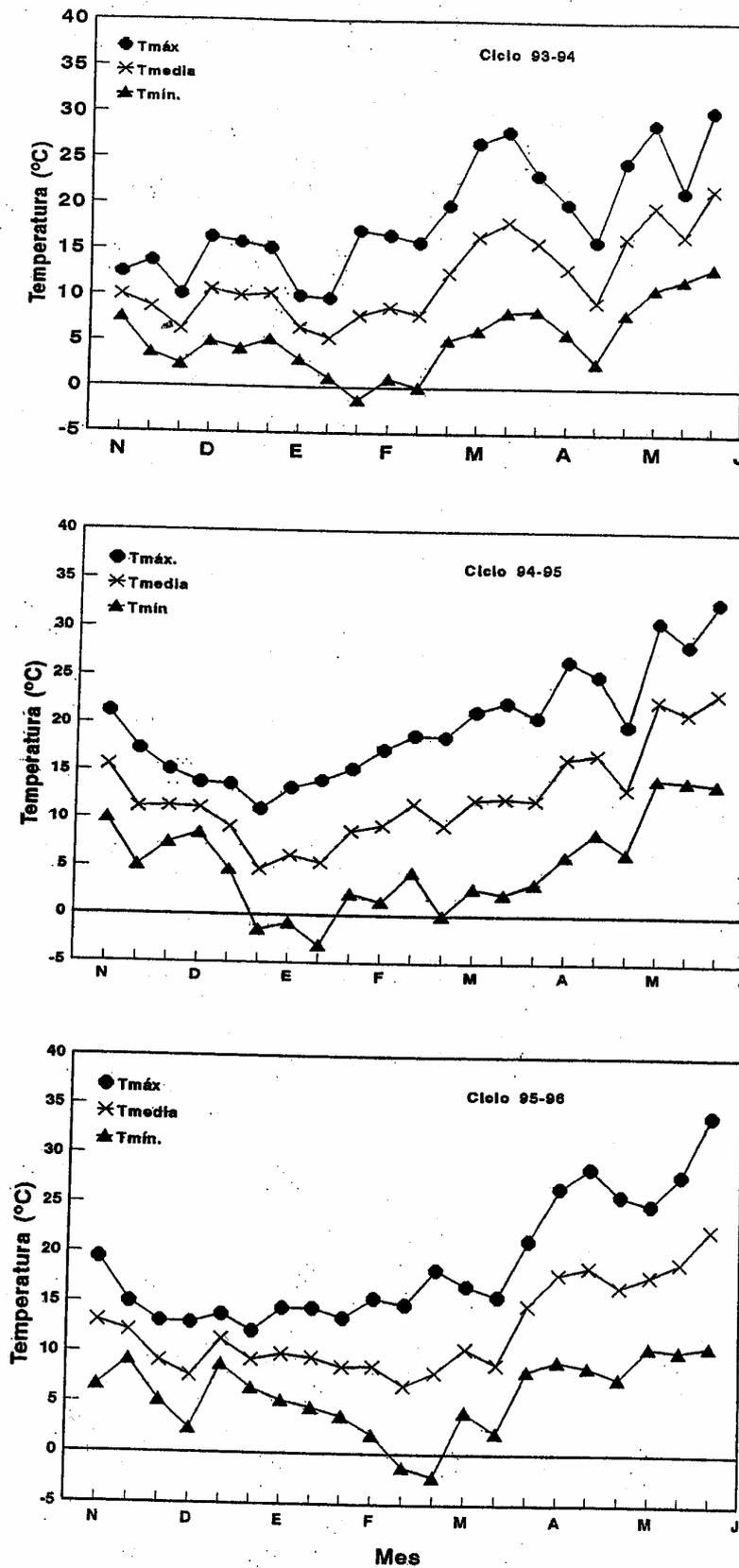


Figura 3.1 b.- Evolución de la temperatura máxima (Tmáx), media (Tmedia) y mínima (Tmín) en el refugio anti-lluvia durante los ciclos 1993-94 a 1995-96.

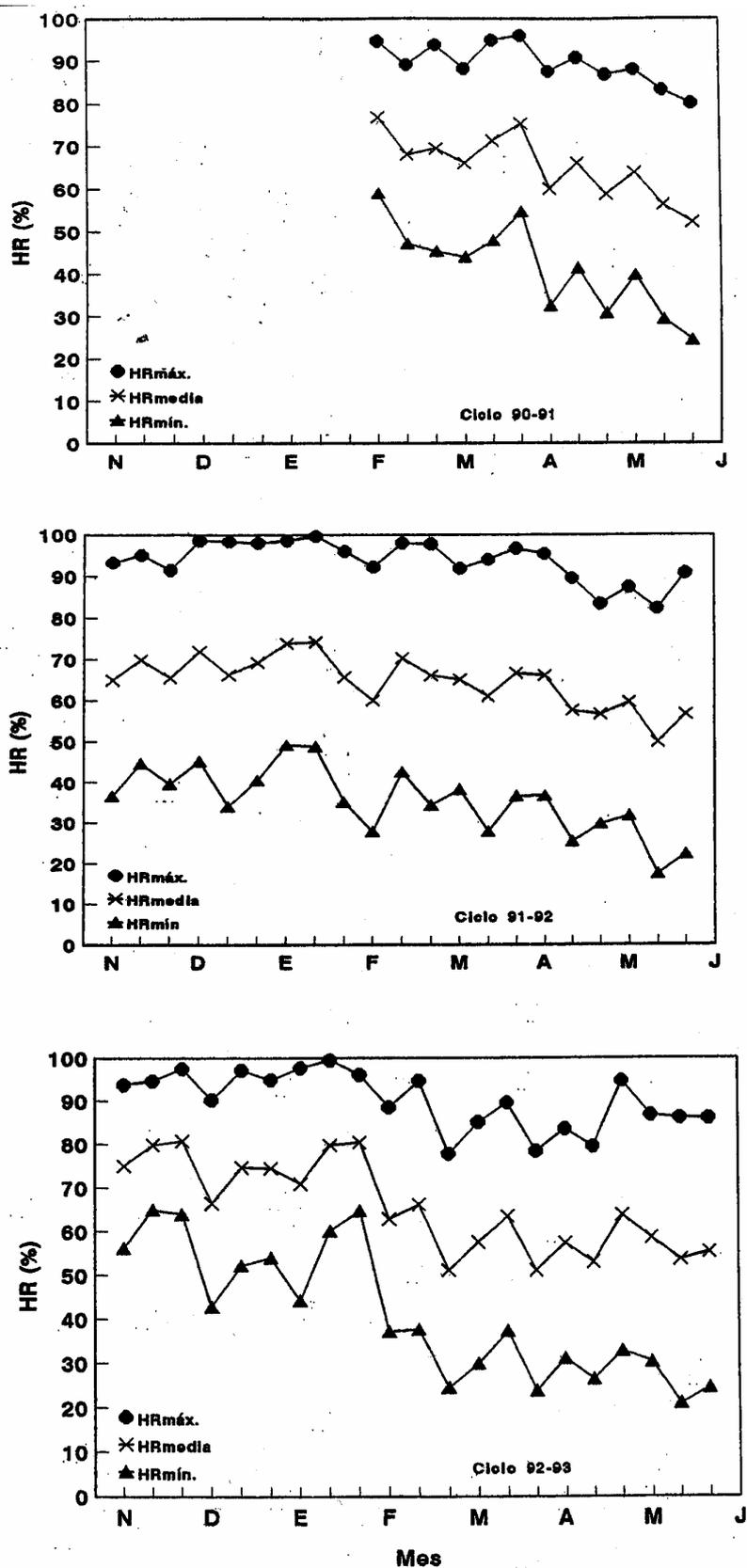


Figura 3.2 a.- Evolución de la humedad relativa máxima (HRmáx), media (HRmedia) y mínima (HRmín) en el refugio anti-lluvia durante los ciclos 1990-91 a 1992-93.

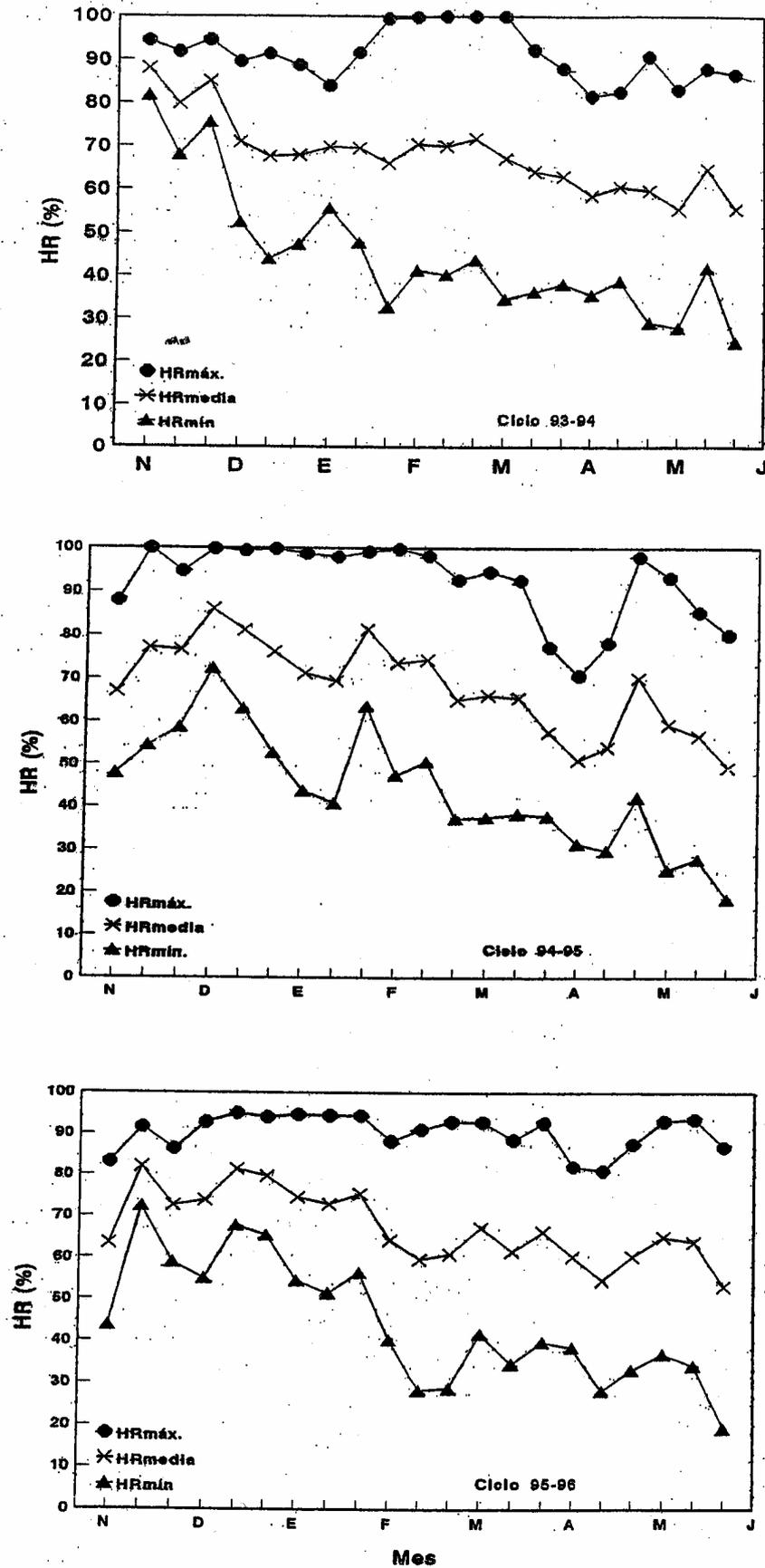


Figura 3.2 b.- Evolución de la humedad relativa máxima (HRmáx), media (HRmedia) y mínima (HRmín) en el refugio anti-lluvia durante los ciclos 1993-94 a 1995-96.

En las Figuras 3.4 A y C se pueden ver las características del refugio anti-lluvia y la distribución de las parcelas.

Cuando las plantas alcanzaron el estado 12 de la escala de Zadoks se marcó el metro cuadrado central de cada micro-parcela (Figura 3.4 B), para que cuando se alcanzase la madurez, poder calcular el rendimiento, componentes del rendimiento e índice de cosecha. En el interior del metro cuadrado marcado se dejaron 100 plantas. Los años 1991 y 1992 se utilizaron ocho genotipos de cebada en los ensayos. Los años 1993, 1994, 1995 y 1996 se utilizaron 12 genotipos.

### **3.2 MATERIAL VEGETAL**

Como material vegetal se han utilizado variedades comerciales, que resultan de interés por sus buenas características agronómicas o su capacidad de adaptación cuando se dan condiciones de estreses abióticos, y líneas de mejora de cebada procedentes de CIMMYT (Centro Internacional de Mejora de Maíz y Trigo, Texcoco, Méjico) e ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, Aleppo, Siria). Los nombres y las características de los genotipos utilizados en este trabajo se muestran en la Tabla 3. 1.

### **3.3 CARACTERES FENOLOGICOS Y ALTURA DE LAS PLANTAS**

Para estimar el valor “Días para la Emergencia de la Espiga” (DEE) y “Días para la Madurez” (DM), se contaron los días transcurridos entre la fecha de siembra y la fecha de emergencia y madurez del 50% de las espigas (estados 55 y 92 respectivamente de la escala de Zadoks, (Figura 3.3). Para nuestros materiales estos estados se muestran en las Figuras 3.4 E y F. El periodo de llenado del grano se obtuvo de la diferencia entre los días empleados en alcanzar la madurez y los días empleados en alcanzar la emergencia de la espiga (DM – DEE).

La altura se obtuvo midiendo las plantas del centro de las parcelas desde el suelo hasta el final de la espiga en cada micro-parcela cuando las plantas alcanzaron el estado de madurez (Figura 3.4 F).

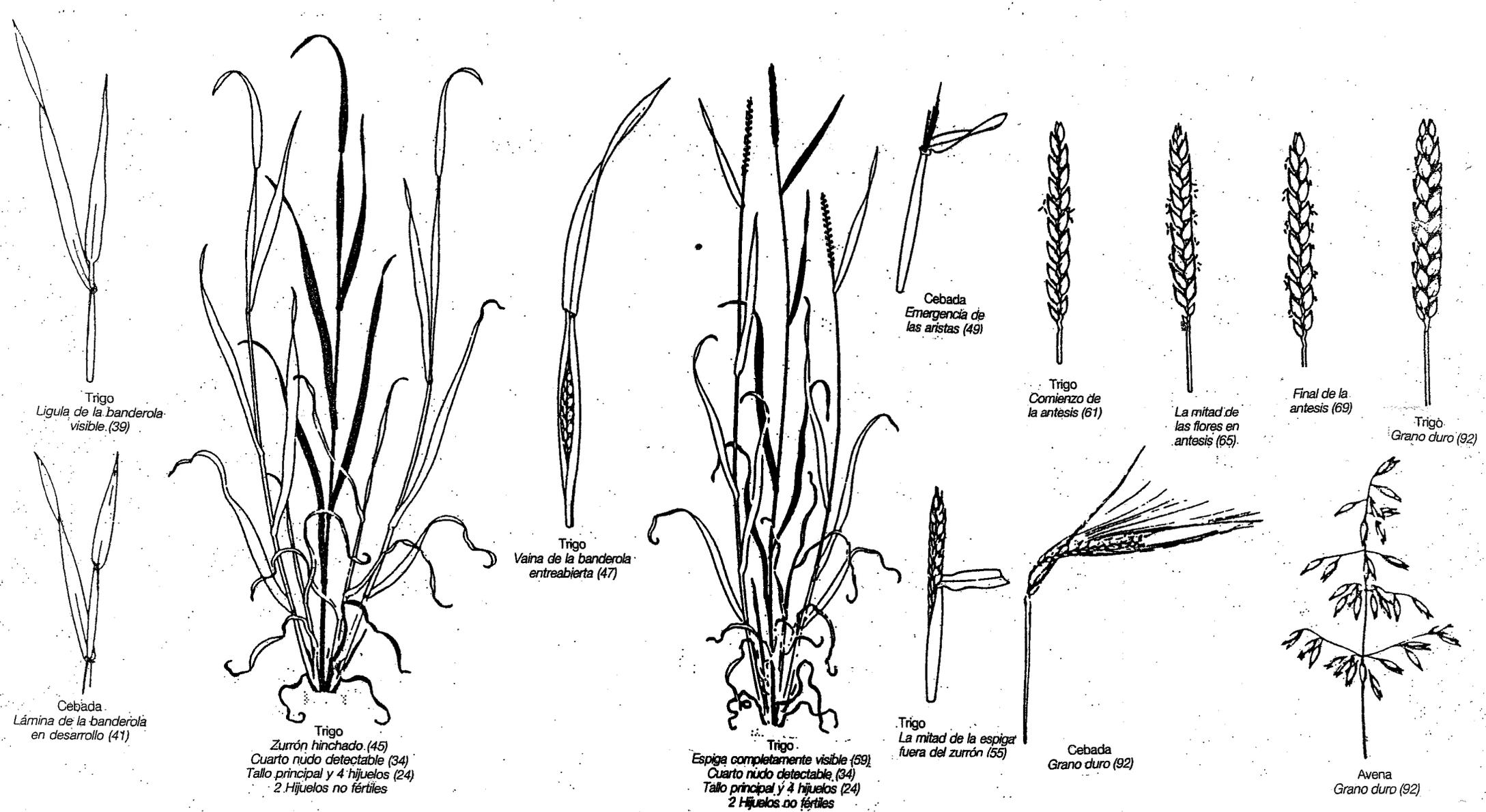


Figura 3.3.- Desarrollo de los cereales de invierno desde la fase de zurrón a la madurez según la escala de Zadoks. (Tomado de Molina Cano, 1989)

**Tabla 3. 1.- Genotipos de cebada empleados en los distintos ensayos y características esenciales de los mismos.**

<i>Variedad o Genotipo</i>	<i>Procedencia y características fundamentales</i>
Albacete	Variedad comercial, hexástica (seis carreras)
Plaisant	Variedad comercial, hexástica (seis carreras)
Reinette	Variedad comercial, dística (dos carreras)
Tipper	Variedad comercial, dística (dos carreras)
Viva	Variedad comercial, dística (dos carreras)
Ruth	Variedad comercial, dística (dos carreras)
Alpha	Variedad comercial, dística (dos carreras)
Barbarrosa	Variedad comercial, hexástica (seis carreras)
Pané-1	Variedad comercial, hexástica (seis carreras)
Priver	Variedad comercial, dística (dos carreras)
L31	Línea de mejora procedente de ICARDA, dística (dos carreras)
L40	Línea de mejora procedente de ICARDA, hexástica (seis carreras)
L47	Línea de mejora procedente de ICARDA, dística (dos carreras)
ND66	Línea de mejora procedente de CIMMYT, dística (dos carreras)
ND75	Línea de mejora procedente de CIMMYT, hexástica (seis carreras)
ND77	Línea de mejora procedente de CIMMYT, dística (dos carreras)
L38	Línea de mejora procedente de ICARDA, hexástica (seis carreras)
L90	Línea de mejora procedente de ICARDA, dística (dos carreras)

### **3.4 RENDIMIENTO, COMPONENTES DEL RENDIMIENTO E INDICE DE COSECHA**

#### **3.4.1 RENDIMIENTO**

Cuando el cultivo estuvo maduro, se cortaron las espigas del metro cuadrado central de cada micro-parcela y a continuación se cortó la paja a nivel del suelo para calcular la biomasa total de la parte aérea del cultivo. Las espigas se trillaron en una trilladora de espigas (Precision

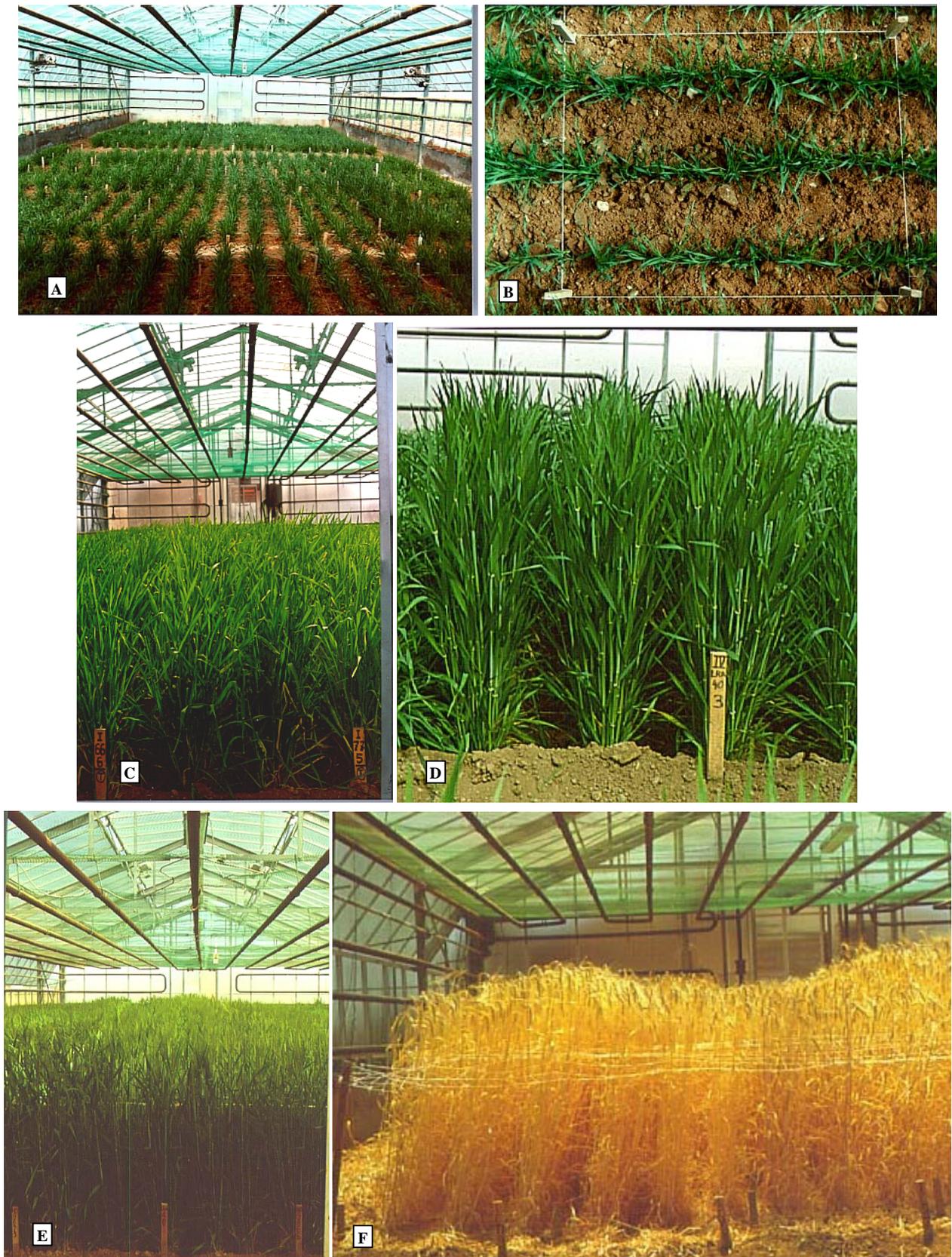


Figura 3.4.- Estados de desarrollo de las plantas de cebada cultivadas en refugio anti-lluvia. A y B, ahijado: A, vista general del ensayo y B, m<sup>2</sup> central de una microparcela; C, encañado; D, hoja bandera; E, espigado y F, maduración.

Machine Co. Inc.) para obtener el rendimiento en grano de cada genotipo y se pesó en una balanza electrónica.

### **3.4.2 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO**

#### **3.4.2.1 Número de espigas por metro cuadrado**

El número de espigas por metro cuadrado se obtuvo contando las espigas cosechadas en el metro cuadrado central de cada micro-parcela.

#### **3.4.2.2 Peso de mil granos**

El peso de mil granos se obtuvo contando mil granos de cada repetición con un contador de granos (Pfeuffer, Mess-und Prufgerate) y pesándolos a continuación en una balanza digital.

#### **3.4.3.3 Número de granos por espiga**

El número de granos por espiga se obtuvo a partir del rendimiento, del número de espigas por metro cuadrado y del peso de mil granos utilizando la fórmula:

$$\text{Rendimiento} = \text{N}^{\circ} \text{ espigas por m}^2 \times \text{N}^{\circ} \text{ granos por espiga} \times (\text{Peso de mil granos}) \times 10^{-3}$$

### **3.4.3 INDICE DE COSECHA**

El índice de cosecha (IC) se calculó a partir del rendimiento en grano y de la biomasa total del metro cuadrado central de cada repetición, de acuerdo con la fórmula:

$$\text{IC} = \text{Peso grano} / \text{Peso total de la parte aérea (paja+grano)}$$

### **3.5 AJUSTE OSMÓTICO Y CONTENIDO HÍDRICO RELATIVO**

#### **3.5.1 MEDIDAS DE POTENCIAL HÍDRICO, POTENCIAL OSMÓTICO Y CONTENIDO HÍDRICO RELATIVO EN PLANTA ADULTA**

El ajuste osmótico (AO) se midió en los ensayos del refugio anti-lluvia desde el comienzo del tratamiento de estrés hasta el comienzo de maduración del cultivo tanto en las parcelas control, con riego, como en las parcelas sometidas al tratamiento de estrés hídrico. Para ello se hicieron muestreos cada 4-5 días. Las muestras vegetales para la estimación del AO se tomaron en todos los casos a las 7,45 h. En cada muestreo se tomó la hoja bandera del tallo principal de una planta de cada repetición, se introdujo cada hoja en una bolsa de plástico sellada y se llevó al laboratorio lo más rápidamente posible. En el laboratorio se cortaron las hojas longitudinalmente en dos porciones simétricas. Una parte se utilizó para determinar el contenido hídrico relativo (CHR) de forma inmediata de acuerdo con la fórmula:

$$\text{CHR} = [ (P. Fresco - P. Seco) / (P. Turgente - P. Seco) ] \times 100$$

utilizando una balanza de precisión para obtener los pesos fresco, turgente y seco. El peso turgente se obtuvo después de dejar media hoja hidratándose durante la noche, flotando en agua destilada a 5° C en oscuridad. La otra mitad de la hoja se utilizó para medir el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ).

Los años 1991 y 1992 se hicieron medidas de  $\Psi_s$  únicamente. Para ello se introdujo la mitad de la hoja en una bolsa de plástico que se selló herméticamente y se congeló a -15°C. Al día siguiente, en el material congelado se midió el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), después de permitir su descongelación. El  $\Psi_s$  se midió con un higrómetro de termopar Wescor (Logan, Utah, EEUU.) modelo C-52 en combinación con un microvoltímetro de la misma marca, modelo HR-33T, utilizándolo como higrómetro de punto de rocío.

En los años 1993 y 1994, se hicieron medidas de  $\Psi$  y  $\Psi_s$  sobre cada muestra. En estos años se utilizaron 20 higrómetros contruidos artesanalmente en nuestro laboratorio, siguiendo el método descrito por MARTÍN Y COL. (1995). La calibración de cada higrómetro se realizó utilizando soluciones de NaCl de concentraciones 0,1; 0,3; 0,5 y 0,7 M. Las rectas de

regresión obtenidas para cada cámara y cada año se muestran en la Tabla 3. 2 para el año 1993 y en la Tabla 3.3 las correspondientes al año 1994.

**Tabla 3. 2.- Rectas de calibrado de los higrómetros para el año 1993.**

$\Psi \text{ ó } \Psi_s \text{ (MPa)} = a E \text{ (}\mu\text{ V)} + b.$

<i>Año 1993</i>			
Nº de cámara	a	b	R <sup>2</sup>
1	-0,1275	-0,0807	0,993
2	-0,1386	+0,2292	0,981
3	-0,1238	-0,1488	0,985
4	-0,1258	+0,2675	0,999
5	-0,1297	+0,2941	0,984
6	-0,1066	-0,0399	0,993
7	-0,1174	+0,0331	0,993
8	-0,1221	+0,0103	0,998
9	-0,1192	+0,1284	0,991
10	-0,1231	+0,1826	0,987
11	-0,1332	+0,3068	0,994
12	-0,0991	-0,0632	0,978
13	-0,1189	-0,0384	0,974
14	-0,0938	-0,2899	0,993
15	-0,1313	-0,5790	0,989
16	-0,1246	+0,2976	0,989
17	-0,1199	-0,0701	0,991
18	-0,1172	-0,0890	0,996
19	-0,1191	-0,0977	0,996
20	-0,1264	-0,0729	0,996

**Tabla 3. 3.- Rectas de calibrado de los higrómetros para el año 1994 .**

$$\Psi \text{ ó } \Psi_s \text{ (MPa)} = a E (\mu V) + b.$$

<i>Año 1994</i>			
Nº de cámara	a	b	R <sup>2</sup>
1	-0,1119	-0,2095	0,998
2	-0,1110	-0,1292	0,997
3	-0,1153	-0,2076	0,993
4	-0,1256	+0,0672	0,993
5	-0,1163	-0,0205	0,991
6	-0,1095	-0,1518	0,995
7	-0,1232	+0,0543	0,996
8	-0,1239	+0,0299	0,999
9	-0,1353	+0,2135	0,967
10	-0,1250	-0,0252	0,996
11	-0,1246	-0,0048	0,993
12	-0,1226	+0,0118	0,999
13	-0,1329	+0,1343	0,995
14	-0,1187	-0,0957	0,996
15	-0,1189	-0,2736	0,881
16	-0,1579	+0,0569	0,981
17	-0,1345	+0,2056	0,993
18	-0,1108	-0,1652	0,990
19	-0,1139	-0,1561	0,991
20	-0,1212	-0,1177	0,990

En 1993 y 1994 la mitad de la hoja se utilizó para determinar el CHR y de la otra mitad se cortaron fragmentos rectangulares de una superficie de 5,70 cm<sup>2</sup> (3,8 x 1,5) aproximadamente, colocándolos en el interior de la cámara del higrómetro alrededor de la pared. Una vez cerradas las cámaras se dejaron equilibrando en un baño termostatzado a 25° C durante 3 h, transcurrido este tiempo, se realizó la medida del  $\Psi$ . A continuación se introdujeron las cámaras que contenían las muestra en un congelador a -20°C durante dos horas para conseguir su congelación y

consecuentemente la rotura de las paredes celulares. Una vez descongeladas las muestras, se midió el  $\Psi_s$  después de un tiempo de equilibrado de 3 h a 25°C en baño termostatzado.

Para obtener el potencial de turgencia  $\Psi_t$  se calculó la diferencia entre  $\Psi$  y  $\Psi_s$ .

Para hacer una estimación del ajuste osmótico se estudió, para cada genotipo, la correlación entre  $\Psi_s$  y CHR obteniéndose las regresiones lineales correspondientes.

Se consideraron con mayor ajuste los genotipos que para un  $\Psi_s$  bajo (-3MPa) mantenían más alto su CHR o tenían valores más altos de la pendiente de la recta de regresión. Se utilizó como referencia un  $\Psi_s$  de -3Mpa, porque permitió una buena discriminación entre la mayoría de los genotipos estudiados y estaba en el límite de los valores de  $\Psi_s$  alcanzados por dichos genotipos.

### **3.5.2 AJUSTE OSMÓTICO Y CRECIMIENTO EN PLÁNTULAS**

Los experimentos para estudiar la relación entre ajuste osmótico y crecimiento en coleoptilos de cebada se llevaron a cabo en el año 1995, en cámara de germinación, siguiendo el método descrito por MORGAN (1988) para trigo tal y como se describe más abajo. Como material vegetal se utilizaron los mismos genotipos de cebada que en los estudios de ajuste osmótico en planta adulta.

En placas petri de 13 cm de diámetro se pusieron a germinar 14 semillas. Se prepararon seis placas por genotipo, tres para el control y tres para el tratamiento. Una vez colocado el papel de germinación en las placas, se colocaron las semillas y se añadieron 22 ml de agua destilada. Se dejaron las placas en cámara de germinación a temperatura constante de 25-26 °C. A los tres días se midieron las longitudes de los coleoptilos en todas las placas. A continuación se dieron dos tipos de tratamientos de estrés hídrico.

En el primer caso el estrés hídrico se consiguió utilizando polietilén glicol-6000 (PEG-6000). A las placas control se le añadieron 20 ml de agua destilada a cada una y a las tres del tratamiento 20 ml de PEG-6000 al 30% (p/v) a cada una y se dejaron en la cámara de germinación durante 48 h, midiendo nuevamente la longitud de los coleoptilos.

En el segundo caso el estrés hídrico se produjo permitiendo la evaporación del agua de las placas petri. Después de medir la longitud de los coleoptilos se quitaron las tapas de las placas. En las placas control se puso agua debajo del papel de germinación, colocando éste sobre cuatro soportes de metacrilato de 1 cm de alto, para mantener la humedad y se dejaron en la cámara de germinación durante 48 h a 26°C y 90% de humedad relativa. Bajo las placas del tratamiento no se añadió agua, pero se colocó el papel de germinación a la misma altura que en las placas del control, sobre los cuatro soportes de metacrilato, para que la evaporación fuese uniforme y se dejaron en otra cámara durante 48 h a 26 °C y 70% de HR. Se midió de nuevo la longitud de los coleoptilos de las placas del control y de las del tratamiento para calcular el crecimiento de los mismos (Figura 3.5).

Para las medidas de  $\Psi$  y  $\Psi_s$  se utilizaron dos coleoptilos de cada placa y se colocaron en las cámaras del higrómetro siguiendo el mismo proceso que el utilizado para las medidas en planta adulta. El potencial de turgencia  $\Psi_t$  se obtuvo calculando la diferencia entre  $\Psi$  y  $\Psi_s$ .

### **3.6 MEDIDAS DE INTERCAMBIO GASEOSO**

Las medidas de intercambio gaseoso se realizaron el año 1996 utilizando un sistema portátil modelo LI - 6200 (LI - COR; Inc., Lincoln, Nebraska, USA). Este modelo tiene varias partes diferenciadas: un analizador del vapor de agua y del CO<sub>2</sub>, una cámara con sensores de temperatura y radiación fotosintéticamente activa (PAR) en la que se dispone la hoja, y un data-logger que permite el almacenamiento de los datos. Además dispone de un software para el cálculo de la tasa de asimilación basándose en el modelo de Farquhar. Este equipo mide la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de área de la hoja (A), conductancia estomática (g) y concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci) en el mesófilo de la hoja. La cámara utilizada para la

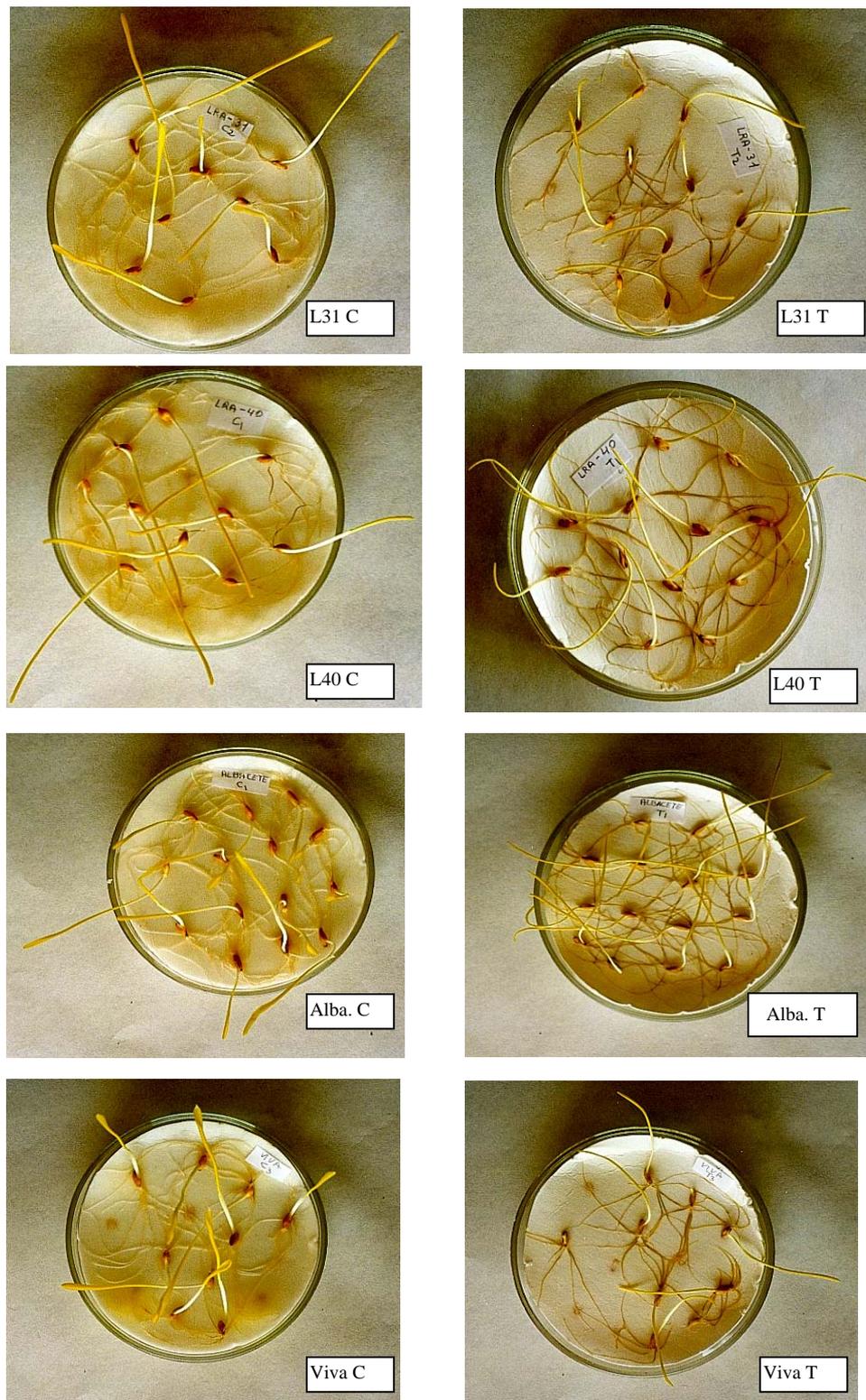


Figura 3.5.- Crecimiento de coleoptilos de cebada de dos líneas de mejora (L31 y L40) y dos variedades comerciales (Albacete y Viva) en placas petri en condiciones de hidratación, control (C) y con tratamiento de estrés hídrico (T).

medición de las hojas era de 250 cm<sup>3</sup>. Los componentes de resistencia de la capa límite fueron constantes para todas las medidas hechas con la misma cámara.

Cada día se hizo el calibrado del equipo y se dejó en el refugio durante dos horas antes de realizar las medidas para que el sistema se equilibrara con las condiciones ambientales de las plantas que iban a ser utilizadas para las distintas medidas. Todas las medidas se hicieron entre las 10 y las 14 h, en días soleados, utilizando una superficie de 5,1 cm<sup>2</sup> de la parte central de la hoja bandera del tallo principal de una planta de cada genotipo. Se hicieron medidas en tres plantas de cada una de las repeticiones tanto en la parte control, regada, como en la parte del tratamiento, sometida a estrés hídrico. Las medidas se hicieron cada 6-7 días, desde el comienzo del tratamiento de estrés hasta el comienzo de maduración de la planta.

### **3.7 CLOROFILAS**

El contenido de clorofila total se midió en hojas intactas en los materiales cultivados en el refugio anti-lluvia, utilizando un medidor portátil (SPAD-502, Minolta, Osaka, Japón) los años 1995 y 1996. El SPAD-502 determina la cantidad de clorofila presente en las hojas de la planta. Los valores son calculados basándose en la cantidad de luz transmitida por la hoja en dos regiones de longitud de onda en las que la absorción de la clorofila es diferente. Los rangos de longitud de onda utilizados son: el área del rojo, donde la clorofila tiene una absorción alta a 650 nm y no se ve afectada por los carotenos, y el área infrarroja, a 940 nm, donde la absorción por la clorofila es despreciable. Las medidas SPAD se calculan por diferencia de la transmitancia a través del tejido de la hoja a estas dos longitudes de onda. Al ser un método no destructivo y fácil de medir, se utiliza cada vez más en la mejora de cultivos (YADAVA, 1986; MARQUARD Y TIPTON, 1987; EARL Y TOLLENAAR, 1997).

Las medidas se hicieron directamente sobre la hoja bandera del tallo principal en las cuatro repeticiones del control y las cuatro del tratamiento de cada genotipo, cada 6-7 días a partir del comienzo del tratamiento de estrés. Cada medida considerada es la media de cuatro hojas de cada repetición.

### 3.8 TRANSPIRACIÓN RESIDUAL

La tasa de pérdida de agua en hojas cortadas es una medida de la transpiración residual, considerada como la pérdida de agua residual combinada del complejo estomático y transpiración cuticular, que en hojas cortadas corresponde a la fase lineal de la pérdida de agua.

Para estudiar la transpiración residual se siguió el método descrito por MCCAIG Y ROMAGOSA (1991). Los estudios se realizaron en los años 1995 y 1996 en hojas bandera de tallos principales de los doce genotipos de cebada estudiados tanto en el control como en el tratamiento. Los muestreos se hicieron en antesis, estado 65 de la escala de Zadoks (Figura 3.3), a las 8 h. Se tomó una hoja bandera por micro-parcela colocándose cada hoja en una bolsa de plástico. En el laboratorio se estimó el área foliar (longitud x anchura x 0,7) según el método de FOWLER Y RASMUSSEN (1969). A continuación se colocaron las hojas en bandejas de aluminio previamente pesadas e identificadas, se pesaron en una balanza de precisión para obtener el peso fresco y se dejaron en una cámara de ambiente controlado, en oscuridad, a 22°C y 50% de humedad relativa. A las dos horas se pesaron de nuevo y luego se pesaron cada media hora durante seis horas. Después de la última pesada se dejaron en una estufa a 60°C durante la noche. Al día siguiente se pesaron de nuevo para obtener el peso seco.

Las variables medidas y utilizadas en el análisis fueron contenido hídrico inicial (CHI) en el momento de la escisión de la hoja ( $\text{kg H}_2\text{O kg}^{-1}$  peso seco) y la transpiración residual (TR) después del cierre de los estomas ( $\text{g H}_2\text{O kg}^{-1}$  peso seco  $\text{minuto}^{-1}$ ). Los valores de CHI y TR se calcularon respecto al peso seco.

Los valores de CHI se expresaron como el cociente entre  $\text{kg H}_2\text{O}$  en el momento de la escisión de la hoja y el peso seco expresado también en  $\text{kg}$  ( $\text{kg H}_2\text{O kg}^{-1}$  peso seco) que representa el contenido hídrico de las hojas intactas.

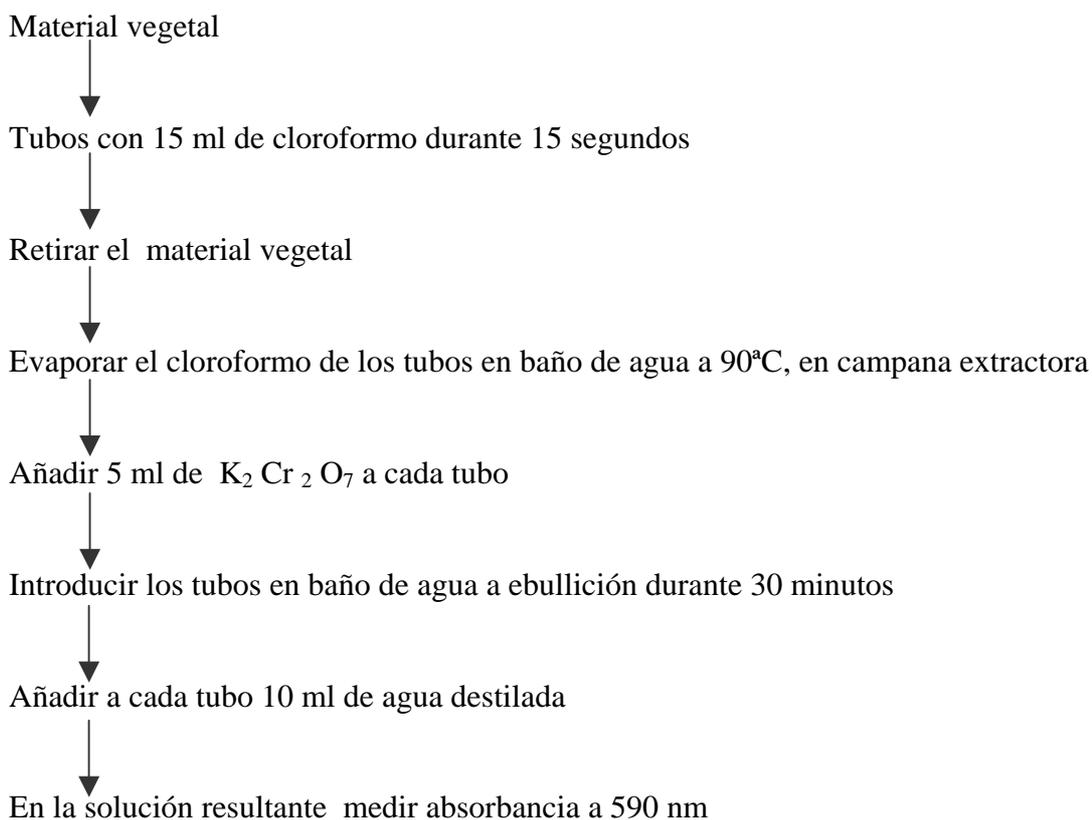
Los valores de TR ( $\text{g H}_2\text{O kg}^{-1}$  peso seco  $\text{min}^{-1}$ ) se obtuvieron de la fase lineal de pérdida de agua, durante el periodo comprendido entre los 120 y 360 minutos después de la escisión de la hoja. Para ello se utilizó la fórmula:

$$(\text{peso fresco 2h} - \text{peso fresco 6h}) / (\text{peso seco} \times 240 \text{ minutos}).$$

### 3.9 DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO EN CERAS

La determinación del contenido en ceras se llevó a cabo durante los años 1995 y 1996. Se midieron 22 días después del último riego en las parcelas control, regadas, y en las parcelas sometidas a estrés hídrico terminal.

Para la determinación del contenido en ceras se siguió el método descrito por EBERCON Y COL. (1977), basado en el cambio de color que se produce en la solución problema debido a la reacción de una solución ácida de dicromato potásico con las ceras epicuticulares, según el esquema:



**Figura 3.6.- Esquema del proceso de extracción de ceras de hojas de cebada de las parcelas control y tratamiento (Ebercon y col., 1977).**

Las medidas se realizaron sobre porciones de hojas bandera del tallo principal de las plantas del refugio anti-lluvia, tomándose una muestra por micro-parcela, tanto en la zona regada como en la que se sometió a estrés hídrico. Para la extracción de las ceras se utilizaron tres porciones de hoja de 5.33 cm<sup>2</sup> cada una. Las porciones se obtuvieron colocando una plantilla de metal sobre la parte central de la hoja bandera y cortando alrededor con un bisturí. Una vez obtenidas las tres piezas se introdujeron en un tubo de ensayo que contenía 15 ml de cloroformo donde se agitaba durante 15 segundos (Figura 3.6). Después se retiraban las piezas de hoja y los tubos con el cloroformo y las ceras disueltas se introducían en un baño termostatzado a 90°C en campana extractora, hasta evaporar totalmente el disolvente. A continuación se añadieron 5 ml del reactivo de dicromato potásico (K<sub>2</sub> Cr<sub>2</sub> O<sub>7</sub>) a cada tubo y se dejaron en un baño a ebullición durante 30 minutos. Una vez fríos los tubos se añadieron 10 ml de agua destilada y se agitaron antes de medir la absorbancia a 590 nm en un Colorímetro SPECTRONIC 20. Para la determinación de la cantidad de ceras contenidas en cada muestra problema, se construyó una recta patrón en la que se determinó la absorbancia a 590 nm para concentraciones conocidas de polietilén glicol - 6000. La cantidad de ceras epicuticulares estimadas de cebada se expresó como mg de cera por unidad de superficie de hoja teniendo en cuenta las dos caras.

### **3.10 ESTABILIDAD DE MEMBRANA**

Los estudios de estabilidad de membrana se llevaron a cabo el año 1990. Se sembraron 14 genotipos de cebada en el campo. El diseño fue de bloques al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela elemental tenía una superficie de 3 m<sup>2</sup>. Se utilizaron 14 genotipos para seleccionar los más interesantes por sus características fenológicas y agronómicas para realizar posteriormente los estudios fisiológicos relacionados con tolerancia a la sequía.

Una forma de medir la estabilidad de las membranas se realiza sometiendo el tejido a un choque por alta temperatura. Este test se basa en que cuando el tejido de las hojas sufre un daño al someterlo a temperaturas elevadas, la permeabilidad de la membrana celular aumenta y los electrolitos difunden fuera de las células. Si se lava el tejido en agua desionizada inmediatamente después de aplicar el estrés por calor, la cantidad de electrolitos liberados puede evaluarse por medidas de conductancia electrolítica. Puesto que la cantidad de electrolitos liberados es función de la permeabilidad de las membranas, (que es a su vez función del grado de daño inducido por

las altas temperaturas), la termoestabilidad de las membranas de diferentes genotipos se puede determinar en términos de conductividad.

Para llevar a cabo esta estimación, seguimos el método descrito por MARTINEAU Y COL., 1979 (Figura 3.7). Las muestras se tomaron cuando las plantas estaban en hoja bandera (estado 41 de la escala de Zedoks, Figura 3.3). Se cortaron cuatro tallos principales a la altura del tercer nudo, en cada repetición y se introdujeron en unas bolsas de plástico identificadas, con un papel de filtro húmedo en su interior. En el laboratorio se cortó un rectángulo de 3,6 cm<sup>2</sup> de la hoja bandera y dos rectángulos de 6,5 cm<sup>2</sup> cada uno de la segunda hoja, dando una superficie total de 16,6 cm<sup>2</sup>. Las tres porciones se introdujeron en un tubo con agua destilada.

Se prepararon cuatro tubos por cada combinación genotipo y tratamiento, con tres porciones de hoja en cada uno. Las muestras se lavaron tres veces con agua destilada para eliminar los electrolitos adheridos a la superficie del tejido y los liberados por las heridas producidas por el corte al preparar la muestra. Posteriormente se eliminó el agua de los tubos dejando en su interior el tejido húmedo, así como algún residuo de agua en sus paredes. Se taparon los tubos, y los que se sometieron a tratamiento de estrés se incubaron en baños termostáticos durante 15 minutos a temperaturas de 35, 45, 50, 51, 53 y 55°C. Los controles se dejaron a 22°C durante el mismo tiempo. A continuación se añadieron 30 ml de agua destilada a los tubos del tratamiento y del control y se dejaron en nevera, a 10 °C durante 18 horas, para permitir la difusión de los electrolitos del tejido. Al día siguiente se midió la conductividad inicial con un conductímetro CRISON 525. Finalmente se taparon los tubos con papel de aluminio y se llevaron a un autoclave donde se sometieron a 1,4 kg/cm<sup>2</sup> durante 10 minutos para destruir totalmente las membranas celulares. A continuación se midió la conductividad final. El daño inducido como resultado de los distintos tratamientos de estrés se calculó mediante la fórmula:

$$\% \text{ daño} = \{1 - [(1 - (T_1/T_2)) / (1 - (C_1/C_2))]\} \times 100$$

siendo T = tratamiento; C = control; 1 = inicial; 2 = final.

Otra forma de medir la estabilidad de membrana se realiza sometiendo el tejido a un choque osmótico. Para este tipo de estimación seguimos el método descrito por BLUM Y EBERCON, (1981).

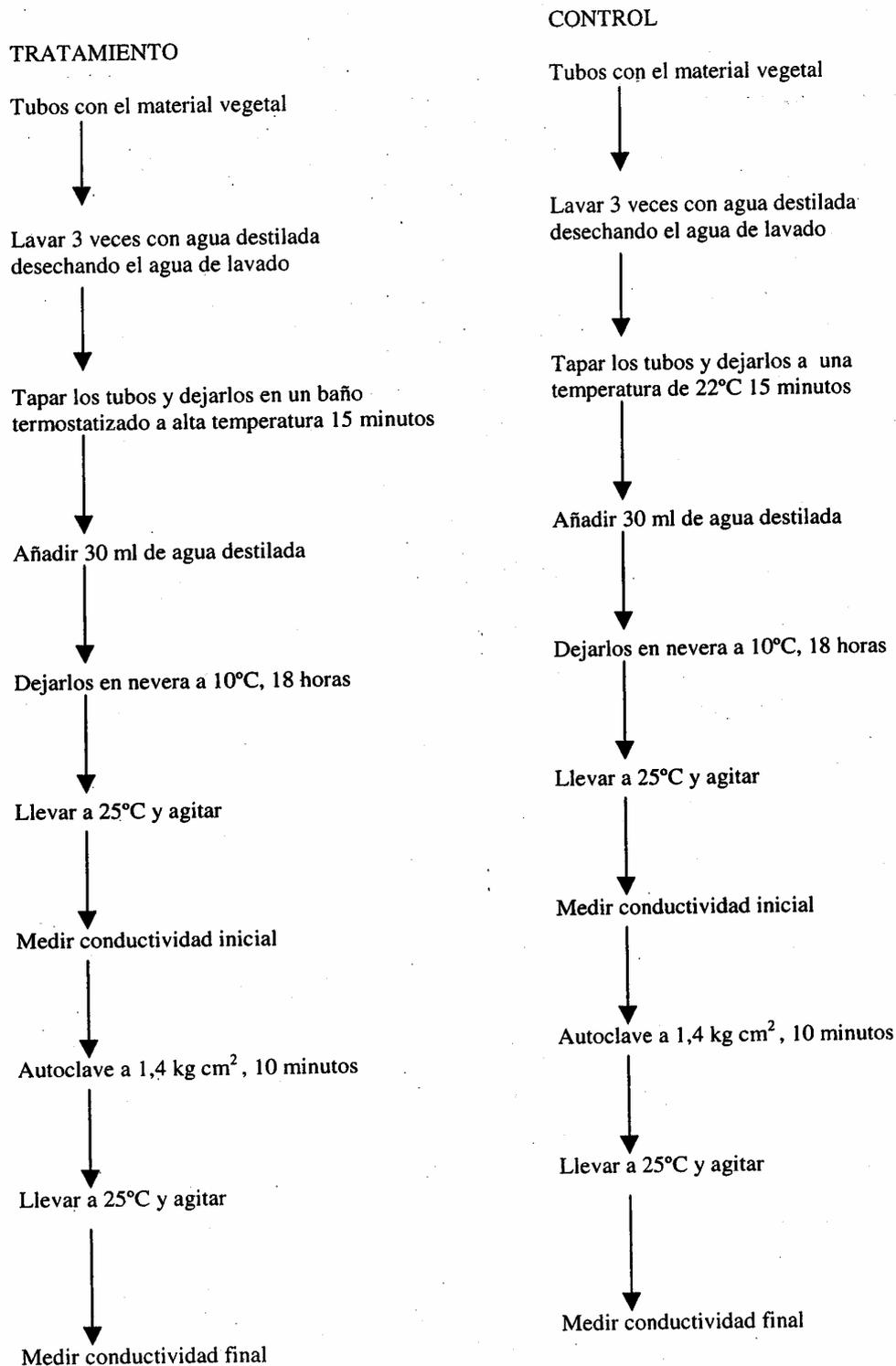


Figura 3.7.- Metodología para estudiar la estabilidad de membrana frente al estrés por altas temperaturas en hojas de cebadas cultivadas en refugio anti-lluvia (Martineau y col., 1979)

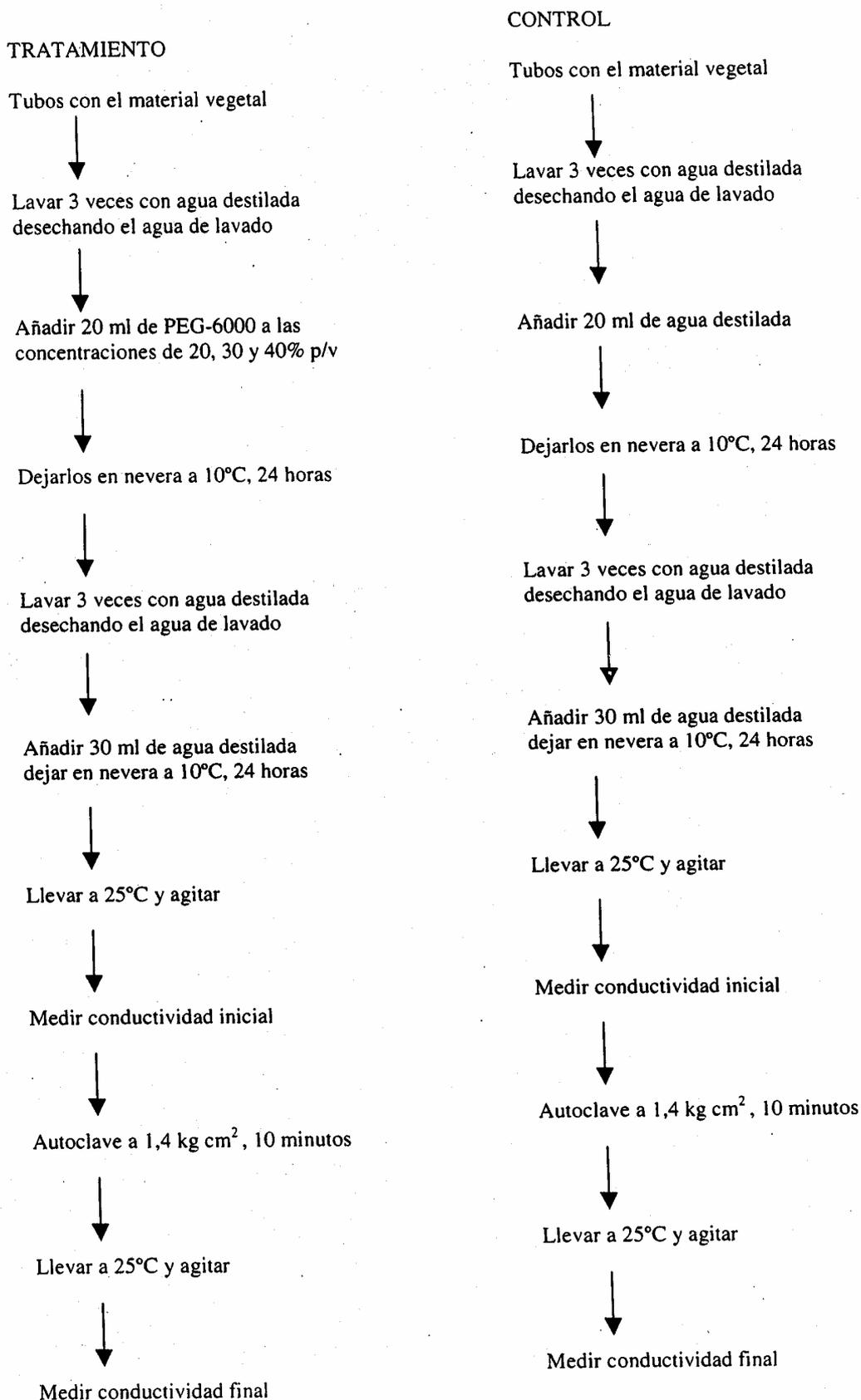


Figura 3.8.- Metodología para estudiar la estabilidad de membrana frente al estrés producido con polietilén glicol-6000 en hojas de cebadas cultivadas en refugio anti-lluvia (Blum y Ebercon, 1981).

El procedimiento y los cálculos se hicieron como para el test de tolerancia a temperaturas elevadas, variando únicamente el tratamiento de estrés (Figura 3.8). Una vez lavadas las muestras, a los tubos control se les añadieron 20 ml de agua destilada y a los tubos tratamiento 20 ml de una solución de polietilén glicol-6000 (PEG-6000), a concentraciones de 30, 40 y 50% (p/v). Los tubos se taparon y se dejaron en nevera 24 horas a 10°C. Posteriormente se retiraron las soluciones de PEG-6000 y después de hacer tres lavados con agua destilada se añadieron nuevamente 30 ml de agua destilada a cada tubo, se taparon y se dejaron en nevera 18 horas. A continuación se midieron la conductividad inicial y la conductividad final siguiendo el mismo procedimiento que para el test de tolerancia al calor.

### **3.11 TRANSLOCACIÓN DE FOTOASIMILADOS AL GRANO**

Para estudiar la capacidad de translocación de fotoasimilados al grano en condiciones de estrés hídrico terminal se sembraron los doce genotipos en el campo en dos bloques que incluían doce parcelas de 1,12 m<sup>2</sup> cada una (dos surcos de 1,5 m de longitud). Los dos bloques se mantuvieron en condiciones de hidratación óptimas (Figura 3.9 A) hasta que las plantas alcanzaron el estado de antesis, estado 65 de la escala de Zadoks (Figura 3.3).

Transcurridos 14 días desde que las plantas alcanzaron el estado de antesis, en el bloque considerado como tratamiento se pulverizaron todas las plantas con una solución de IK al 4% para destruir el aparato fotosintético de las plantas. En estas condiciones el llenado del grano depende de la capacidad de translocar las reservas acumuladas por la planta enviándolas a la espiga durante este proceso (BLUM, 1988). El bloque considerado como control siguió el proceso de desarrollo normal para todos los genotipo (Figura 3.9 B y C).

Cuando el cultivo estuvo maduro, se trillaron las parcelas de forma individualizada y se obtuvo el peso de mil granos tanto en las parcelas del control como en las del tratamiento.

Para ver la capacidad de translocación de fotoasimilados durante el periodo de llenado del grano de los distintos genotipos, se calculó la diferencia entre el peso de mil granos en el control y el peso de mil granos en el tratamiento (PMGC-T) para cada genotipo y repetición. Los



**Figura 3.9.- Efecto del agente desecante sobre distintos genotipos de cebada. A, el ensayo con los doce genotipos antes de dar el tratamiento; B, la línea de mejora ND77; C, la variedad Viva, a los diez días de dar el tratamiento. En las dos últimas aparecen plantas control, no tratadas y plantas tratadas con una solución de yoduro potásico.**

genotipos que presenten esa diferencia más baja tendrán mayor capacidad de translocación de fotoasimilados al grano cuando se produzca estrés hídrico terminal y su rendimiento en grano será mayor en esas condiciones.

### **3.12 ANÁLISIS DE LOS DATOS**

Los datos se analizaron utilizando los programas estadísticos STATGRAPHICS (Statistical Graphis System, USA, 1985) para los análisis de regresión, EXCEL (Microsoft Corp., USA, 1996) para las correlaciones y el STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM (SAS Institute, Inc., 1982) para los análisis de varianza. La comparación de medias se realizó mediante el test de rango múltiple de Duncan o el valor LSD.

## *4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN*



## **4.1 CARACTERES FENOLÓGICOS**

### **4.1.1 RESULTADOS**

Para el análisis de los datos obtenidos para los caracteres fenológicos y agronómicos se han hecho dos grupos. En el primer grupo se incluyen los datos correspondientes a los años 1991 y 1992, en el segundo grupo los datos correspondientes a los años 1993, 1994, 1995 y 1996. Se ha hecho esta división porque en el bienio 1991-92 el número de genotipos que formaban el ensayo eran ocho, mientras que en el cuatrienio 1993 a 1996 se incluyeron cuatro genotipos más, siendo doce los genotipos estudiados.

#### **4.1.1.1 Días empleados para alcanzar la emergencia de la espiga**

Años 1991 y 1992

Para evaluar los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga se recogió un solo valor por genotipo y año que era válido al mismo tiempo para el control y el tratamiento de estrés, ya que la emergencia de la espiga se evaluó antes de que el estrés hídrico tuviese efecto sobre el cultivo.

En el año 1991 el conjunto de los genotipos fueron más precoces, 143 días, frente a 1992, 151 días (Tabla 4.1.1). Estas diferencias fueron significativas, ( $p=0,001$ ) Tabla (8.4.1.1) y se debieron a que, excepcionalmente, en el año 1991 se suprimió el riego para todos los genotipos a la vez mientras que el año 1992 se dejó de regar cuando los genotipos estaban en el mismo estado de desarrollo, lo que implicó que el conjunto de los genotipos recibieron menos agua en 1991 que en 1992. Este hecho, unido a que el año 1992 se mejoró el suelo del refugio, hizo que el crecimiento del cultivo fuera mayor y que la emergencia de la espiga se retrasara.

También se encontraron diferencias significativas entre los distintos genotipos (Tabla 4.1.1), siendo L40 la más precoz que empleó 138 días para alcanzar el espigado y difirió significativamente de los demás genotipos. L31, Reinette, L47 y Tipper forman un grupo intermedio siendo Plaisant, Albacete y Viva las más tardías. Viva con 154 días fue la que

tardó más en alcanzar la emergencia de la espiga. Los datos contenidos en la Tabla 4.1.1 permiten comparar dos genotipos cualesquiera entre sí.

**Tabla 4.1.1.- Medias de los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico.**

Genotipo	<i>Días a emergencia de la espiga</i>		
	Año1991	Año 1992	Media*
L31	141	147	144 d
L40	132	144	138 e
L47	143	148	146 cd
Tipper	145	151	148 bcd
Plaisant	145	155	150 abc
Viva	148	160	154 a
Reinette	141	149	145 d
Albacete	147	156	152 ab
Media**	143 a	151 b	

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### Años 1993 a 1996

En el año 1994 el conjunto de los genotipos tuvieron un comportamiento más precoz que los otros tres años (Tabla 4.1.2). Esta diferencia fue significativa Tabla (8.4.1.2), necesitaron 150 días para espigado, mientras que el resto de los años 1993, 1995 y 1996, que no difirieron entre sí, utilizaron 152 días para alcanzar la emergencia de la espiga (Tabla 4.1.2).

Los genotipos se agruparon en seis grupos significativamente diferentes entre sí. La diferencia entre la más precoz, Ruth y la más tardía, Viva fue de 22 días. Acompañando a Ruth se encuentra ND77. Después el grupo formado por L40, ND66 y ND75, seguido de L31 que quedó aislada. A continuación L47, Tipper, Reinette y Albacete que no difirieron significativamente entre ellas. Finalmente Plaisant y Viva, significativamente diferentes entre sí y también del resto de los genotipos considerados, como en el bienio 1991-92, resultaron las más tardías.

**Tabla 4.1.2.- Medias de los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico.**

Genotipo	<i>Días a emergencia de la espiga</i>				Media*
	Año 1993	Año 1994	Año 1995	Año 1996	
L31	154	147	152	150	151 d
L40	145	144	146	147	146 e
L47	156	153	153	156	155 c
Tipper	156	152	156	156	155 c
Plaisant	162	155	163	161	160 b
Viva	163	167	165	161	164 a
Reinette	155	153	155	156	155 c
Albacete	156	154	158	157	156 c
Ruth	141	141	143	143	142 f
ND75	147	147	145	147	147 e
ND66	147	144	145	147	146 e
ND77	141	142	143	145	143 f
Media**	152 a	150 b	152 a	152 a	

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### 4.1.1.2 Días empleados para alcanzar el estado de madurez

Años 1991 y 1992

Entre los años no hubo diferencias significativas, siendo necesarios 184 y 185 días para alcanzar el estado de maduración los años 1991 y 1992 respectivamente (Tabla 4.1.3)

Aunque en el análisis de varianza resultó significativa la interacción tratamiento por año (Tabla 4.1.3), en ambos años los días para la maduración fueron más en regadío que en secano por lo que se puede considerar que el efecto del tratamiento fue significativo todos los años ( $p=0,001$ ), alcanzándose la madurez en condiciones de estrés en 181 días, y en el control regado en 188 días, para el conjunto de los genotipos (Tabla 4.1.4).

**Tabla 4.1.3.- Medias de los días necesarios para la madurez de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Días a maduración</i>					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	181	178	180	185	177	181
L40	181	178	180	185	177	181
L47	184	183	184	188	180	184
Tipper	189	185	187	192	177	185
Plaisant	187	185	186	190	181	186
Viva	190	186	188	195	185	190
Reinette	183	183	183	189	178	184
Albacete	189	184	187	192	182	187
Media*	185	183	184 a	189	180	185 a

\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

**Tabla 4.1.4.- Valores medios de los años 1991 y 1992 para los días necesarios para la madurez de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Días a maduración</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	183	178	180 e
L40	183	178	180 e
L47	186	182	184 cd
Tipper	191	181	186 bc
Plaisant	189	183	186 bc
Viva	193	186	189 a
Reinette	186	181	183 d
Albacete	191	183	187 b
Media **	188 a	181 b	184

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

Entre los genotipos se produjeron diferencias significativas en cuanto a días a madurez, siendo L40 y L31 los que maduraron antes y Viva, Albacete, Tipper y Plaisant los que tardaron más en alcanzar el estado de maduración con una diferencia de nueve días entre la más precoz, L40 y la más tardía, Viva. Los genotipos Reinette y L47 podemos considerar que presentaron un tiempo de madurez intermedio.

Se encontró una buena correlación lineal entre los días empleados en alcanzar la emergencia de la espiga y los días empleados hasta la madurez tanto en riego ( $r=0,90$ ;  $p=0,001$ ), como en estrés ( $r = 0,60$ ;  $p=0,05$ ) para el conjunto de los genotipos estudiados.

#### Años 1993 a 1996

Los resultados del análisis de la varianza nos muestran como significativa la acción del tratamiento pero también nos muestran significativas las tres interacciones: tratamiento por año, tratamiento por genotipo y año por genotipo (Tabla 8.4.1.5). Sin embargo se observó que los días necesarios para la madurez en condiciones de riego fueron siempre más que en condiciones de estrés con independencia del año. También fueron más los días necesarios para la madurez en riego que en estrés para todos los genotipos ensayados (Tabla 4.1.5). Esto nos permite considerar las diferencias de los tratamientos como significativas ( $p=0,001$ ) necesitándose en riego una media de 203 días para la madurez del conjunto de los genotipos los cuatro años, mientras que en estrés sólo se necesitaron 194 días de media (Tabla 4.1.6).

Al representar la interacción genotipo por año (Figura 4.1.1) se pueden establecer de forma objetiva tantas comparaciones entre valores de la interacción como se crea conveniente utilizando el valor LSD representado. Además se reconocen las siguientes características generales: Las variedades Viva, Albacete y Plaisant mantuvieron generalmente un número de días para maduración significativamente más alto que el resto de los genotipos. Por el contrario la variedad Ruth y las líneas L40, ND75, ND77 y ND66 mostraron los valores de días a maduración más bajos. Las variedades Tipper, Reinette y las líneas L47 y L31 presentaron valores intermedios. Finalmente podemos decir que la línea L31 en 1995 y ND66 en 1993 presentaron valores de días a maduración que aparentemente se separan de la tendencia que podría haberse esperado de ellas.

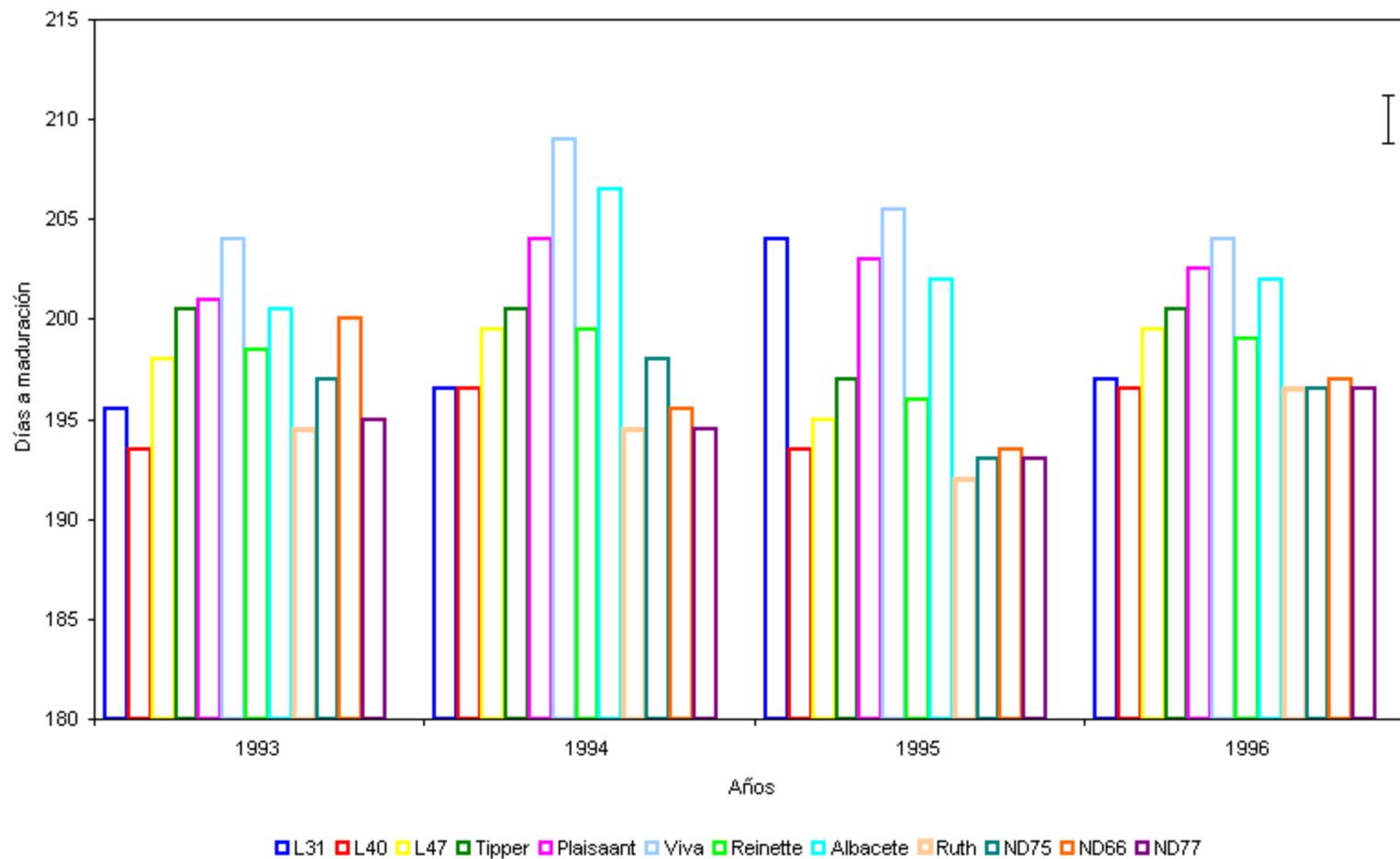


Figura 4.1.1.- Días necesarios para la maduración de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia los años 1993, 1994, 1995 y 1996. La barra vertical representa el valor LSD al nivel de significación del 5% para la interacción genotipo por año (GxA).

De la misma forma que en el periodo 1991-92, se encontró una buena correlación lineal entre días para la emergencia de la espiga y días para maduración tanto en riego ( $r=0,59$ ;  $p=0,001$ ), como en estrés ( $r=0,86$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.1.3 A y B).

En los años 1995 y 1993 se alcanza antes la madurez necesitando 197 y 198 días para completar el ciclo del cultivo mientras que en los años 1996 y 1994 se necesitaron 199 y 200 días respectivamente (Tabla 4.1.5). Esto se debió a las condiciones climatológicas, principalmente las temperaturas que fueron más suaves los años 1994 y 1996 durante el periodo de maduración del cultivo.

**Tabla 4.1.5.- Medias de los días necesarios para la madurez de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Días a maduración											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	200	191	196	203	190	197	209	199	204	199	195	197
L40	198	189	194	203	190	197	199	188	194	199	194	197
L47	202	194	198	206	193	200	199	191	195	202	197	200
Tipper	203	198	201	206	195	201	201	193	197	202	199	201
Plaisant	203	199	201	208	200	204	206	200	203	204	201	203
Viva	207	201	204	211	207	209	208	203	206	206	202	204
Reinette	203	194	199	207	192	200	200	192	196	201	197	199
Albacete	203	198	201	209	204	207	205	199	202	203	201	202
Ruth	202	187	195	202	187	195	197	187	192	201	192	197
ND75	203	191	197	205	191	198	198	188	193	200	193	197
ND66	205	195	200	203	188	196	198	189	194	201	193	197
ND77	199	191	195	202	187	195	198	188	193	201	192	197
Media*	203	194	198 b	205	194	200 a	201	193	197 c	202	196	199 a

\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

**Tabla 4.1.6.- Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para los días necesarios para la madurez de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Días a maduración		
	Riego	Estrés	Media *
L31	203	194	198 d
L40	200	190	195 fg
L47	202	194	198 d
Tipper	203	196	200 c
Plaisant	205	200	203 b
Viva	208	203	206 a
Reinette	203	194	198 d
Albacete	205	201	203 b
Ruth	201	188	194 g
ND75	202	191	196 ef
ND66	202	191	197 e
ND77	200	190	195 g
Media **	203 a	194 b	198

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### 4.1.1.3 Periodo de llenado del grano

Años 1991 y 1992

El año 1991 tuvo un periodo de llenado del grano significativamente más largo, 41 días, que el año 1992 que duró sólo 33 días (Tabla 4.1.7). Estas diferencias se debieron a las condiciones climatológicas. El año 1992 las temperaturas del final del ciclo del cultivo fueron más altas (Figura 2.1 a), lo que hizo que se acortara el periodo de llenado del grano.

El efecto del tratamiento fue muy importante los dos años. En condiciones de riego el periodo de llenado del grano fue significativamente más largo ( $p=0,001$ ) (Tabla 8.4.1.7), 41 días, que en condiciones de estrés que duró sólo 34 días (Tabla 4.1.8).

Entre genotipos se observaron diferencias significativas entre L40 con el periodo de llenado del grano significativamente más largo, 42 días, y el resto de los genotipos. Le siguió

el grupo formado por L47, Tipper y Requette con 38 días, luego L31 y Plaisant con 36, y finalmente Viva y Albacete formaron el grupo con periodo de llenado del grano más corto con 35 días (Tabla 4.1.8).

**Tabla 4.1.7.- Medias del periodo de llenado del grano de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Periodo de llenado del grano (días)					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	40	37	39	38	30	34
L40	49	46	48	41	33	37
L47	41	40	41	40	32	36
Tipper	44	40	42	41	26	34
Plaisant	42	40	41	35	26	31
Viva	42	38	40	35	25	30
Requette	42	42	42	40	29	35
Albacete	42	37	40	36	26	31
Media*	43	40	41 a	38	28	33 b

\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

**Tabla 4.1.8.- Valores medios de los años 1991 y 1992 para el periodo de llenado del grano de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Periodo de llenado del grano (días)		
	Riego	Estrés	Media *
L31	39	34	36 bcd
L40	45	40	42 a
L47	41	36	38 b
Tipper	43	33	38 b
Plaisant	39	33	36 cd
Viva	39	32	35 d
Requette	41	36	38 b
Albacete	39	32	35 d
Media **	41 a	34 b	37

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

En cuanto a los genotipos en general se puede afirmar que los más precoces tuvieron un periodo de llenado del grano más largo y los más tardíos un periodo de llenado del grano más corto, existiendo una correlación negativa muy significativa entre los días empleados en alcanzar la emergencia de la espiga y periodo de llenado del grano en riego ( $r=-0,86$ ;  $p=0,001$ ) y en estrés ( $r=-0,87$ ;  $p=0,001$ ).

### Años 1993 a 1996

En los años 1994 y 1996 el conjunto de los genotipos presentaron un periodo de llenado del grano medio más largo, 49 días cada uno, que en los años 1993 y 1995 con 46 y 45 días respectivamente (Tabla 4.1.9). Estas diferencias se debieron a las condiciones climatológicas del final del ciclo del cultivo. Los años 1994 y 1996 las temperaturas fueron más suaves durante este periodo (Figura 2.1 b) lo que contribuyó a alargar el ciclo del cultivo.

El tratamiento de riego tuvo un periodo de llenado del grano significativamente más largo ( $p=0,001$ ) 52 días, que el tratamiento de estrés, 43 días (Tabla 4.1.10). Debido a que la interacción genotipo por año fue muy significativa (Tabla 8.4.1.9) hemos optado por representar estos datos en la Figura 4.1.2 para favorecer una mejor comprensión. Independientemente de que la comparación objetiva de dos valores cualesquiera de los representados puede hacerse utilizando el valor LSD que se incluye en la figura, se pudieron observar las tendencias que detallamos a continuación:

La Figura 4.1.2 nos muestra que la variedad Ruth y las líneas de mejora L40 y ND66, ND75 y ND77 mantuvieron periodos de llenado del grano altos, mientras que la línea L47 y las variedades Tipper, Plaisant, Reinette y Viva presentaron periodos bajos. Tanto la variedad Albacete como la línea L31 mantuvieron una dependencia con los años que no se ajusta al patrón seguido por el resto de los genotipos estudiados.

Como ocurrió en el bienio 1991-92, se puede considerar que los genotipos más precoces tuvieron un periodo de llenado del grano más largo y los más tardíos un periodo de llenado del grano más corto ya que existe una correlación negativa muy significativa entre los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga y el periodo de llenado del grano en riego ( $r= -0,77$ ;  $p=0,001$ ) y en estrés ( $r= -0,69$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.1.3, C y D). Ruth y ND77 que

**Tabla 4.1.9.- Medias del periodo de llenado del grano de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Periodo de llenado del grano (días)</i>											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	46	37	42	56	43	50	57	47	52	49	45	47
L40	53	44	49	59	46	53	53	42	48	50	47	49
L47	46	38	42	53	40	47	46	38	42	51	41	46
Tipper	47	42	45	54	43	49	45	37	41	52	43	48
Plaisant	41	37	39	53	45	49	43	37	40	53	40	47
Viva	44	38	41	44	40	42	43	38	41	54	41	48
Reinette	48	39	44	54	39	47	45	37	41	55	41	48
Albacete	47	42	45	55	50	53	47	41	44	56	44	50
Ruth	61	46	54	61	46	54	54	44	49	57	49	53
ND75	56	44	50	58	44	51	53	43	48	58	46	52
ND66	58	48	53	59	44	52	53	44	49	59	46	53
ND77	58	50	54	60	43	52	55	45	50	60	47	54
Media*	50	41	46 b	55	44	49 a	49	41	45 c	54	44	49 a

\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

**Tabla 4.1.10- Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el periodo de llenado del grano de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Periodo de llenado del grano (días)</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	52	43	48 cd
L40	54	45	49 bc
L47	49	39	44 ef
Tipper	50	41	45 de
Plaisant	48	40	44 ef
Viva	46	39	43 f
Reinette	51	39	45 ef
Albacete	51	44	48 c
Ruth	58	46	52 a
ND75	56	44	50 ab
ND66	57	46	51 ab
ND77	58	46	52 a
Media **	52 a	43 b	48

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

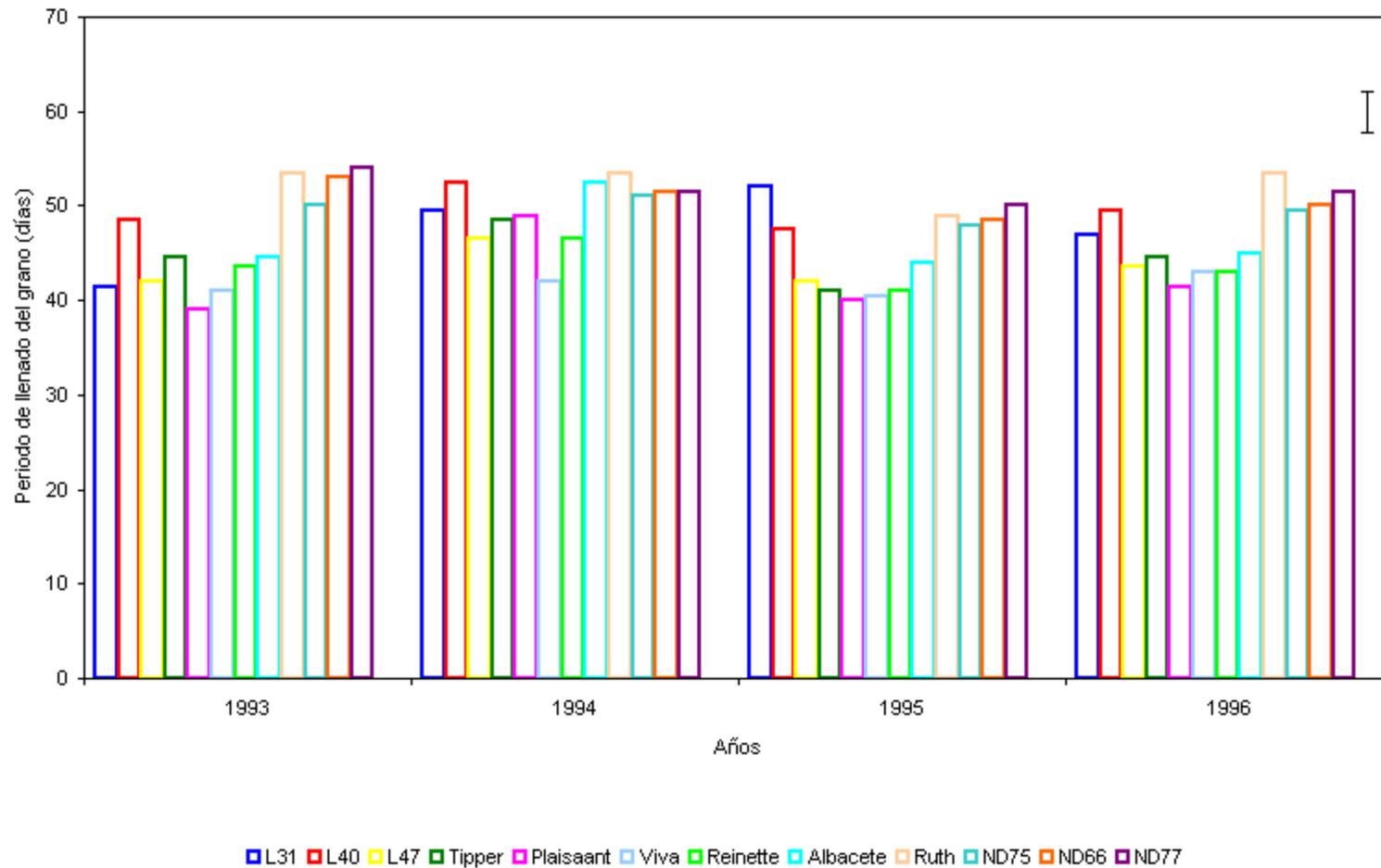


Figura 4.1.2.- Periodo de llenado del grano de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia los años 1993, 1994, 1995 y 1996. La barra vertical representa el valor LSD al nivel de significación del 5% para la interacción genotipo por año (GxA).

fueron los más precoces (Tabla 4.1.2) tuvieron los periodos de llenado del grano más largos con 52 días (Tabla 4.1.10), mientras que Viva, que fue la más tardía junto con Plaisant, tuvo el periodo de llenado del grano más corto con 43 días.

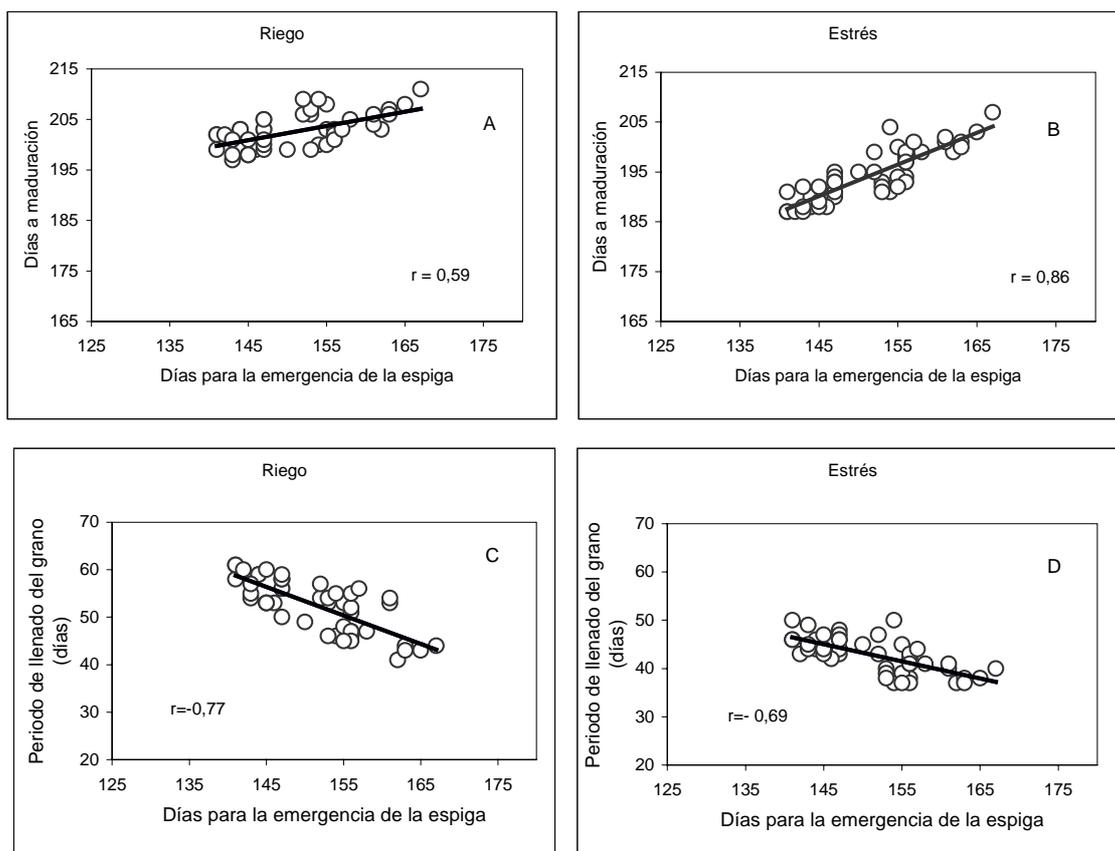


Figura 4.1.3- Rectas de regresión entre los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga y: días necesarios para alcanzar el estado de maduración y periodo de llenado del grano de doce genotipos de cebada en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal cultivados en refugio anti-lluvia los años 1993 a 1996.



#### 4.1.2 DISCUSIÓN

El análisis de los datos obtenidos para los doce genotipos de cebada estudiados pone de manifiesto que los genotipos más precoces alcanzaban antes el estado de maduración y poseían un periodo de llenado del grano más largo.

Estas características las presentaba de forma más clara la línea de mejora L40 los años 1991 y 1992 que necesitó el menor número de días para alcanzar la emergencia de la espiga, mientras que la variedad Viva empleó el mayor número de días existiendo una diferencia de 16 días entre la más precoz y la más tardía (Tabla 4.1.1). Sin embargo el periodo de llenado del grano de L40 fue más largo que el de Viva con una diferencia de 6 días en riego y 8 días en condiciones de estrés (Tabla 4.1.8).

Los años 1993 a 1996 la variedad Ruth fue la que empleó menor número de días en alcanzar la emergencia de la espiga, difiriendo en 22 días de la variedad Viva que empleó el mayor número de días (Tabla 4.1.2). El periodo de llenado del grano de Ruth fue más largo, con una diferencia de 12 días respecto a Viva en el control regado y 7 días en el tratamiento de estrés, siendo ésta variedad la que presentaba el periodo de llenado del grano más corto de todos los genotipos los cuatro años (Tabla 4.1.10).

La alta correlación positiva encontrada ( $p=0,001$ ) entre días para la emergencia de la espiga y días a maduración (Figura 4.1.3 A y B) pone de manifiesto que los genotipos más precoces tienen un ciclo más corto que les permite aprovechar mejor el agua disponible alcanzando la madurez fisiológica antes de que las temperaturas alcancen los valores más altos. Estos resultados están corroborados por los obtenidos por otros autores, al comprobar que la cebada tenía mejores rendimientos que el trigo, triticale y avenas cuando se producía el estrés hídrico terminal. Esto era debido principalmente a la precocidad de la cebada, que le permitía adaptarse mejor a dichas condiciones ya que en condiciones de riego la cebada rendía menos que el trigo (LÓPEZ-CASTAÑEDA y RICHARDS, 1994). Por otra parte se ha comprobado que la variación en días necesarios para alcanzar la antesis explicaba entre el 48 y el 72% de la variación para el rendimiento del grano entre genotipos de cebada (MITCHELL y COL., 1996).

Al contrario de lo que ocurría para días a maduración, la correlación que hemos encontrado entre días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga y el periodo de llenado del grano fue alta ( $p=0,001$ ) y negativa para todos los años (Figura 4.1.3, C y D). Por tanto, los genotipos más precoces tenían un periodo de llenado del grano más largo y los más tardíos tenían los periodos de llenado del grano más cortos. Estos resultados indican que los genotipos más precoces “escapaban” del estrés hídrico más severo gracias a tener un desarrollo fenológico más rápido.

La influencia de la precocidad y el periodo de llenado del grano sobre el rendimiento se ha puesto de manifiesto para distintos cultivos. Así, en trigo se ha demostrado que en condiciones Mediterráneas semi-áridas, los genotipos con rendimientos más altos eran más precoces y tenían un periodo de llenado del grano ligeramente más largo (ANNICCHIARICO y PECETTI, 1995) y en cebada y guisante se ha visto que en estrés la maduración más temprana de la cebada hizo que el rendimiento fuera más alto en dichas condiciones mientras que en guisante el rendimiento en estrés se vio mucho más afectado debido al lento crecimiento que presentaba este cultivo (THOMAS Y COL., 1995).

De los resultados obtenidos podemos concluir que, en cebada, la precocidad es un carácter muy importante cuando el cultivo se desarrolla en condiciones de estrés hídrico terminal. Hay que tener en cuenta, además, que en nuestros experimentos la ventaja de la precocidad está disminuida frente a un cultivo en condiciones de campo normales ya que a los genotipos más precoces se les retiró el aporte de agua antes que a los más tardíos. En esta línea están los resultados obtenidos por OOSTEROM y ACEVEDO (1992 a, b y c). Estos autores observaron que en ambientes de tipo Mediterráneo era muy beneficioso para la adaptación del cultivo de cebada que la precocidad fuera suficiente para evitar la sequía de final del ciclo del cultivo, lo que explica la correlación positiva que encontraron entre la precocidad y el rendimiento del cultivo en dichas condiciones.

### *Conclusiones*

1. Los genotipos en estudio presentaron días para la emergencia de la espiga que variaron entre 142 y 164 días (en el cuatrienio 1993-1996).
2. Los días necesarios para la madurez fueron significativamente más altos en condiciones de riego que en condiciones de estrés.
3. Tanto en el bienio 1991-1992 como en el cuatrienio 1993-1996, se encontró una buena correlación lineal, positiva, entre los días para la emergencia de la espiga y los días para maduración.
4. La duración del periodo de llenado del grano se vio afectada por la temperatura, cuando ésta era suave el periodo se alargaba, mientras que temperaturas altas acortaban el periodo.
5. Las variedades más precoces presentaron periodos de llenado más largos, encontrándose una correlación negativa y significativa entre días para la emergencia de la espiga y duración del llenado del grano.

## **4.2 CARACTERES AGRONOMICOS**

### **4.2.1 RESULTADOS**

Los caracteres que vamos a estudiar en este apartado son: altura de la planta, peso de la paja e índice de cosecha. Como se hizo con los caracteres fenológicos, consideraremos en primer lugar los años 1991 y 1992 y a continuación los años 1993 a 1996.

#### **4.2.1.1 Altura de la planta**

Años 1991 y 1992

En la Tabla 4.2.1 se detalla la altura de la planta de los ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal. Se indican también los valores LSD de las fuentes de variación consideradas en el análisis de la varianza, así como sus niveles de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.1.

Debido a que todas las interacciones resultaron significativas, nos referiremos para el presente análisis de los resultados a la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT). Sus valores contenidos en la Tabla 4.2.1, para una más fácil visualización se han representado también en la Figura 4.2.1. En esta tabla se puede ver que la altura de las plantas el año 1992 fue mayor que el año 1991 en todos los genotipos, por tanto podemos decir que el año 1992 la altura de la planta fue significativamente más alta que el año 1991. La altura media del año 1992 fue de 111 cm, mientras que el año 1991 la altura media alcanzada fue sólo de 98 cm. La mayor altura alcanzada el año 1992 por todos los genotipos se debió, probablemente, a que este año se mejoró el suelo del refugio y se regaron todos los genotipos hasta que alcanzaron el mismo estado de desarrollo, lo que contribuyó a un mayor crecimiento de las plantas y finalmente a que los genotipos alcanzaran alturas más elevadas.

En la Tabla 4.2.1 se puede ver también que las alturas en regadío son mayores, salvo mínimas excepciones, que las alturas correspondientes en condiciones de estrés. Esto nos permite afirmar que la altura de las plantas fue significativamente mayor ( $p=0,001$ ) en riego

**Tabla 4.2.1.- Altura de la planta de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Altura de la planta (cm)					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	90	87	88,50	102	98	100,00
L40	112	109	110,50	115	115	115,00
L47	102	103	102,50	119	108	113,50
Tipper	106	91	98,50	120	117	118,50
Plaisant	101	95	98,00	118	104	111,00
Viva	92	86	89,00	116	98	107,00
Reinette	96	91	93,50	114	105	109,50
Albacete	103	104	103,50	120	110	115,00
Media	100,25	95,75	98,00	115,50	106,88	111,19

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	5,5***
Año (A)	2,75***
Tratamiento (T)	2,75***
G x A	7,78***
G x T	4,57*
A x T	2,28*
G x A x T	8,52**

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

**Tabla 4.2.2- Valores medios de los años 1991 y 1992 para la altura de la planta de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

	Altura de la planta (cm)		
	Riego	Estrés	Media *
L31	96,00	92,50	94,25 e
L40	113,50	112,00	112,75 a
L47	110,50	105,50	108,00 b
Tipper	113,00	104,00	108,50 b
Plaisant	109,50	99,50	104,50 b
Viva	104,00	92,00	98,00 d
Reinette	105,00	98,00	101,50 c
Albacete	111,50	107,00	109,25 b
Media **	107,88 a	101,31 b	104,59

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

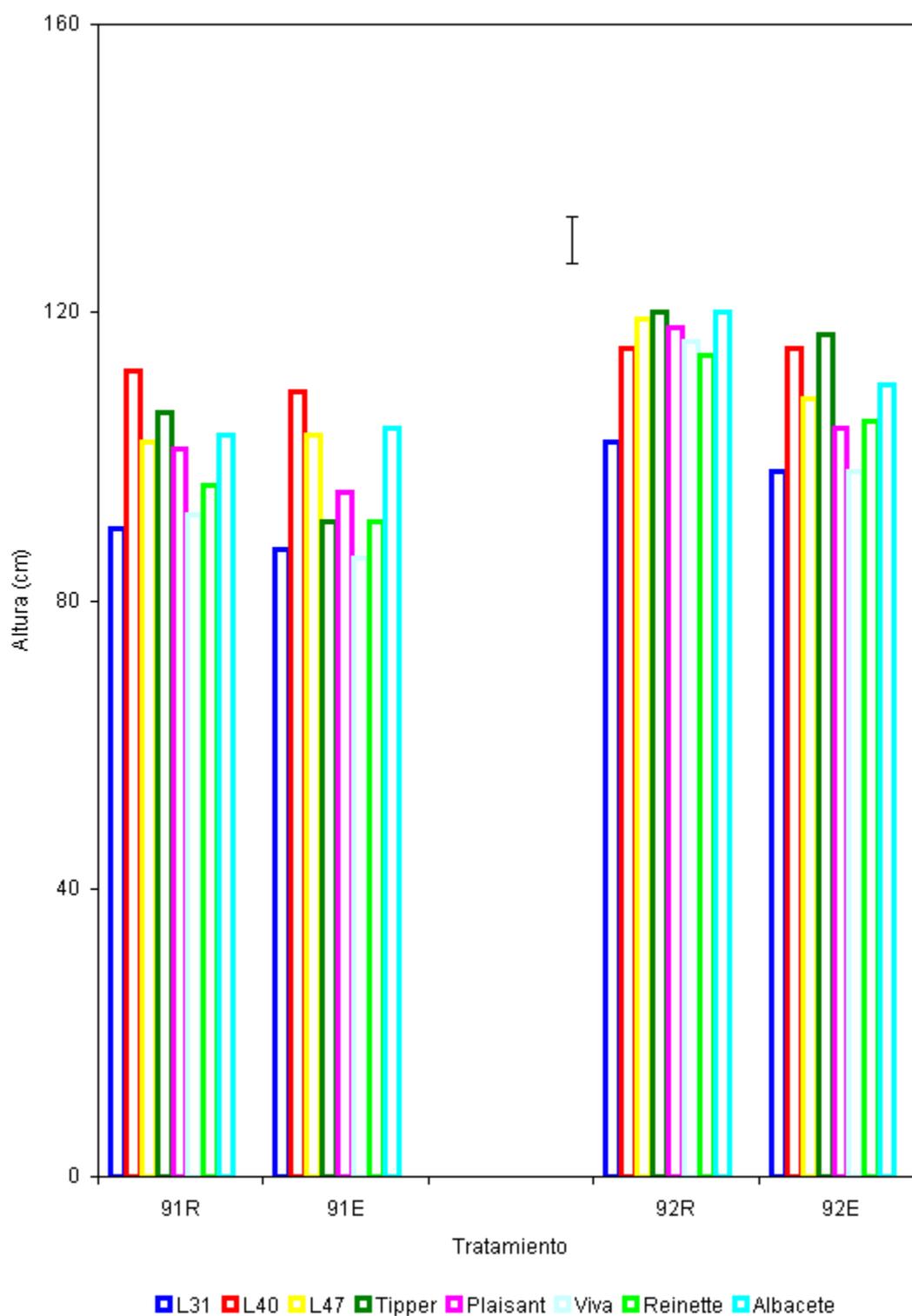


Figura 4.2.1.- Altura de la planta de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1991 y 1992. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

que en estrés tanto en 1991, con una altura media de 100 cm en riego y 96 cm en estrés, como en 1992 con una altura de 116 cm en riego y 107 cm en condiciones de estrés.

Teniendo en cuenta los valores medios de los dos años se puede ver que en riego la altura media fue significativamente mayor (108 cm) que en estrés (101 cm) y que la línea de mejora L40 con 113 cm fue significativamente más alta que los demás genotipos y L31 con 94 cm significativamente más baja que el resto de los genotipos estudiados (Tabla 4.2.2).

Haciendo el estudio de las interacciones podemos considerar que existen comportamientos diferentes entre los genotipos estudiados según los datos de la Tabla 4.2.1. Si ordenamos los ocho genotipos de mayor a menor altura dentro de cada año y tratamiento, se observa que la línea de mejora L31 y la variedad Reinette mejoraron su posición al pasar de riego a estrés los dos años. A la variedad Viva le ocurrió lo contrario ya que perdió posiciones en condiciones de estrés.

Si nos fijamos en las condiciones de estrés, que son las que más nos interesan, podemos decir que los genotipos que tuvieron una altura por encima de la media los dos años fueron las líneas de mejora L40 y L47 y la variedad comercial Albacete.

### Años 1993 a 1996

En la Tabla 4.2.3 se presentan los valores de la altura de la planta de los 12 genotipos estudiados en el periodo 1993 a 1996. Se indican los valores LSD de las fuentes de variación consideradas en el análisis de la varianza, así como su nivel de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.3.

Como ocurrió en el bienio 1991-92, debido a que todas las interacciones resultaron significativas, nos referiremos fundamentalmente para el presente análisis de los resultados a la interacción triple genotipo por año por tratamiento (GxAxT). Sus valores se muestran en la Tabla 4.2.3, y además para una visualización más fácil se han representado en la Figura 4.2.2.

**Tabla 4.2.3.- Altura de la planta de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Altura de la planta (cm)</i>											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	109	93	101,00	107	104	105,50	110	104	107,00	120	118	119,00
L40	111	116	113,50	123	123	123,00	124	118	121,00	140	133	136,50
L47	130	103	116,50	123	117	120,00	115	113	114,00	144	136	140,00
Tipper	121	96	108,50	109	122	115,50	109	105	107,00	130	127	128,50
Plaisant	115	91	103,00	130	129	129,50	116	106	111,00	129	116	122,50
Viva	115	95	105,00	118	98	108,00	104	95	99,50	119	113	116,00
Reinette	116	92	104,00	121	109	115,00	109	106	107,50	127	125	126,00
Albacete	136	123	129,50	144	123	133,50	117	114	115,50	146	151	148,50
Ruth	110	106	108,00	109	109	109,00	101	95	98,00	120	116	118,00
ND75	130	122	126,00	122	118	120,00	124	121	122,50	142	127	134,50
ND66	123	118	120,50	124	120	122,00	117	116	116,50	136	132	134,00
ND77	126	123	124,50	119	115	117,00	113	107	110,00	138	132	135,00
Media	120,17	106,50	113,33	120,75	115,58	118,17	113,25	108,33	110,79	132,58	127,17	129,88
LSD para los años 1993 a 1996												
Genotipo (G)			4,91***									
Año (A)			2,83***									
Tratamiento (T)			2,01***									
G x A			9,82***									
G x T			6,94***									
A x T			4,01***									
G x A x T			13,88***									

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

Al ser significativa la interacción triple no podemos comparar los años de forma directa, sin embargo, en los datos que se presentan en la Tabla 4.2.3 y en la Figura 4.2.2 se puede observar que en el año 1996, la altura media fue numéricamente mayor que la altura media de los años 1993, 1994 y 1995. La altura media para el año 1996 fue de 130 cm,

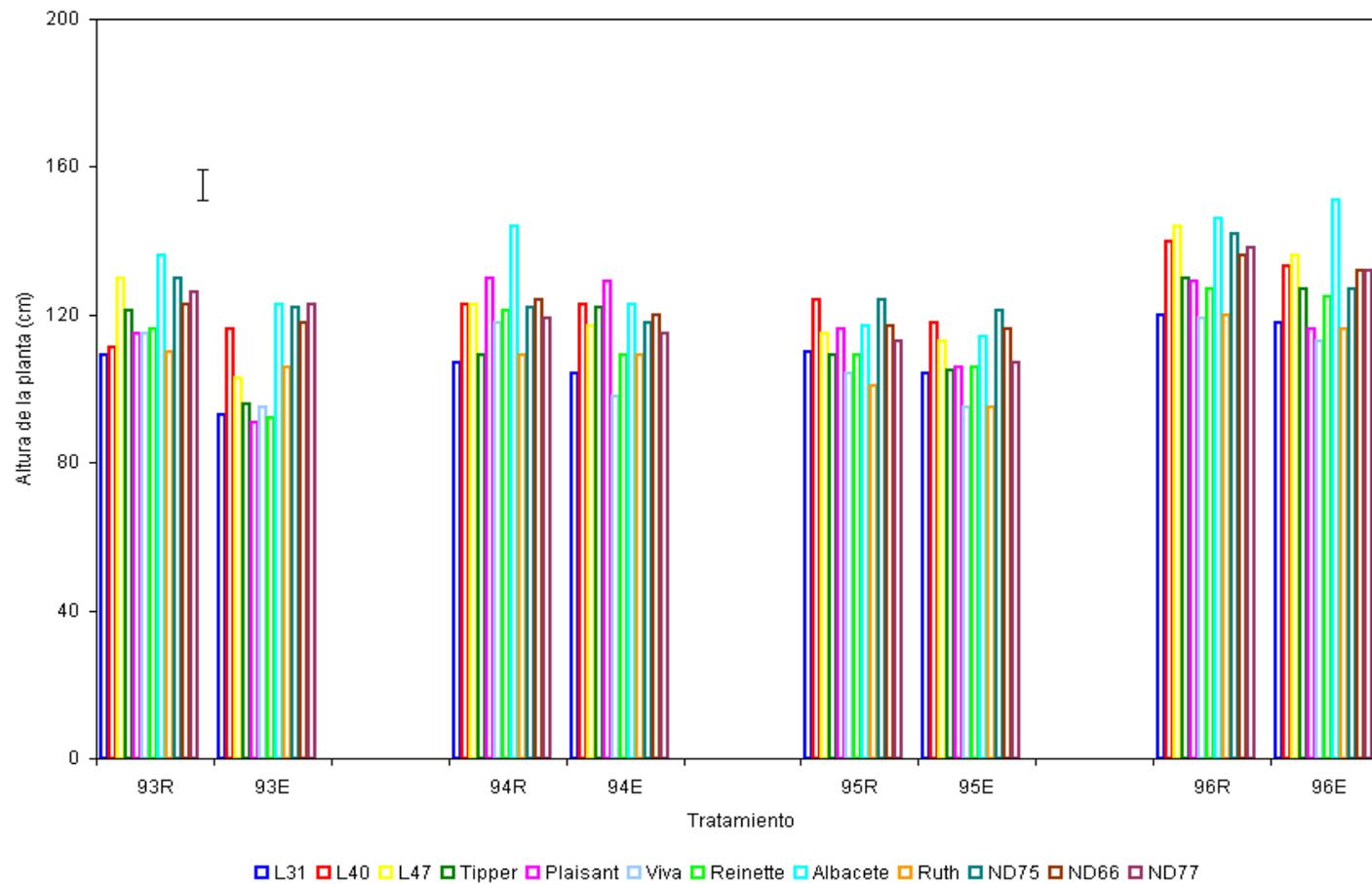


Figura 4.2.2.- Altura de la planta de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

mientras que los años 1993, 1994 y 1995 la altura media fue de 113 cm, 118 cm y 111 cm respectivamente (Tabla 4.2.3).

En esta tabla se observa que, como ocurría en el bienio 1991-92, los valores de las alturas en regadío eran siempre mayores que los correspondientes a las alturas en estrés. Esto nos permite afirmar que la altura de la planta fue significativamente mayor ( $p=0,001$ ) en riego que en estrés los cuatro años, con una altura media en 1993 de 120 cm en riego y 106 cm en estrés, en 1994 de 121 cm en riego y 116 cm en estrés, en 1995 de 113 cm en riego y 108 m en estrés y en 1996 de 133 cm en riego y 127 cm en condiciones de estrés hídrico.

Dentro de cada genotipo y año la altura de la planta fue generalmente mayor en riego que en estrés en los doce genotipos estudiados, aunque estas diferencias no fueron significativas mas que en algunos casos como se puede deducir de los valores de la Tabla 4.2.3 y de la Figura 4.2.2.

**Tabla 4.2.4- Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para la altura de la planta de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Altura de la planta (cm)		
	Riego	Estrés	Media *
L31	111,50	104,75	108,13 g
L40	124,50	122,50	123,50 bc
L47	128,00	117,25	122,63 cd
Tipper	117,25	112,50	114,88 ef
Plaisant	122,50	110,50	116,50 e
Viva	114,00	100,25	107,13 g
Reinette	118,25	108,00	113,13 f
Albacete	135,75	127,75	131,75 a
Ruth	110,00	106,50	108,25 g
ND75	129,50	122,00	125,75 b
ND66	125,00	121,50	123,25 bc
ND77	124,00	119,25	121,63 d
Media **	121,69 a	114,40 b	118,04

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

Al ordenar los doce genotipos de mayor a menor altura dentro de cada año y tratamiento, se observa que la línea de mejora L31 y L40 y la variedad Ruth mejoraron su posición al pasar de riego a estrés casi todos los años (L31 y L40 excepto 1995 y Ruth excepto 1996). A la variedad Plaisant le ocurrió lo contrario ya que perdió posiciones en condiciones de estrés todos los años excepto 1994.

Si nos fijamos en las condiciones de estrés, que son las que más nos interesan, podemos decir que los genotipos que tuvieron una altura por encima de la media los cuatro años fueron las líneas de mejora L40 y ND66 y la variedad comercial Albacete.

Teniendo en cuenta los valores medios de los cuatro años (Tabla 4.2.4) podemos decir que la altura media del control con 122 cm fue significativamente mayor que la del tratamiento con 114 cm de media. Albacete fue el más alto de todos los genotipos con 132 cm y la variedad Viva fue la más baja con 107 cm, seguida de L31 y Ruth que con 108 cm no diferían de forma significativa. Los demás genotipos presentaban valores de altura intermedios.

### **4.2.1.2 Peso de la paja**

Años 1991 y 1992

En la Tabla 4.2.5 se detalla el peso de la paja de los ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal. Se indican también los valores LSD de las fuentes de variación consideradas en el análisis de la varianza, así como sus niveles de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.5.

En relación con el hecho de ser la interacción AxT significativa, pero también por ser el peso medio de la paja del conjunto de los genotipos en 1991 en regadío mayor que en 1991 en seco, y ocurrir lo mismo en 1992, y teniendo en cuenta que los tratamientos (T) fueron también significativos, se puede considerar que el rendimiento de la paja en regadío (661 g/m<sup>2</sup>) fue significativamente superior ( $p=0,001$ ) al correspondiente en seco (570 g/m<sup>2</sup>) (Tabla 4.2.6).

**Tabla 4.2.5.- Peso de la paja de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de la paja (g m<sup>-2</sup>)</i>					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	417,76	463,92	440,84	728,32	676,47	702,40
L40	378,17	490,86	434,52	771,42	730,70	751,06
L47	518,29	557,85	538,07	1036,25	673,51	854,88
Tipper	538,21	442,44	490,33	906,87	671,68	789,28
Plaisant	491,65	446,30	468,98	763,22	614,43	688,83
Viva	526,71	406,60	466,66	733,11	584,94	659,03
Reinette	528,35	424,94	476,65	839,08	577,77	708,43
Albacete	497,94	529,57	513,76	897,41	824,33	860,87
Media	487,14	470,31	478,72	834,46	669,23	751,84

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	107,51**
Año (A)	69,41***
Tratamiento (T)	69,41***
G x A	NS
G x T	NS
A x T	98,16***
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

**Tabla 4.2.6.- Valores medios de los años 1991 y 1992 para el peso de la paja de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de la paja (g m<sup>-2</sup>)</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	573,04	570,20	571,62 b
L40	574,80	610,78	592,79 b
L47	777,27	615,68	696,48 a
Tipper	722,54	557,06	639,80 ab
Plaisant	627,44	530,37	578,90 b
Viva	629,91	495,77	562,84 b
Reinette	683,72	501,36	592,54 b
Albacete	697,68	676,95	687,31 a
Media **	660,80 a	569,77 b	615,28

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

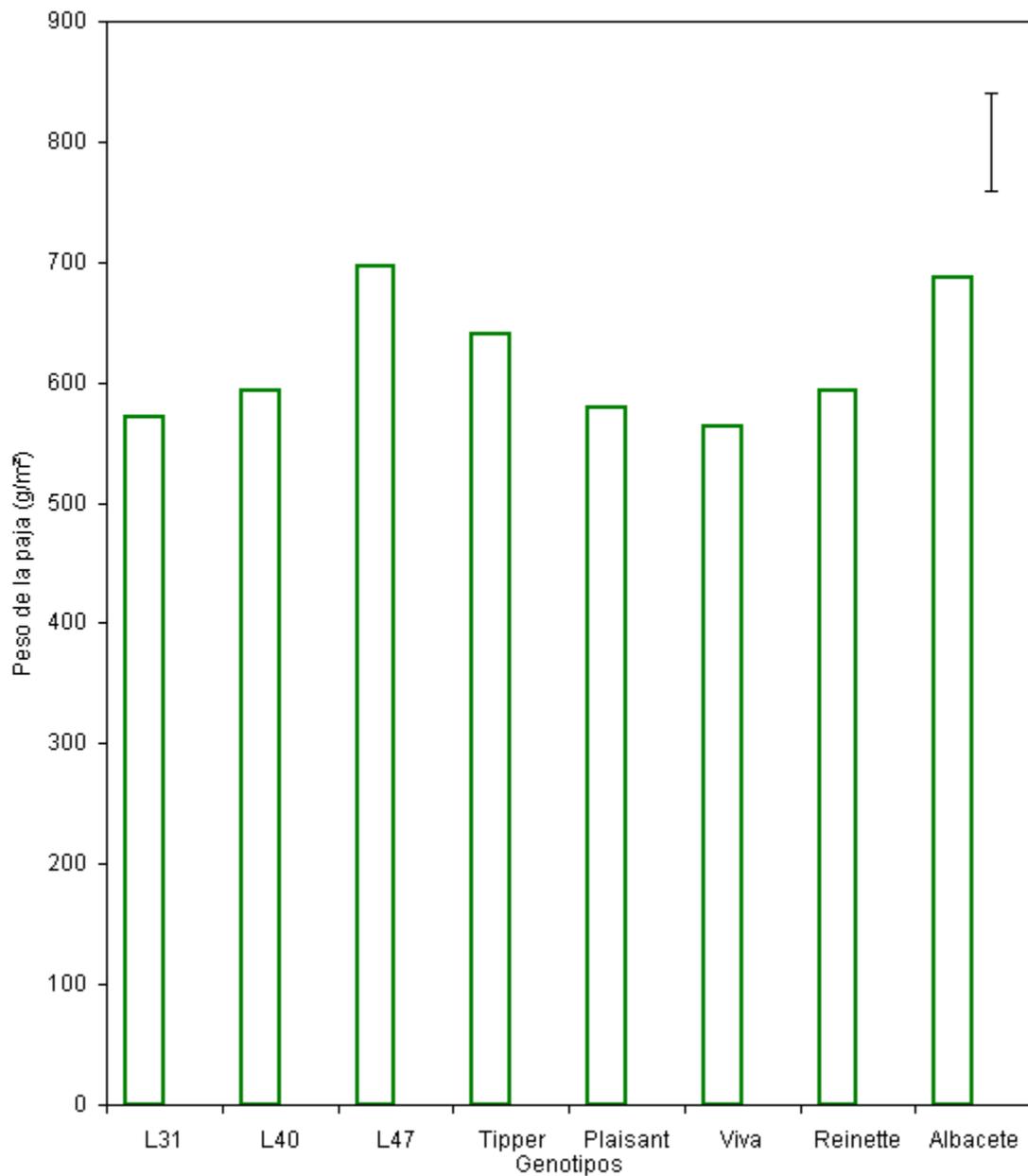


Figura 4.2.3.- Peso de la paja de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia independientemente de las condiciones de riego y de estrés hídrico los años 1991 y 1992. La barra vertical representa el valor LSD para los genotipos (G) para el nivel de significación del 5%.

Así mismo y en relación con la significación de la interacción AxT se puede observar que los rendimientos en paja en el año 1992 tanto en estrés como en regadío fueron superiores a los rendimientos en estrés y regadío de 1991, por lo que no existe inconveniente en afirmar que tal y como se indica en la Tabla 4.2.5, el rendimiento en paja en el año 1992 (752 g/m<sup>2</sup>) fue significativamente más alto que el rendimiento del año 1991 (479 g/m<sup>2</sup>). El mayor peso de la paja del año 1992 pudo deberse a la mejora del suelo y del riego que se practicó ese año. En la Figura 4.2.3 se representan para cada genotipo, los valores medios del rendimiento en paja en el bienio 1991-92, indicándose también el valor LSD (p=0,05), que nos permite la comparación de las medias.

Aunque se observaron diferencias en la producción de paja no siempre fue posible separar neta y significativamente las variedades. Como se ve en la Tabla 4.2.6, L47 fue la línea con más producción de paja, no significativamente diferente de Albacete y Tipper. Viva fue la variedad con producción más baja, no significativamente diferente de L31, Plaisant, Reinette, L40 y Tipper. En esta tabla se puede ver también que los valores medios del peso de la paja fueron significativamente más altos en riego que en estrés.

#### Años 1993 a 1996

En la Tabla 4.2.7 se reflejan los valores del peso de la paja de los 12 genotipos estudiados en el periodo 1993-96. Se indican los valores LSD de las fuentes de variación consideradas en el análisis de la varianza, indicándose su nivel de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.7.

Debido a que prácticamente todas las interacciones resultaron significativas, nos referiremos para el presente análisis de los resultados a la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT). Sus valores son precisamente los correspondientes a la Tabla 4.2.7, y además para una más fácil visualización se han representado en la Figura 4.2.4.

En dicha figura se puede observar que en el año 1993, los pesos de la paja de algunas de las variedades fueron significativamente más altos que los correspondientes al resto de los años. La media del peso de la paja fue para el año 1993 de 474 g/m<sup>2</sup>, mientras que en los tres años siguientes solo se obtuvieron los valores de, 413, 420 y 399 g/m<sup>2</sup> respectivamente.

Dentro de cada genotipo y año, los valores de la paja obtenidos en regadío fueron generalmente más altos numéricamente, que en secano, pero estas diferencias, como se puede calcular sobre los datos de la Tabla 4.2.7 y también comprobar de forma gráfica en la Figura 4.2.4 no fueron significativas más que en algunos casos.

**Tabla 4.2.7.- Peso de la paja de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de la paja (g m<sup>2</sup>)</i>											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	437,00	340,18	388,59	421,63	405,34	413,49	408,47	363,82	386,15	408,44	391,6	400,02
L40	458,46	441,44	449,95	472,13	418,33	445,23	498,99	468,66	483,83	541,41	378,21	459,81
L47	539,98	451,33	495,66	528,17	480,75	504,46	563,87	496,33	530,10	476,09	364,95	420,52
Tipper	652,25	433,81	543,03	487,42	458,12	472,77	460,11	458,94	459,53	470,72	439,83	455,28
Plaisant	598,53	416,48	507,51	452,02	387,78	419,90	470,6	476,71	473,66	504,65	415,65	460,15
Viva	684,82	563,57	624,20	436,71	374,48	405,60	428,91	382,05	405,48	307,23	273,02	290,13
Reinette	726,48	482,50	604,49	429,5	318,33	373,92	401,42	360,2	380,81	377,13	325,59	351,36
Albacete	759,80	456,67	608,24	490,68	454,12	472,40	461,43	356,74	409,09	510,99	491,91	501,45
Ruth	378,5	379,29	378,90	386,44	330,65	358,55	388,07	376,45	382,26	360,99	430,77	395,88
ND75	377,75	327,78	352,77	425,93	308,46	367,20	389,47	379,77	384,62	317,86	295,13	306,50
ND66	398,01	350,51	374,26	384,62	332,93	358,78	380,02	370,44	375,23	382,5	320,52	351,51
ND77	382,38	341,3	361,84	415,23	316,55	365,89	375,52	356,68	366,10	403,3	378,3	390,80
Media	532,83	415,41	474,12	444,21	382,15	413,18	435,57	403,90	419,74	421,78	375,46	398,62

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	54,56***
Año (A)	18,77*
Tratamiento (T)	22,27***
G x A	109,12***
G x T	NS
A x T	44,55***
G x A x T	120,55**

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

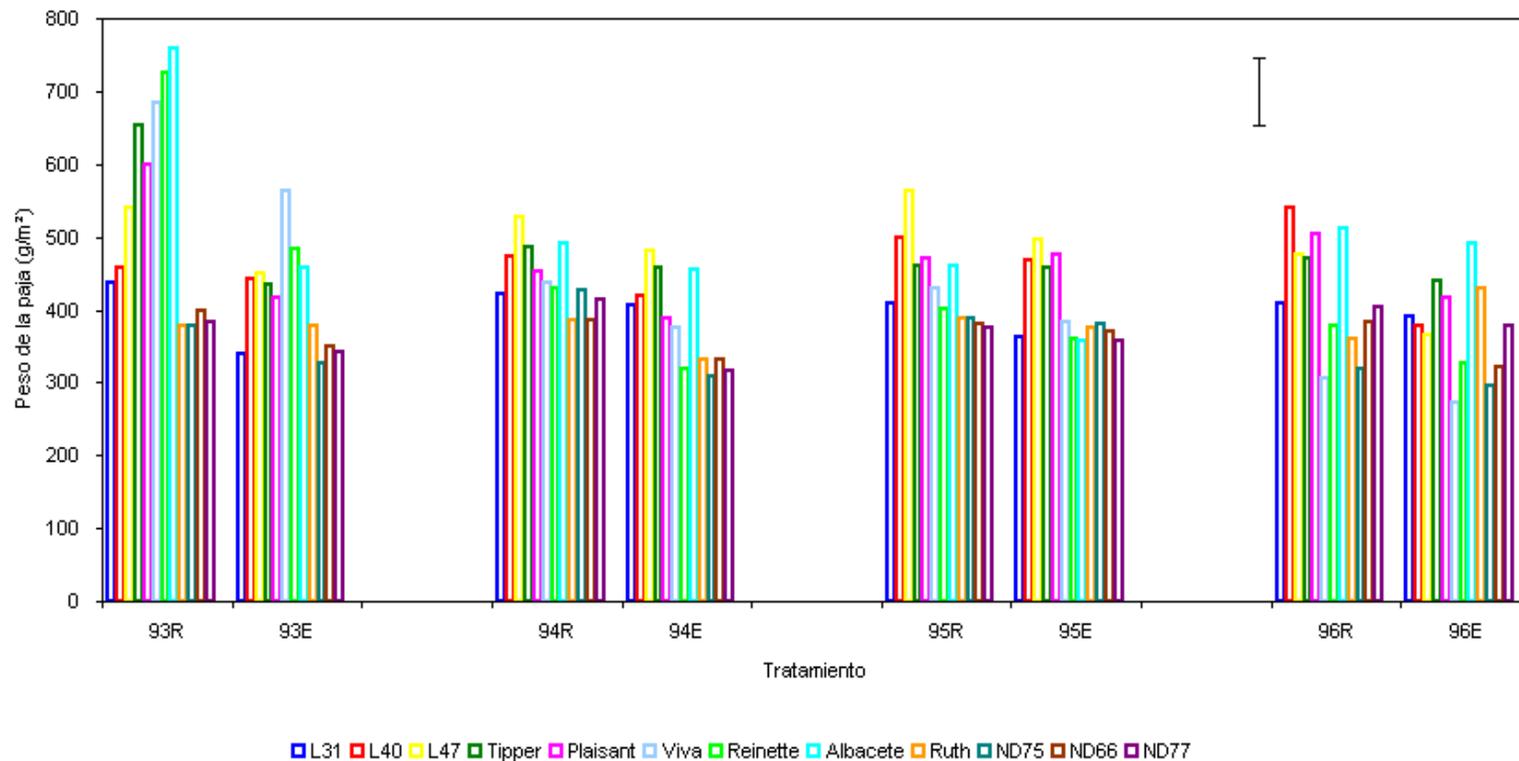


Figura 4.2.4.- Peso de la paja de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996, La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

Si se establecen, dentro de cada año y tratamiento las escalas de los genotipos ordenándolos de mayor a menor peso de paja, se puede observar que: La variedad Ruth mejoró su posición en la escala los cuatro años de ensayos, al pasar de riego a secano. La variedad Albacete, por el contrario perdió posiciones en esas circunstancias los años 1993, 1994 y 1995.

Fijándonos en las condiciones de secano que son las que más nos interesan podemos decir también, que las variedades que tuvieron una producción de paja por encima de la media los cuatro años fueron: Tipper y Plaisant y la línea L40, por debajo de la media estuvieron los cuatro años las líneas ND66 y ND75.

**Tabla 4.2.8- Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el peso de la paja de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Peso de la paja (g m <sup>-2</sup> )		
	Riego	Estrés	Media *
L31	418,89	375,24	397,06 cd
L40	492,75	426,66	459,70 ab
L47	527,03	448,34	487,68 a
Tipper	517,63	447,68	482,65 a
Plaisant	506,45	424,16	465,30 a
Viva	464,42	398,28	431,35 c
Reinette	483,63	371,66	427,64 bc
Albacete	555,73	439,86	497,79 a
Ruth	378,50	379,29	378,90 de
ND75	377,75	327,79	352,77 e
ND66	386,29	343,60	364,94 de
ND77	394,11	348,21	371,16 de
Media **	458,60 a	394,23 b	426,41

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

Considerando la media de los cuatro años (Tabla 4.2.8) se observa que los genotipos con mayor rendimiento en paja fueron Albacete, Plaisant, Tipper, L47, y L40 que no diferían entre ellos de forma significativa y los genotipos con el rendimiento en paja

significativamente más bajo fueron ND75, ND66, ND77 y Ruth. Como ocurría en el bienio 1991-92, el peso medio de la paja fue significativamente más alto en riego que en estrés.

#### 4.2.1.3 Índice de cosecha

Años 1991 y 1992

En la Tabla 4.2.9 se recogen los valores obtenidos para el índice de cosecha (IC) de los genotipos en estudio durante los años 1991 y 1992. Se indican los valores LSD de las distintas fuentes de variación contempladas en el análisis de la varianza, así como sus niveles de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.9.

Se aprecia que además de ser significativos los genotipos, años y tratamientos, también resultan significativas las interacciones: genotipo por tratamiento (GxT) y año por tratamiento (AxT).

Sin embargo los índices de cosecha en regadío son siempre mayores que en secano. Esto nos permite afirmar que el tratamiento de riego produjo un valor medio de índice de cosecha (0,35) que es significativamente superior ( $p=0,001$ ), al correspondiente al tratamiento de estrés (0,26) (Tabla 4.2.10).

De la misma forma en la Tabla 4.2.9 se puede observar que los índices de cosecha del año 1991 fueron superiores en los dos tratamientos a los índices de cosecha del año 1992. Esto nos permite afirmar que en el año 1991 el índice de cosecha medio (0,35) fue significativamente mayor ( $p=0,001$ ) (Tabla 8.4.2.9), que el correspondiente al año 1992 (0,26).

Una vez establecido lo anterior estamos en condiciones de decir que los genotipos resultaron también significativamente diferentes durante el bienio en estudio para el carácter índice de cosecha.

**Tabla 4.2.9.- Índice de cosecha de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Índice de cosecha</i>					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	0,41	0,35	0,38	0,34	0,24	0,29
L40	0,56	0,37	0,47	0,40	0,26	0,33
L47	0,33	0,30	0,32	0,24	0,24	0,24
Tipper	0,37	0,27	0,32	0,29	0,26	0,28
Plaisant	0,40	0,27	0,34	0,33	0,21	0,27
Viva	0,36	0,24	0,30	0,23	0,13	0,18
Reinette	0,41	0,31	0,36	0,31	0,28	0,30
Albacete	0,38	0,21	0,30	0,21	0,14	0,18
Media	0,40	0,29	0,35	0,29	0,22	0,26

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	0,06***
Año (A)	0,03***
Tratamiento (T)	0,03***
G x A	NS
G x T	0,05*
A x T	0,03*
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

**Tabla 4.2.10.- Valores medios de los años 1991 y 1992 para el índice de cosecha, de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Índice de cosecha</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	0,38	0,30	0,34 b
L40	0,48	0,32	0,40 a
L47	0,29	0,27	0,28 cd
Tipper	0,33	0,27	0,30 bc
Plaisant	0,37	0,24	0,30 bc
Viva	0,30	0,19	0,24 e
Reinette	0,36	0,30	0,33 b
Albacete	0,30	0,18	0,24 e
Media **	0,35 a	0,26 b	0,30

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

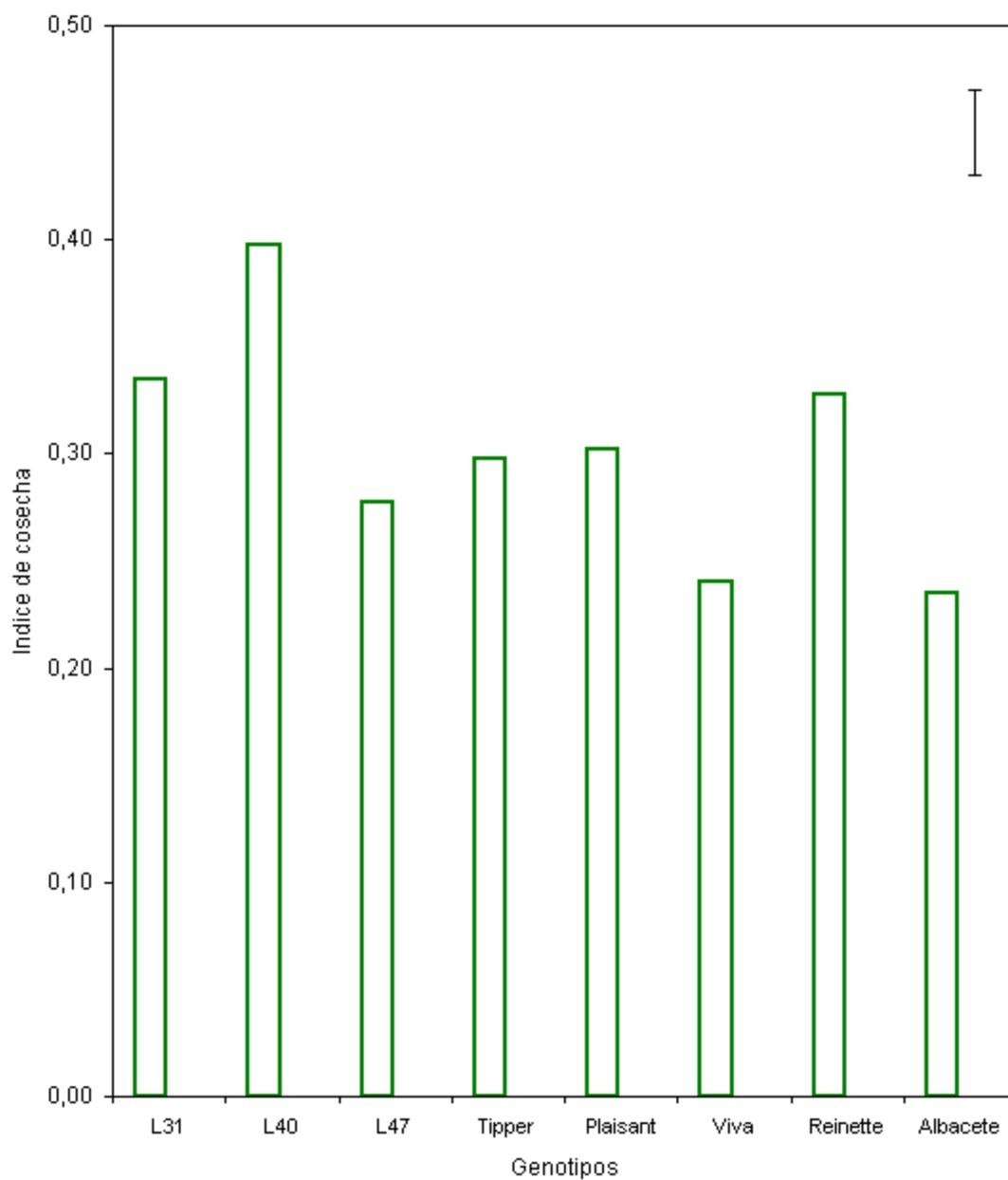


Figura 4.2.5.- Índice de cosecha de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia independientemente de las condiciones de riego y de estrés hídrico los años 1991 y 1992. La barra vertical representa el valor LSD para los genotipos (G) para el nivel de significación del 5%.

Si para proceder a comparar las medias de los genotipos (Tabla 4.2.10 y Figura 4.2.5), se utiliza el valor  $LSD = 0,04$  ( $p = 0,05$ ), se puede afirmar que la línea L40 mostró un valor de IC medio (0,40) significativamente superior al resto de los genotipos. A continuación y por orden decreciente se situaron: L31 (0,34), Reinette (0,33), Plaisant (0,30) y Tipper (0,30); siendo los tres genotipos de menor IC: L47 (0,28), Albacete (0,24) y Viva (0,24).

Hemos encontrado una correlación muy significativa entre índice de cosecha y días para la emergencia de la espiga tanto en riego ( $r = -0,87$ ;  $p = 0,001$ ) como en estrés ( $r = -0,91$ ;  $p = 0,001$ ).

### Años 1993 a 1996

En la Tabla 4.2.11 se representan los valores de los índices de cosecha calculados para los genotipos en estudio durante el cuatrienio 1993-96. Se representan también las fuentes de variación consideradas en el correspondiente análisis de la varianza, indicándose los valores LSD y su nivel de significación. Dado que existen diferencias significativas prácticamente en todas las interacciones se recurre al estudio de la triple interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT), para la interpretación de los resultados. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.2.11.

Aunque, por lo contenido en el párrafo anterior, estrictamente no estamos autorizados a comparar los resultados de los años, si se puede afirmar de forma indicativa, que el valor medio del IC fue más bajo en 1993 y 1995: 0,31 y 0,32 respectivamente, que en 1994 y 1996, años en los que se obtuvieron los valores 0,36 para el primero y 0,40 para el segundo.

Pasando al estudio de la interacción GxAxT, cuyos valores numéricos se representan en la Tabla 4.2.11 y que gráficamente, para facilitar su comprensión se han representado en la Figura 4.2.6 se puede afirmar lo que sigue: Dentro de cada genotipo y año el índice de cosecha disminuyó generalmente al pasar de las condiciones de regadío a las de estrés, siendo la mayor parte de las veces la diferencia significativa. La variedad Reinette en 1993 y la línea de mejora L47 en 1996 son algunas de las excepciones a la regla, ya que incrementaron el valor numérico de su IC al pasar de regadío a estrés, sin embargo en estos dos casos las diferencias entre los dos tratamientos no fueron significativas.

**Tabla 4.2.11.- Índice de cosecha (IC) de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996 cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Índice de cosecha											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	0,34	0,32	0,33	0,39	0,34	0,37	0,42	0,32	0,37	0,41	0,39	0,40
L40	0,40	0,34	0,37	0,52	0,43	0,48	0,41	0,31	0,36	0,48	0,46	0,47
L47	0,29	0,24	0,26	0,29	0,25	0,27	0,3	0,28	0,29	0,4	0,42	0,41
Tipper	0,27	0,22	0,25	0,32	0,28	0,30	0,37	0,25	0,31	0,41	0,38	0,40
Plaisant	0,30	0,17	0,24	0,39	0,29	0,34	0,3	0,24	0,27	0,42	0,29	0,36
Viva	0,24	0,16	0,20	0,3	0,25	0,28	0,26	0,24	0,25	0,37	0,33	0,35
Reinette	0,29	0,30	0,30	0,41	0,32	0,37	0,38	0,32	0,35	0,45	0,39	0,42
Albacete	0,31	0,25	0,28	0,36	0,28	0,32	0,26	0,25	0,26	0,39	0,32	0,36
Ruth	0,41	0,34	0,38	0,44	0,36	0,40	0,35	0,3	0,33	0,44	0,35	0,40
ND75	0,43	0,37	0,40	0,42	0,38	0,40	0,4	0,32	0,36	0,47	0,42	0,45
ND66	0,40	0,38	0,39	0,4	0,38	0,39	0,36	0,31	0,34	0,45	0,42	0,44
ND77	0,40	0,38	0,39	0,4	0,39	0,40	0,38	0,33	0,36	0,43	0,4	0,42
Media	0,34	0,29	0,31	0,39	0,33	0,36	0,35	0,29	0,32	0,43	0,38	0,40

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	0,03***
Año (A)	0,02***
Tratamiento (T)	0,01***
G x A	0,06***
G x T	0,04***
A x T	NS
G x A x T	0,05*

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente.

Independientemente de que cualquier pareja de valores de la Tabla 4.2.11 pueden ser comparados entre si para verificar si son o no diferentes, para obtener una visión más de conjunto de estos datos, se han construido unas escalas, de la siguiente forma: Dentro de cada tratamiento y año se ordenan los genotipos por orden decreciente de valor IC, y así poder determinar si el paso de condiciones de riego a estrés modifica su posición respecto a ese valor. Los resultados obtenidos fueron:

Año 1993:

Mejoran posición: Tipper, L47, Reinette, ND66 y ND77

Mantienen posición: L40, L31 y Viva

Pierden posiciones: ND75, Ruth, Plaisant y Albacete

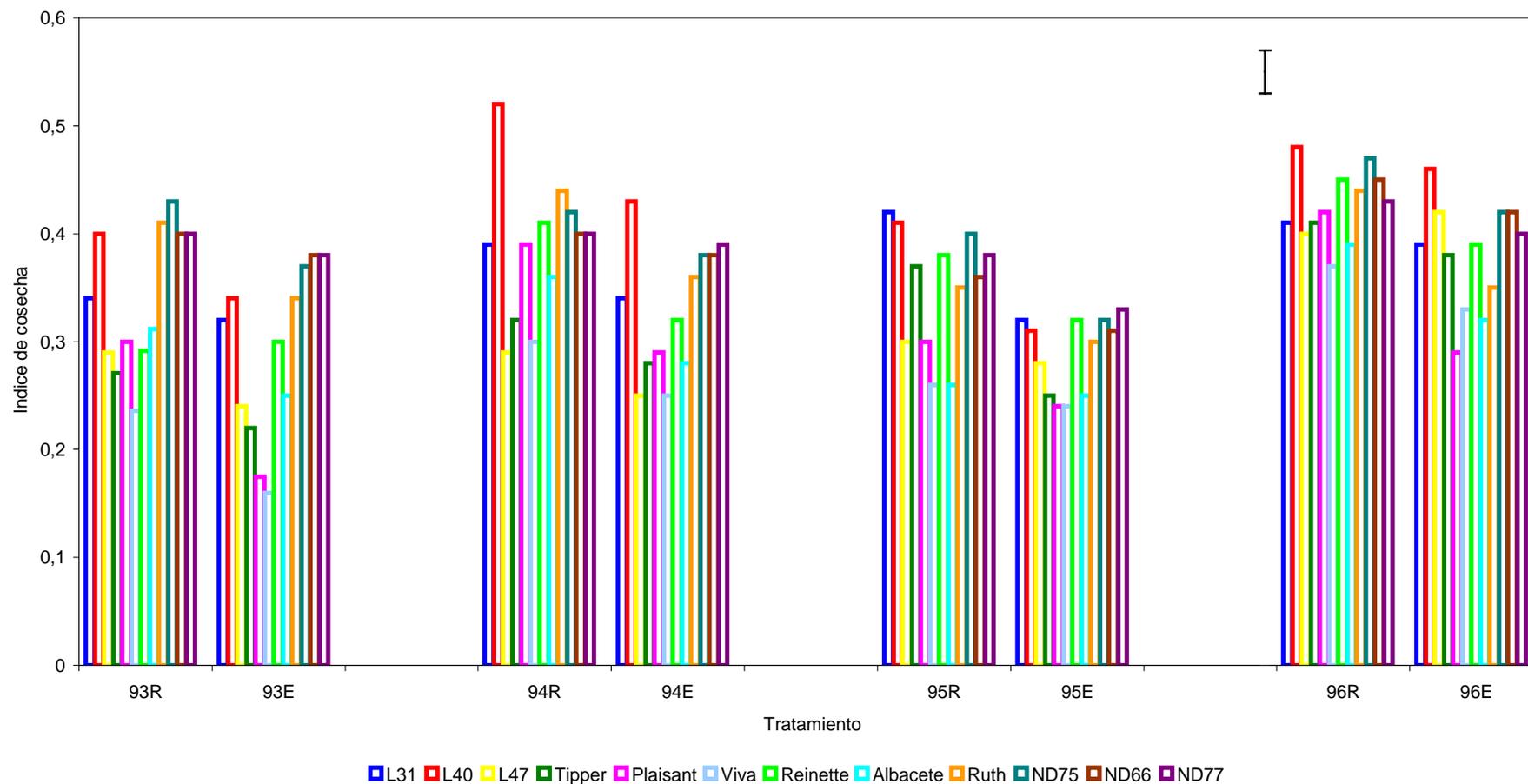


Figura 4.2.6.-Indice de cosecha de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

Año 1994:

Mejoran su posición: L47, Tipper, L31, ND77 y ND66

Mantienen posición: L40

Pierden posiciones: ND75, Ruth, Requette, Plaisant,  
Albacete y Viva

Año 1995:

Mejoran su posición: Albacete, L47, Ruth, ND66, Requette, ND75 y ND77

Mantiene posición: Viva

Pierden posiciones: L31, L40, Tipper y Plaisant

Año 1996:

Mejoran su posición: Viva, L47, Tipper, L31 y ND77

Mantienen posición: L40, ND75, ND66 y Albacete

Pierden posiciones, Requette, Ruth y Plaisant.

**Tabla 4.2.12- Valores medios de los años 1993 , 1994, 1995 y 1996 para el índice de cosecha, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Índice de cosecha</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	0,39	0,34	0,37 de
L40	0,45	0,39	0,42 a
L47	0,32	0,30	0,31 f
Tipper	0,34	0,28	0,31 f
Plaisant	0,35	0,25	0,30 f
Viva	0,29	0,24	0,27 g
Requette	0,38	0,33	0,36 e
Albacete	0,33	0,28	0,30 f
Ruth	0,41	0,34	0,37 cde
ND75	0,43	0,37	0,40 ab
ND66	0,40	0,37	0,39 bcd
ND77	0,40	0,38	0,39 bc
Media **	0,38 a	0,32 b	0,35

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

Una ojeada a los anteriores datos y la introducción del concepto de frecuencia para ayudar a estimar su mayor o menor bondad, nos permite afirmar que los únicos genotipos que fueron capaces de mejorar su posición en las escalas, al pasar de riego a estrés, todos los años fueron las líneas de mejora: L47, ND77 y ND66.

El estudio de los valores medios de índice de cosecha para el cuatrienio (Tabla 4.2.12) nos permite afirmar que las líneas de mejora L40 y ND75 tuvieron los valores de índice de cosecha significativamente más altos, 0,42 y 0,40 respectivamente y la variedad Viva con un valor de 0,27 tenía el índice de cosecha significativamente más bajo, presentando los genotipos estudiados valores intermedios. En esta tabla se observa también que el índice de cosecha medio en riego fue significativamente más alto que en estrés.

Otro punto de vista, que permite ponderar nuestros datos, en el que también se introduce el concepto de frecuencia es considerar qué genotipos consiguieron valores de índice de cosecha por encima de la media en condiciones de estrés, durante los cuatro años del estudio, estos fueron:

Líneas de mejora: L31 y L40 (ICARDA)  
ND66, ND75 y ND77 (CIMMYT)  
Variedades: Reinette (excepto 1994), Ruth (excepto 1996),

Para ver si es suficiente tener un buen índice de cosecha en condiciones de hidratación óptima, que lógicamente disminuirá en condiciones de estrés, o si además de un buen índice de cosecha potencial debemos buscar caracteres responsables específicamente de mejorar relativamente el valor del índice de cosecha en condiciones de sequía, se estudió si existía una correlación lineal entre los valores medios de los índices de cosecha de los genotipos en estudio, en condiciones de regadío, en los años de experimentación, con los valores de los índices de cosecha correspondientes en sequía. Se hicieron dos correlaciones una para el periodo 1991-92 y otra para 1993-96. Los resultados fueron:

IC estrés = a + b x IC regadío;      a:0,06; b:0,58; r=0,76; p=0,05 para 1991-92 y  
a:-0,03; b:0,93; r=0,90; p=0,001 para 1993-96

De lo anterior se deduce que un buen IC en condiciones de buena hidratación del cultivo supone probablemente un buen índice (algo menor), en condiciones de sequía.

Sin embargo no hay que olvidar que al pasar de condiciones de riego a estrés hídrico siempre hay genotipos que mejoran su posición en la escala de IC y que durante el periodo 1993-96 fueron tres las líneas de mejora, L47, ND66 y ND77, capaces de realizar este adelantamiento los cuatro años del experimento. Las líneas ND66 y ND77 no se ensayaron en 1991-92, pero L47 sí y mejoró su posición en esos dos años.

Todo esto indica que, en nuestras condiciones experimentales, un buen índice de cosecha mostrado en condiciones de abundancia de agua es deseable, pero puede ser complementado por caracteres que ayudan a mantener ese índice de cosecha relativamente elevado en condiciones de sequía.

Como en el bienio 1991-92, hemos obtenido una correlación lineal negativa y muy significativa entre índice de cosecha y días para la emergencia de la espiga en riego ( $r = -0,62$ ;  $p = 0,001$ ) y en estrés ( $r = -0,64$ ;  $p = 0,001$ ).



## 4.2.2 DISCUSIÓN

La altura de las plantas, para el conjunto de los genotipos, disminuyó un 6 % en estrés respecto al control, tanto en el bienio 1991-92 (Tabla 4.2.2) como en el cuatrienio 1993-96 (Tabla 4.2.4). Esta disminución se reflejó en el peso de la paja de los distintos genotipos que fue un 13 % más bajo para los años 1991 y 1992 (Tabla 4.2.6) y un 14 % para los años 1993 a 1996 (Tabla 4.2.8).

MITCHELL Y COL., (1996) encontraron una correlación positiva y significativa entre días a antesis y producción de biomasa en condiciones de sequía pero no en riego. Esta correlación se explica porque los genotipos que tenían el ciclo más largo los habían sembrado antes con lo que dispusieron de más tiempo para extraer el agua disponible en el suelo. En nuestro caso hemos encontrado una correlación baja entre los días a emergencia de la espiga y peso de la paja y entre días a emergencia de la espiga y altura de la planta, no significativa al 5% en riego ni en estrés, para el conjunto de los genotipos estudiados. Es posible que esta baja correlación se deba a que la siembra se realizó en la misma fecha para todos los genotipos y el tratamiento de estrés hídrico se inició cuando las plantas alcanzaron el estado de hoja bandera, de modo que cuando el efecto del estrés empezó a ser efectivo, las plantas estaban en un estado de desarrollo muy avanzado afectando menos el tratamiento a la altura de las plantas, al peso de la paja y por tanto a la producción de biomasa. Esto explica también la baja diferencia encontrada entre el control y el tratamiento para estos dos caracteres.

La disminución media del índice de cosecha en estrés respecto al control regado fue del 26% para los años 1991 y 1992 (Tabla 4.2.10) y del 16% para los años 1993 a 1996 (Tabla 4.2.12). En trigo duro también se ha observado una disminución del índice de cosecha en condiciones de estrés severo que se atribuyó a una reducción en el tamaño de la espiga (GIUNTA Y COL., 1993).

Las variaciones encontradas entre genotipos para el índice de cosecha estaban asociada con la precocidad tanto el control regado ( $r=-0,62$ ;  $p=0,001$ ) como en el tratamiento de estrés hídrico ( $r=-0,64$ ;  $p=0,001$ ). Los años 1991 y 1992 la línea de mejora L40 que fue la más precoz (Tabla 4.1.1) presentó el valor medio de índice de cosecha más alto 0,40 (Tabla

4.2.10), mientras que las variedades Albacete y Viva que fueron las más tardías tuvieron el valor medio de índice de cosecha más bajo, 0,24.

Para los años 1993 a 1996 los resultados estaban en la misma línea siendo L40 con un valor medio de 0,42 y ND75 con un índice de cosecha de 0,40 (Tabla 4.2.12) los genotipos con valores de IC más altos. Estos genotipos estaban en el grupo de los más precoces (Tabla 4.1.2), mientras que la variedad Viva con un índice de cosecha de 0,27 presentó el valor más bajo y fue la más tardía.

La relación del índice de cosecha y la precocidad en ambientes de sequía al final del ciclo del cultivo se ha observado en distintos cultivos de cereales (LÓPEZ-CASTAÑEDA Y RICHARDS, 1994). Estos autores observaron que los cultivares que florecían más tarde tenían menor rendimiento del grano y menor índice de cosecha. En cebada concretamente también se ha encontrado una correlación negativa entre días a anthesis e índice de cosecha (MITCHELL Y COL., 1996).

El índice de cosecha proporciona una estima de la eficiencia de la conversión de materia seca a rendimiento del grano (BAKER Y GEBEYEHOU, 1982). Teniendo en cuenta los valores medios de los años 1993 a 1996, que incluyen los doce genotipos de cebada estudiados, podemos decir que Albacete, L47 y Plaisant con peso de la paja de 498, 488 y 465 gramos por metro cuadrado (Tabla 4.2.8), fueron menos eficientes en la conversión de materia seca a grano. Estos genotipos tenían los pesos de la paja más altos mientras que los índices de cosecha eran los más bajos, 0,30, 0,31 y 0,30 respectivamente (Tabla 4.2.12). Sin embargo, las líneas de mejora ND75, ND66, ND77, L31 y la variedad Ruth tenían los índices de cosecha más altos, con valores de 0,40, 0,39, 0,39, 0,37 y 0,37 después de L40 con un IC de 0,42, y el peso de la paja era el más bajo, 353, 365, 371, 397 y 379 gramos por metro cuadrado, lo que es indicativo de una mayor eficiencia en la conversión de materia seca al grano. CANTERO-MARTÍNEZ Y COL. (1995) también observaron que la cebada con menor peso de la paja tenía el índice de cosecha más alto que la que tenía mayor peso de la paja, atribuyéndolo a una mayor capacidad de translocación de fotoasimilados de la primera. En maíz también se ha comprobado que la tolerancia a la sequía de los genotipos va unida a una mayor capacidad de translocación de asimilados y a índices de cosecha más altos (EDMEADES Y COL., 1999).

### *Conclusiones*

1. El tratamiento de riego favoreció ligeramente el crecimiento en altura de las plantas de los genotipos de cebada estudiados.
2. La cantidad de paja cosechada se incrementó, aunque no de forma muy acusada, en los tratamientos regados si se compara con los tratamientos de sequía.
3. El índice de cosecha disminuyó de forma importante en condiciones de estrés respecto al control.
4. El índice de cosecha está asociado con la precocidad de forma significativa en riego y en estrés mientras que no hay una correlación significativa para la altura de la planta y peso de la paja con la precocidad.

### **4.3 RENDIMIENTO Y COMPONENTES DEL RENDIMIENTO**

#### **4.3.1 RESULTADOS**

##### **4.3.1.1 Rendimiento del grano**

De igual modo que se hizo con los caracteres fenológicos y agronómicos, al estudiar el rendimiento y sus componentes: número de espigas por metro cuadrado, número de granos por espiga y peso de mil granos, se consideran por separado los años 1991 y 1992 de los años 1993 a 1996 debido a que el número de genotipos estudiados fue distinto. En el bienio 1991-92 se incluyeron ocho genotipos en los ensayos, mientras que en el cuatrienio 1993-96 fueron doce los genotipos estudiados.

##### **Años 1991 y 1992**

Los años 1991 y 1992 presentaron un rendimiento muy similar para el conjunto de los genotipos estudiados. La media del rendimiento el año 1991 fue de  $250 \text{ g m}^{-2}$  y el año 1992 de  $257 \text{ g m}^{-2}$ , no existiendo diferencias significativas entre los dos años (Tabla 4.3.1). El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.1.

Para el estudio detallado del rendimiento de los genotipos, por ser significativas las interacciones genotipo por año (GxA), genotipo por tratamiento (GxT) y año por tratamiento (AxT), ver Tabla 4.3.1, hemos considerado la interacción triple, genotipo por año por tratamiento (GxAxT), que también es significativa ( $p=0,05$ ) y la representamos en la Figura 4.3.1, así como el valor LSD correspondiente.

Tanto en 1991 como en 1992 los rendimientos fueron significativamente más bajos en estrés que en riego para todos los genotipos excepto L31 y L47 en 1991 que, aunque tuvieron rendimientos más bajos en estrés que en riego, las diferencias no fueron significativas (Tabla 4.3.1). Esto se debió a que este año se dejaron de regar todos los genotipos a la vez, cuando los genotipos de precocidad intermedia alcanzaron el estado de hoja bandera, lo que favoreció el rendimiento en estrés de los genotipos más precoces (L31, L40 y L47). Las diferencias de

**Tabla 4.3.1.- Rendimiento de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Rendimiento ( $g\ m^{-2}$ )					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	288,79	243,30	266,05	346,98	205,97	276,48
L40	389,59	280,16	334,88	486,04	253,68	369,86
L47	258,15	226,80	242,48	314,59	203,40	259,00
Tipper	311,64	154,67	233,16	380,90	240,74	310,82
Plaisant	309,06	163,84	236,45	321,89	147,91	234,90
Viva	290,74	126,62	208,68	207,17	85,31	146,24
Reinette	360,70	191,74	276,22	363,53	203,69	283,61
Albacete	269,19	142,38	205,79	224,65	131,08	177,87
Media	309,73	191,19	250,46	330,72	183,97	257,35

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	46,32***
Año (A)	NS
Tratamiento (T)	23,16***
G x A	65,51***
G x T	50,74**
A x T	19,24*
G x A x T	54,43*

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

**Tabla 4.3.2.-Valores medios de los años 1991 y 1992 para el rendimiento de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Rendimiento( $g\ m^{-2}$ )		
	Riego	Estrés	Media *
L31	317,89	224,64	271,26 b
L40	437,82	266,92	352,37 a
L47	286,37	215,10	250,74 bc
Tipper	346,27	197,71	271,99 b
Plaisant	315,48	155,88	235,68 c
Viva	248,96	105,97	177,46 d
Reinette	362,12	197,72	279,92 b
Albacete	246,92	136,73	191,83 d
Media **	320,23 a	187,58 b	253,90

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

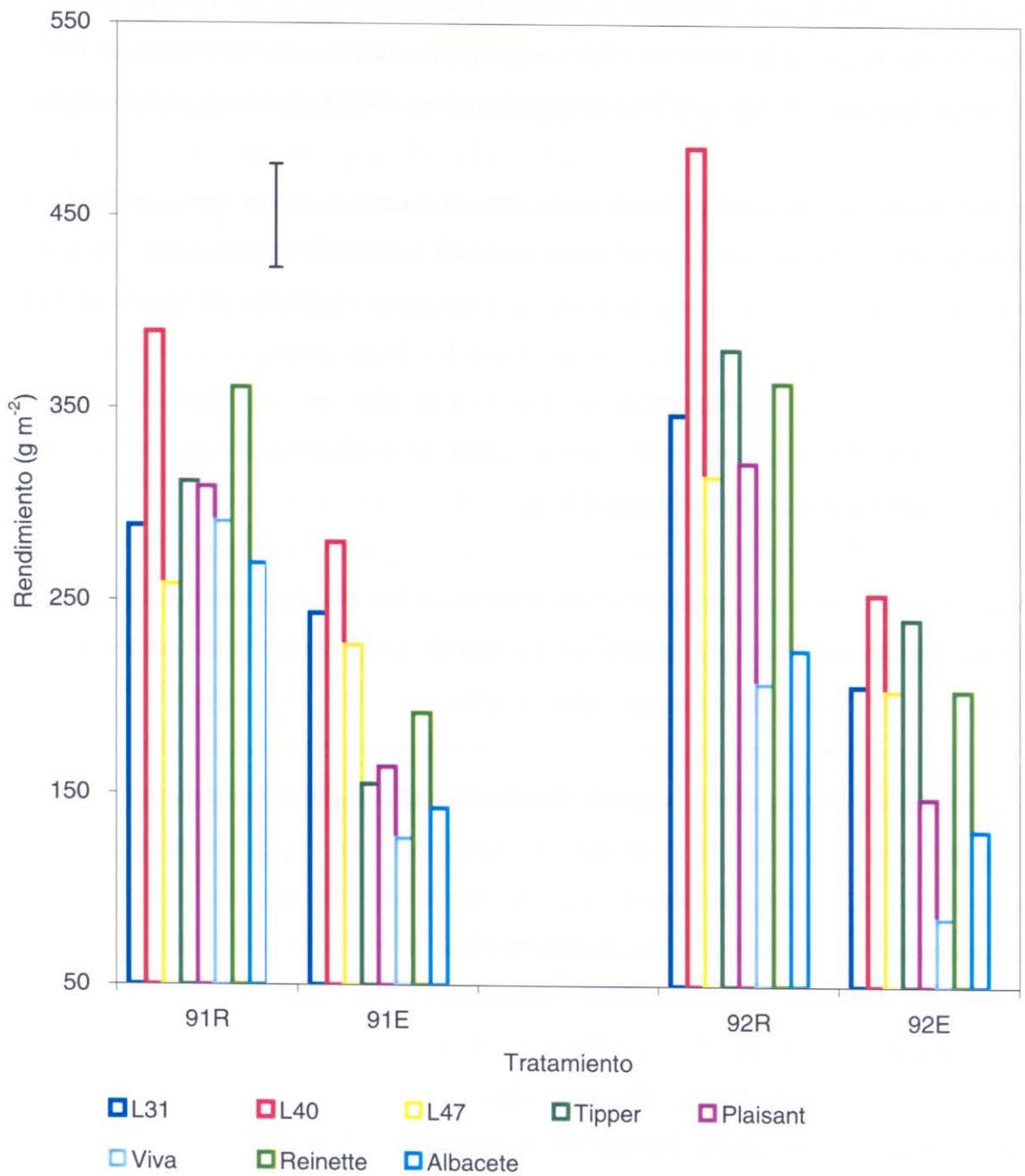


Figura 4.3.1.- Rendimiento del grano de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1991 y 1992. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

L40 entre riego y estrés sí fueron significativas debido a su rendimiento potencial sobresaliente.

Si se tratase de elegir un genotipo con elevado rendimiento potencial, L40 fue superior a todas las demás excepto a Reinette en 1991 y significativamente superior a todas en 1992. En condiciones de regadío Albacete y Viva se significaron en 1992 por su menor rendimiento.

Si nos fijamos en las condiciones de estrés, que son las que más nos interesan desde el punto de vista de la tolerancia a la sequía, vemos que L40, a pesar de su importante caída de rendimiento entre riego y estrés, siguió teniendo un rendimiento numéricamente más alto en estrés en 1991 y significativamente más alto que todos los demás genotipos excepto L31. El año 1992, en estrés, aunque numéricamente fue la más alta, no fue significativamente diferente de Tipper, Reinette, L31 y L47. En otro grupo con rendimientos significativamente más bajos se encontraron Plaisant, Albacete y Viva.

Para analizar mejor el comportamiento relativo de los genotipos en condiciones de riego y estrés se establecieron unas escalas en las que dentro de cada año y tratamiento se ordenaron los genotipos de mayor a menor rendimiento.

Establecidas estas escalas para 1991 se puede observar que al pasar de riego a estrés:

Mejoran su posición: L31 y L47

Se mantienen: L40 y Albacete

Bajan de posición: Reinette, Tipper, Plaisant y Viva

En 1992 ocurre lo siguiente, al pasar de riego a estrés:

Mejoran su posición: L31 y L47

Se mantienen: L40, Tipper, Albacete y Viva

Bajan de posición: Reinette y Plaisant

Se puede observar que en los dos años estudiados los genotipos L31 y L47 mejoraron su rendimiento relativo al pasar de regadío a estrés y que también en ambos años los genotipos L40 y Albacete mantuvieron sus posiciones sin bajar en la escala cuando se produjo la sequía.

Este hecho nos sugiere que estos cuatro genotipos deben poseer algún mecanismo que les permite tolerar de alguna forma el estrés hídrico terminal, y que este mecanismo no existe o está más pobremente representado en el resto de los genotipos estudiados.

Considerando los valores medios del rendimiento en grano para los dos años se comprueba que el rendimiento medio en regadío, 320 g m<sup>-2</sup> fue, como era esperable, significativamente más alto ( $p=0,001$ ) (Tabla 8.4.3.2) que el correspondiente en secano, 188 g m<sup>-2</sup> (Tabla 4.3.2). Entre los genotipos, L40 tuvo el rendimiento significativamente más alto, le siguen Requette, Tipper y L31, siendo Albacete y Viva las que presentan los rendimientos significativamente más bajos.

#### Años 1993 a 1996

El rendimiento en el año 1995 fue significativamente más bajo que en el resto de los otros tres años (Tabla 4.3.3). El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.3. Las diferencias en rendimiento más aparentes se dieron entre los años 1996, que tiene el rendimiento más alto, y el año 1995 que tiene el rendimiento más bajo. El rendimiento más alto del año 1996 pudo estar influido por las condiciones climatológicas de ese año al final del ciclo del cultivo. Las temperaturas máximas de la última quincena de abril y primera de mayo fueron algo más bajas y la humedad relativa más alta, lo que favoreció el llenado del grano de los distintos genotipos y consecuentemente el rendimiento. El rendimiento más bajo del año 1995 pudo ser afectado por problemas de falta de uniformidad en el suelo ya que se apreciaron rodales con síntomas de acumulación de sales que en algunas zonas del refugio, principalmente en la parte del control regado, afectaron al crecimiento de las plantas obteniéndose espigas de menor tamaño. Estos problemas del suelo fueron paliados en 1996.

Los rendimientos en el tratamiento de estrés fueron significativamente más bajos que en el control regado ( $p=0,001$ ) para todos los genotipos todos los años excepto Viva, Albacete, Ruth, ND66 y ND77 el año 1995 (Tabla 4.3.3). Estos genotipos tenían rendimientos más altos en el control que en el tratamiento aunque no eran significativamente más altos. Esto se debió a los problemas de suelo mencionados anteriormente.

Como en el apartado anterior, al ser significativas las interacciones GxA, GxT y AxT, consideramos la interacción triple, GxAxT, que también es significativa ( $p=0,01$ ), para establecer las diferencias entre genotipos y la representamos en la Figura 4.3.2, así como el valor LSD correspondiente.

De igual forma que se establecieron unas escalas para estudiar el rendimiento en cada interacción año por tratamiento para 1991 y 1992, también a continuación se analizan los escalas correspondientes a los años 1993, 1994, 1995 y 1996:

**Tabla 4.3.3.- Rendimiento de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Rendimiento ( $g\ m^{-2}$ )											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	271,80	194,38	333,09	322,98	219,72	271,35	283,53	218,99	251,26	280,52	251,88	266,20
L40	399,03	296,45	347,74	496,84	303,85	400,35	393,1	245	319,05	496,48	303,57	400,03
L47	262,98	152,86	207,92	246,69	170,8	208,75	274,58	202,89	238,74	315,17	256,92	286,05
Tipper	280,51	153,81	217,16	270,12	198,38	234,25	273,85	191,25	232,55	323,02	266,04	294,53
Plaisant	290,55	104,30	197,42	300,01	188,16	244,09	224,62	181,57	203,10	372,7	171,87	272,29
Viva	236,24	121,65	178,94	214,29	130,62	172,46	165,58	127,92	146,75	185,87	131,02	158,45
Reinette	349,82	216,46	283,14	296,07	168,05	232,06	250,39	183,63	217,01	303,88	206,52	255,20
Albacete	374,62	183,50	279,06	244,77	189,73	217,25	176,38	146,4	161,39	315,53	225,79	270,66
Ruth	286,89	226,93	256,91	336,43	252,55	294,49	235,86	195,99	215,93	288,38	232,27	260,33
ND75	314,62	214,5	264,56	369,38	223,97	296,68	289,22	216,02	252,62	285,25	203,52	244,39
ND66	293,23	240,89	267,06	296,49	243,22	269,86	234,54	202,47	218,51	310,71	234,48	272,60
ND77	280,58	226,72	253,65	319,25	242,23	280,74	262,59	225,38	243,99	297,83	255,05	276,44
Media	303,41	194,37	248,89	309,44	210,94	260,19	255,35	194,79	225,07	314,61	228,24	271,43

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	28,80***
Año (A)	16,63***
Tratamiento (T)	11,76***
G x A	57,60***
G x T	40,73***
A x T	23,51***
G x A x T	63,63**

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

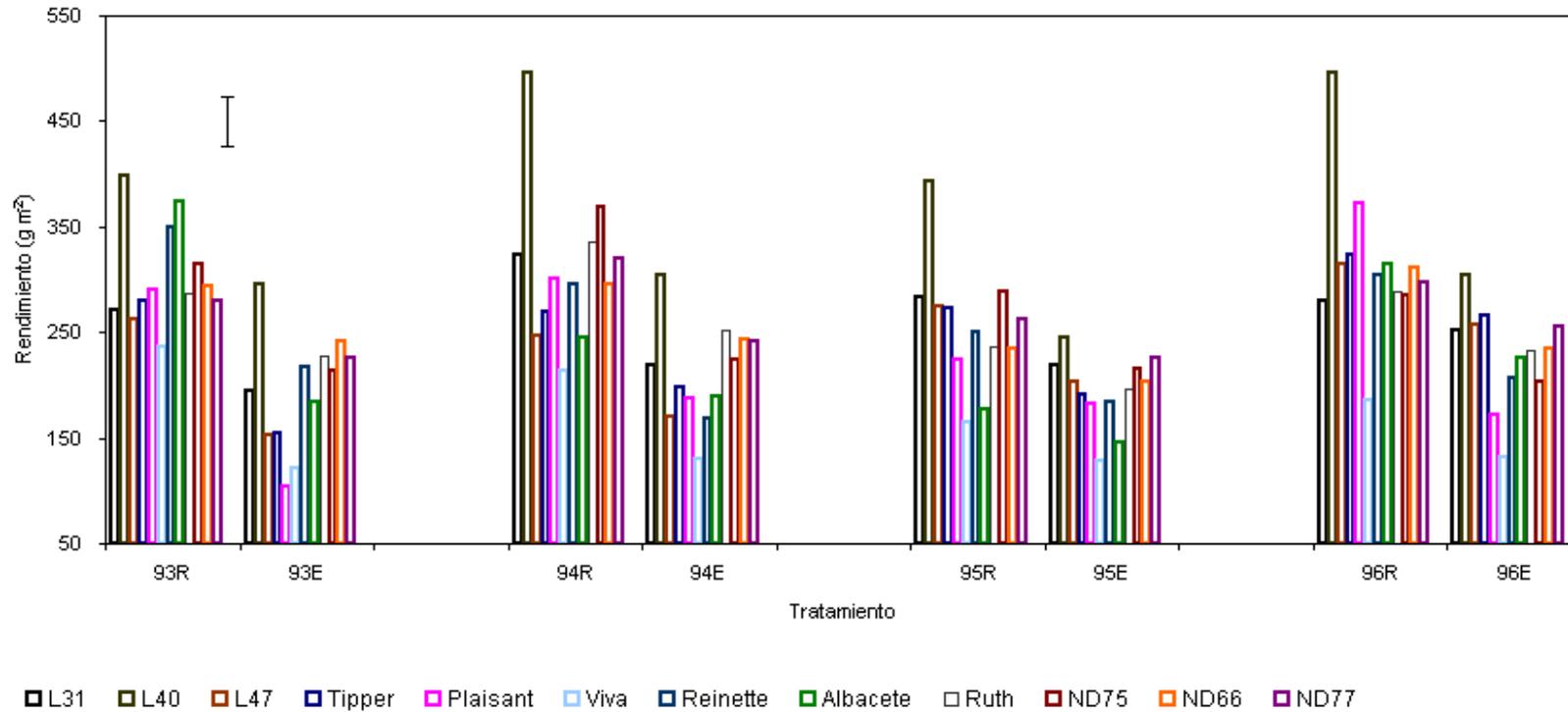


Figura 4.3.2.- Rendimiento del grano de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

Año 1993:

Mejoran su posición al pasar de riego a estrés:

Notablemente: ND66, ND77, Ruth, L31

Ligeramente: L47 y Viva

Se mantienen: L40 y Tipper

Bajan de posición: Notablemente: Albacete y Plaisant,  
Algo menos Reinette y ND75

Año 1994:

Mejoran su posición: Ruth ND66, ND77, Tipper y Albacete

Se mantienen: L40, L47 y Viva

Bajan de posición: ND75, L31, Plaisant y Reinette

Año 1995:

Mejoran su posición: ND77, ND66 y Ruth

Se mantienen: L40, L31, Plaisant, Albacete y Viva

Bajan de posición: ND75, L47, Tipper y Reinette

Año 1996:

Mejoran su posición: Tipper, L47, ND77, Ruth y L31

Se mantienen: ND66, ND75, L40 y Viva

Bajan de posición: Plaisant, Albacete y Reinette

Todo lo anterior nos confirma que el rendimiento, es muy poco heredable.

La línea de mejora L40 fue en regadío significativamente más productiva que cualquier otra en 1994, 1995 y 1996 y sólo comparable a Albacete y Reinette en el año 1994.

En condiciones de estrés los genotipos L31, L40, ND66, ND77 y Ruth produjeron rendimientos iguales o por encima de la media los cuatro años a los que nos referimos (Tabla 4.3.3).

Hay variedades que sistemáticamente empeoraron su posición en estrés como Reinette y Plaisant (esta última mantuvo su posición en el año 1995), mostrando una mayor susceptibilidad a la sequía.

Por el contrario hay genotipos que sistemáticamente mejoraron su posición en la escala en condiciones de estrés como: ND66, ND77 y Ruth (ND66 mantuvo su posición estable en 1996). Todo esto es indicativo de que existe una mejor disposición para tolerar la sequía por parte de determinados genotipos. Además se puede decir que la línea de mejora L40 mantuvo su primera posición en las distintas escalas, todos los años, e independientemente de que el tratamiento fuera de riego o de estrés.

**Tabla 4.3.4.- Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el rendimiento de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Rendimiento( $g\ m^{-2}$ )		
	Riego	Estrés	Media *
L31	289,71	221,24	255,48 bcd
L40	446,36	287,22	366,79 a
L47	274,86	195,87	235,36 ef
Tipper	286,88	202,37	244,62 def
Plaisant	296,97	161,47	229,22 f
Viva	200,49	127,80	164,15 g
Reinette	300,04	193,67	246,85 cdef
Albacete	277,83	186,36	232,09 f
Ruth	286,89	226,94	256,91 bcd
ND75	314,62	214,50	264,56 bc
ND66	283,74	230,27	257,00 bcd
ND77	290,06	237,35	263,70 bc
Media **	295,70 a	207,09 b	251,40

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

La media del rendimiento en regadío para los cuatro años,  $296\ g\ m^{-2}$  fue, como era esperable, significativamente mayor ( $p=0,001$ ) (Tabla 8.4.3.4) que la correspondiente en secano que sólo alcanzó el valor de  $207\ g\ m^{-2}$  (Tabla 4.3.4). Los genotipos con rendimientos más altos, después de L40 con  $367\ g\ m^{-2}$  fueron: ND75, ND77 y L31, con 265, 264 y  $255\ g\ m^{-2}$ , siendo la variedad Viva con  $164\ g\ m^{-2}$  la que presentó el rendimiento significativamente más bajo.

En conexión con esto también podemos decir que se puede establecer una correlación lineal entre los rendimientos obtenidos en condiciones de estrés hídrico por los genotipos en estudio, durante el periodo 1993-96, y los rendimientos correspondientes en las parcelas regadas (rendimiento en estrés  $\text{g m}^{-2} = 58,58 + 0,48 \text{ rendimiento potencial } \text{g m}^{-2}$ ;  $r=0,66$  y  $p=0,001$ ).

Lo anterior nos indica que de forma general se puede afirmar que, en nuestras condiciones experimentales, cuanto mayor es el rendimiento potencial mayor es el rendimiento en sequía. Sin embargo esto no anula el reconocimiento, expresado tres párrafos más arriba, de que con independencia del rendimiento potencial, hay variabilidad en la capacidad de los genotipos para la tolerancia a la sequía.

### ***Rendimiento relativo e índice de rendimiento relativo***

Para estimar mejor la capacidad de tolerancia a la sequía, a partir de los datos de rendimiento, se puede estudiar también el rendimiento relativo de los genotipos, que es el cociente de dividir el rendimiento en estrés por el rendimiento potencial. También se puede estudiar el índice de rendimiento relativo, que se obtiene dividiendo el rendimiento relativo de un genotipo por el rendimiento relativo medio de los genotipos en estudio.

En la Tabla 4.3.5 se representan los valores del rendimiento relativo para los genotipos en estudio, durante los años 1993, 1994, 1995 y 1996. En la última columna de la tabla se representan los valores medios. Realizado el correspondiente análisis de la varianza para dar validez estadística a los resultados, la comparación de medias se realizó utilizando el test de Duncan, para un nivel de significación del 5%, de manera que los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes.

De acuerdo con lo anterior, podemos decir que las líneas de mejora ND77 y ND66, y la variedad Ruth, presentaron un mejor comportamiento frente a la sequía, siendo significativamente más tolerantes que las variedades Plaisant, Viva y ReINETTE y que la línea de mejora L40.

En un grupo intermedio podemos situar a las líneas L31, L47 y ND75 y las variedades Albacete y Tipper. Más detalles de la significación al comparar genotipos, pueden deducirse del contenido de la tabla.

En la Figura 4.3.3 se ha representado, para cada genotipo en estudio durante el periodo 1993-96, en abscisas el valor medio del índice de rendimiento relativo (IRR), y en ordenadas el valor medio de los rendimientos en condiciones de riego y estrés.

Sobre este gráfico se puede decir que los puntos situados a la derecha del valor 1 para las abscisas tienen mecanismos de tolerancia más eficaces que la media. Así mismo se observa que valores de rendimiento en regadío por encima de  $296 \text{ g m}^{-2}$  y en condiciones de estrés hídrico por encima de  $207 \text{ g m}^{-2}$ , implican resultados superiores a la media.

**Tabla 4.3.5. Medias de los rendimientos relativos de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia.**

Genotipo	<i>Rendimiento relativo</i>				Media*
	Año 1993	Año 1994	Año 1995	Año 1996	
L31	0,72	0,68	0,77	0,90	0,77 ab
L40	0,74	0,61	0,62	0,61	0,65 bc
L47	0,58	0,69	0,74	0,82	0,71 abc
Tipper	0,55	0,73	0,70	0,82	0,70 abc
Plaisant	0,36	0,63	0,81	0,46	0,57 c
Viva	0,51	0,61	0,77	0,70	0,65 bc
Reinette	0,62	0,57	0,73	0,68	0,65 bc
Albacete	0,49	0,78	0,83	0,72	0,70 abc
Ruth	0,79	0,75	0,83	0,81	0,79 a
ND75	0,68	0,61	0,75	0,71	0,69 abc
ND66	0,82	0,82	0,86	0,75	0,81 a
ND77	0,81	0,76	0,86	0,86	0,82 a
Años**	0,64 c	0,69 bc	0,77 a	0,74 ab	

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los años cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

De acuerdo con lo anterior se puede afirmar lo siguiente de los genotipos que nos ocupan:

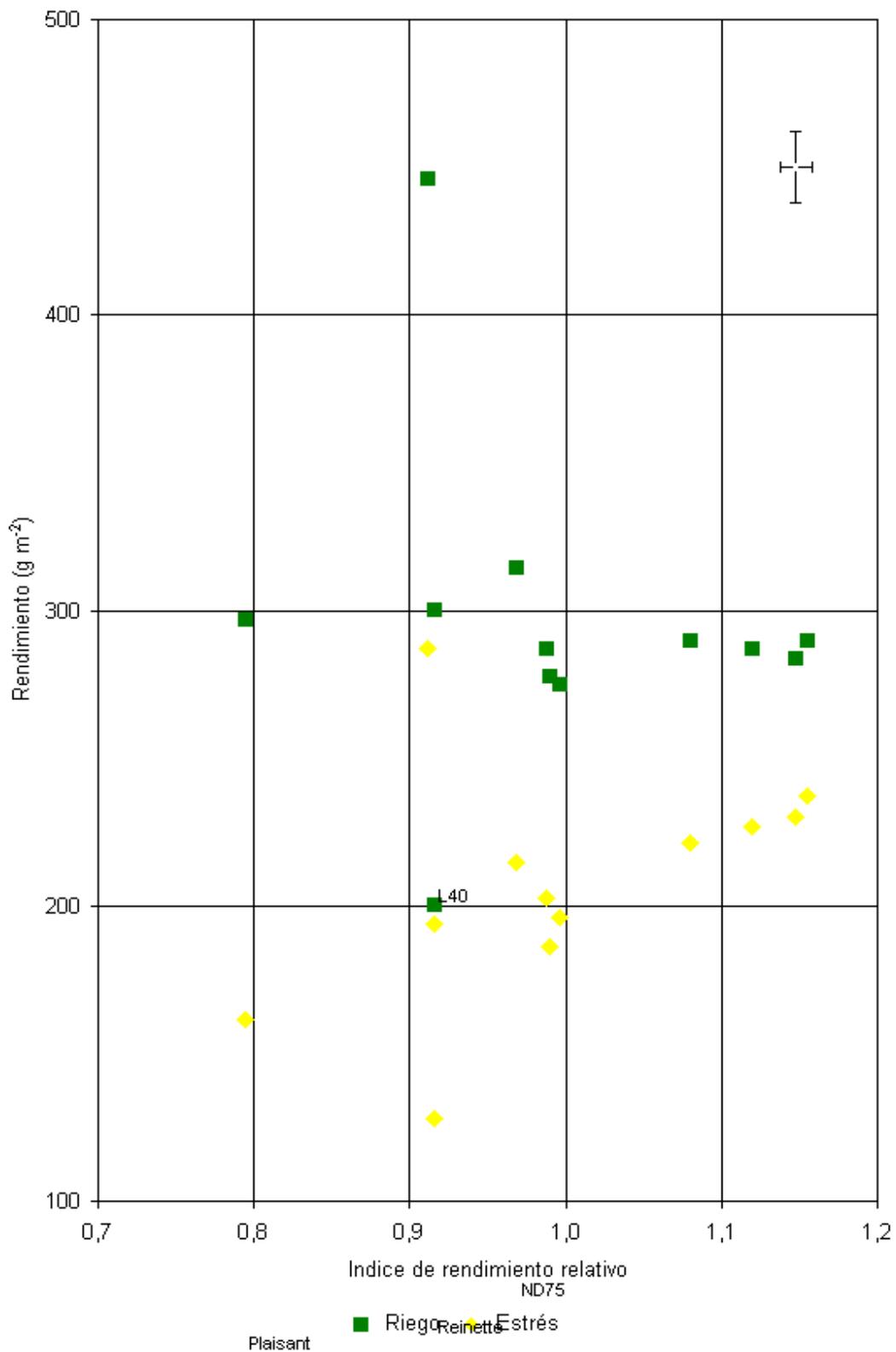


Figura 4.3.3.- Índice de rendimiento relativo y rendimiento medio de los años 1993 a 1996 de doce genotipos de cebada en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal. La barra vertical representa el valor LSD para el peso del grano, interacción genotipo por tratamiento (GxT). La barra horizontal representa el valor LSD para el índice de rendimiento relativo para los genotipos (G).

La línea L40 presentó un rendimiento extraordinario en regadío y también un buen rendimiento en seco, pero éste último no se puede atribuir a su índice de rendimiento relativo que es bajo, sino más bien a su extraordinario rendimiento potencial.

La variedad Plaisant presentó un rendimiento en regadío cercano a la media y un bajo índice de rendimiento relativo, en consecuencia su rendimiento en sequía fue bajo. Un comportamiento parecido mostró la variedad ReINETTE.

La variedad Viva mostró un bajo rendimiento en regadío y un índice de rendimiento relativo inferior a la unidad, lo que la convirtió en la variedad con menos rendimiento en condiciones de estrés.

Las líneas de mejora ND77, ND66, la variedad Ruth y algo menos la línea L31, mostraron un rendimiento cercano a la media en condiciones de regadío y valores de índice de rendimiento relativo superiores a uno, lo que hace de estos genotipos los de mejor comportamiento en seco. Con rendimiento en regadío también semejante a la media pero con valores de índices de rendimiento relativo más bajos se sitúan: L47, Tipper, ND75 y Albacete.

#### **4.3.1.2 Número de espigas por metro cuadrado**

Años 1991 y 1992

En el año 1992 el número de espigas por metro cuadrado, 373 fue superior al de 1991, que solo alcanzó la cifra de 283. Esta diferencia es significativa ( $p=0,01$ ) como se puede ver en la Tabla 4.3.6. El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.6.

Aunque el número de espigas por metro cuadrado en regadío para el conjunto de los genotipos fue mayor 293 y 412, que en condiciones de estrés hídrico 274 y 334 para los años 1991 y 1992 respectivamente, al ser significativa la interacción triple genotipo por año por tratamiento (GxAxT), nos centraremos en comparar los resultados de la misma, que se representan en la Figura 4.3.4.

**Tabla 4.3.6.- Número de espigas por metro cuadrado de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Nº espigas m <sup>2</sup>					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	336	362	349	487	406	447
L40	215	250	233	347	318	333
L47	219	371	295	456	396	426
Tipper	337	235	286	508	466	487
Plaisant	238	205	222	331	273	302
Viva	370	238	304	408	211	310
Reinette	370	324	347	489	403	446
Albacete	258	204	231	272	202	237
Media	292,88	273,63	283	412,25	334,38	373

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	47,73***
Año (A)	18,48**
Tratamiento (T)	23,87***
G x A	67,51***
G x T	67,51***
A x T	33,75***
G x A x T	73,94**

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05, 0,01, 0,001 respectivamente.

**Tabla 4.3.7-Valores medios de los años 1991 y 1992 para el número de espigas por metro cuadrado de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Nº espigas m <sup>2</sup>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	412	384	398 a
L40	281	284	283 cd
L47	338	384	361 b
Tipper	423	351	387 ab
Plaisant	285	239	262 de
Viva	389	225	307 c
Reinette	430	364	397 a
Albacete	265	203	234 e
Media **	353 a	304 b	328

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

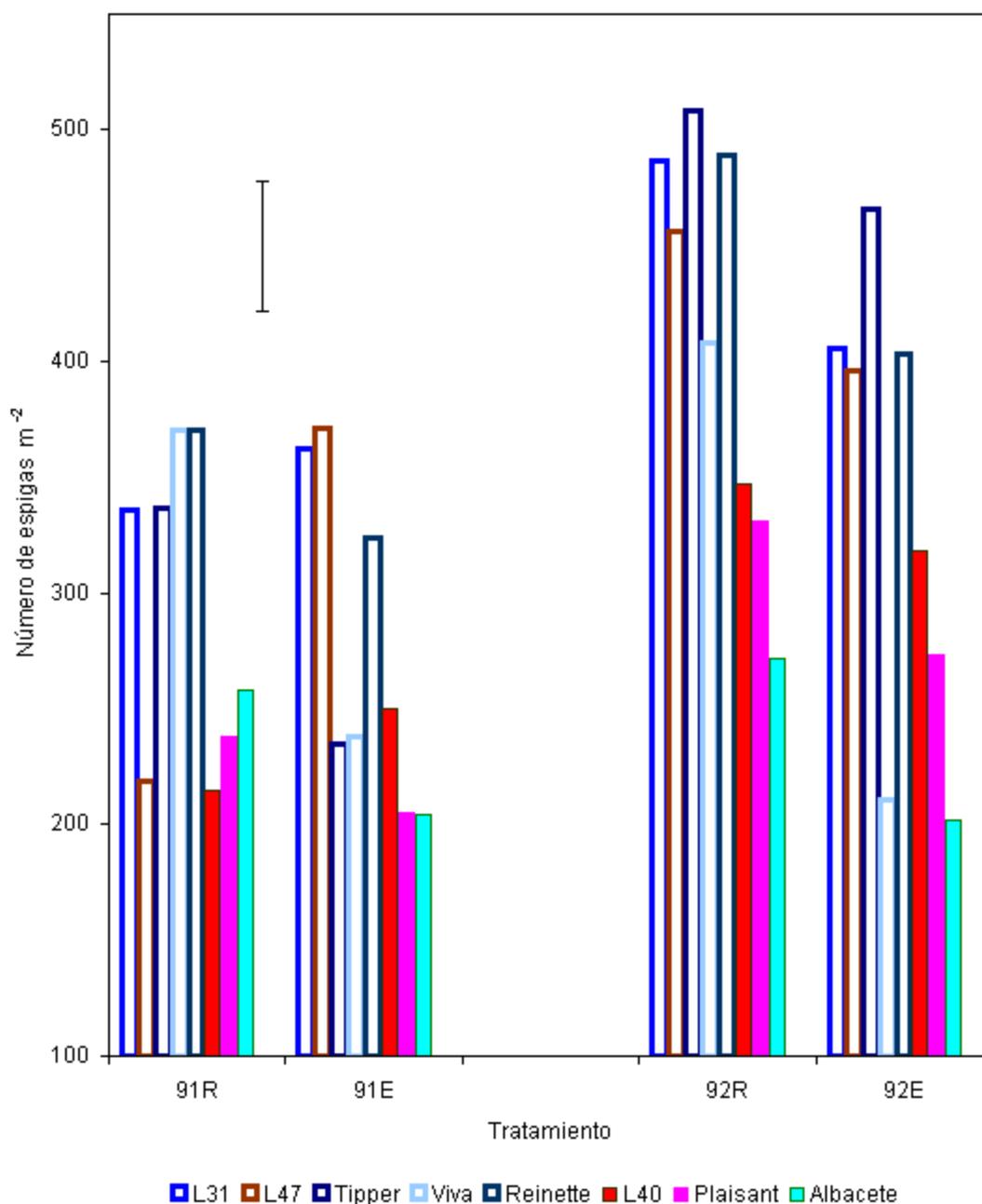


Figura 4.3.4.- Número de espigas por metro cuadrado de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1991 y 1992. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT) para el nivel de significación del 5%.

Al analizar dicha interacción (GxAxT), se puede observar que los genotipos de seis carreras (L40, Plaisant y Albacete) produjeron generalmente un menor número de espigas por metro cuadrado que los genotipos de dos carreras.

El número de espigas por metro cuadrado fue también generalmente mayor en riego que en estrés. Una excepción a esta regla fueron las líneas de mejora L31, L40 y L47 que tuvieron un número de espigas por metro cuadrado superior en estrés que en riego en el año 1991. Como ya se ha comentado previamente en este trabajo esto se debió, probablemente, al hecho de que durante este año el estrés hídrico resultó minimizado para los genotipos más precoces debido a que se retiró el riego en la misma fecha para todos los genotipos. Este hecho unido a la falta de uniformidad del suelo que se detectó este año en la parte del control regado, hizo que el desarrollo de las plantas en estas parcelas fuera menor produciendo un menor número de espigas.

Se puede destacar por su baja densidad de espigas la variedad Viva en 1992, tanto en regadío como en estrés, pero sobre todo por su espectacular caída al faltarle el agua, que hizo que exhibiese en esas condiciones un número de espigas significativamente inferior al del resto de genotipos de dos carreras.

En cuanto a los genotipos de seis carreras la variedad Albacete mostró en 1992, tanto con buen como con escaso suministro de agua una densidad de espigas significativamente menor que los otros genotipos de seis carreras: L40 y Plaisant, estos no difirieron significativamente entre sí, aunque L40 fue numéricamente superior tanto en regadío como en estrés.

Teniendo en cuenta los valores medios de los dos años comprobamos que el número de espigas por metro cuadrado en regadío para el conjunto de los genotipos fue mayor 353 espigas por metro cuadrado, que en condiciones de estrés hídrico 304 espigas por metro cuadrado, siendo esta diferencia significativa (Tabla 4.3.7). Los genotipos de seis carreras L40, Plaisant y Albacete tenían el menor número de espigas por metro cuadrado de todos los materiales estudiados. Entre los genotipos de dos carreras, L31 y Reinette resultaron las más productivas para este carácter con 398 y 397 espigas por metro cuadrado respectivamente.

Años 1993 a 1996

En la Tabla 4.3.8 se recogen los datos de número de espigas por metro cuadrado para el periodo 1993-96. Del correspondiente análisis de varianza (Tabla 8.4.3.8) se puede deducir que hubo diferencias significativas ( $p=0,001$ ) para este componente del rendimiento, cuando se regó: 290 espigas por metro cuadrado, en comparación con el tratamiento de estrés: 256 espigas por metro cuadrado (Tabla 4.3.9).

Al ser significativa la interacción doble genotipo por año (GxA), pasamos al estudio de la misma, habiéndose representado los datos correspondientes de forma gráfica, en la Figura 4.3.5.

De igual forma que en el bienio 1991-92, se puede afirmar que el número de espigas por metro cuadrado fue generalmente mayor, para todos los años, en los genotipos de dos carreras si se comparan con los de seis carreras (L40, Plaisant, Albacete y ND75). Si bien los genotipos de seis carreras con mayor densidad de espigas produjeron valores a veces comparables a los de los genotipos de dos carreras con densidades más bajas (Figura 4.3.5 y Tabla 4.3.8).

Entre los genotipos de dos carreras, la línea ND66 mantuvo a lo largo de los cuatro años una de las densidades de espigas más bajas.

Dentro de los genotipos de seis carreras destaca el comportamiento de la línea L40, que mantuvo durante los cuatro años una densidad elevada. Ningún genotipo obtuvo en ningún año una densidad significativamente más alta que ella. Sin embargo L40 presentó todos los años valores significativamente más altos que la línea ND75. De esta última podemos decir que en ningún año, ninguna variedad produjo un número de espigas por metro cuadrado significativamente más bajo que ella.

**Tabla 4.3.8.- Número de espigas por metro cuadrado de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Número de espigas m <sup>2</sup>											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	311	270	291	337	313	325	332	320	326	273	257	265
L40	282	269	275	252	232	242	308	261	285	260	206	233
L47	310	236	273	267	235	251	383	348	366	303	281	292
Tipper	315	257	286	311	286	299	345	333	339	285	244	265
Plaisant	241	198	219	193	189	191	260	232	246	281	214	248
Viva	331	289	310	313	264	289	317	261	289	266	218	242
Reinette	371	330	350	311	271	291	370	304	337	296	267	282
Albacete	333	235	284	254	207	231	252	189	221	252	248	250
Ruth	319	307	313	311	276	294	333	310	322	325	321	323
ND75	208	176	192	233	160	197	228	219	224	161	150	156
ND66	285	273	279	287	260	274	291	270	281	275	241	258
ND77	284	257	271	286	284	285	296	279	288	271	256	264
Media	298,98	258,08	279	279,58	248,08	264	309,58	277,17	293	270,67	241,92	256

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	33,69***
Año (A)	15,20**
Tratamiento (T)	13,76***
G x A	67,38***
G x T	NS
A x T	NS
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

Los valores medios de los cuatro años confirman este comportamiento de los distintos genotipos ya que la línea ND75 con 192 espigas por metro cuadrado (Tabla 4.3.9) difiere de las variedades Plaisant y Albacete que con 226 y 246 espigas por metro cuadrado no difieren significativamente entre ellas y L40 con 259 se asemeja más a las líneas de dos carreras ND66 y ND77 con 273 y 277 espigas por metro cuadrado de las que no difiere de forma significativa. Entre los genotipos de dos carreras, las variedades Reinette y Ruth fueron las que tuvieron un mayor número de espigas con 315 y 313 espigas por metro cuadrado respectivamente.

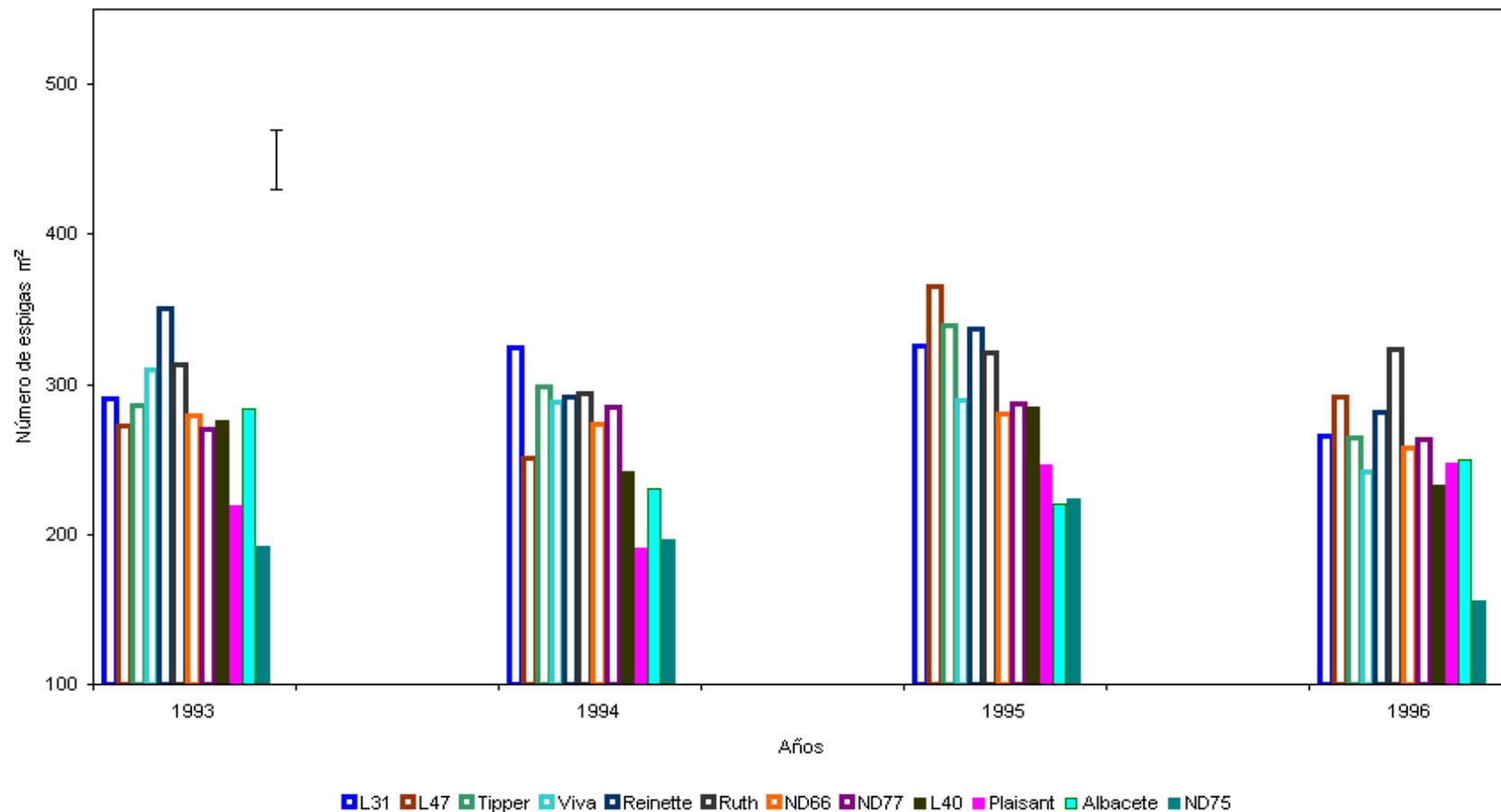


Figura 4.3.5.-Número de espigas por metro cuadrado de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia independientemente de las condiciones de riego y de estrés hídrico los años 1993, 1994, 1995 y 1996. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año (GxA), para el nivel de significación del 5%.

**Tabla 4.3.9.-Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el número de espigas por metro cuadrado de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Número de espigas $m^{-2}$		
	Riego	Estrés	Media *
L31	313	290	302 ab
L40	275	242	259 ef
L47	316	275	295 abc
Tipper	314	280	297abc
Plaisant	244	208	226 g
Viva	307	258	282 bcd
Reinette	337	293	315 a
Albacete	273	220	246 fg
Ruth	322	304	313 a
ND75	208	176	192 h
ND66	285	261	273 de
ND77	284	269	277 cde
Media **	290 a	256 b	273

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### 4.3.1.3 Número de granos por espiga

Años 1991 y 1992

En la Tabla 4.3.10 se muestran los valores del número de granos por espiga, para los genotipos en estudio, durante los años 1991 y 1992. También se han indicado los valores LSD y los niveles de significación de las fuentes de variación del correspondiente análisis de la varianza realizado. El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.10.

Como se puede observar en la Tabla 4.3.10, no se aprecian diferencias significativas para este componente del rendimiento entre los años 1991 y 1992 con un número de 26 y 24 granos por espiga respectivamente. Las diferencias fueron más importantes entre riego, con una media de 27 granos por espiga y estrés con una media de 23 granos por espiga (Tabla 4.3.11).

**Tabla 4.3.10.- Número de granos por espiga de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Número de granos por espiga					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	22	19	21	22	20	21
L40	39	35	37	37	31	34
L47	25	17	21	18	17	18
Tipper	23	21	22	24	21	23
Plaisant	39	31	35	39	31	35
Viva	19	18	19	18	16	17
Reinette	22	19	21	21	19	20
Albacete	33	27	30	28	28	28
Media	27,75	23,38	26	25,88	22,88	24

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	2,97***
Año (A)	NS
Tratamiento (T)	1,48***
G x A	NS
G x T	3,25**
A x T	NS
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente,

**Tabla 4.3.11.-Valores medios de los años 1991 y 1992 para el número de granos por espiga de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Número de granos por espiga		
	Riego	Estrés	Media *
L31	22	20	21 cd
L40	38	33	36 a
L47	22	17	19 de
Tipper	24	21	22 c
Plaisant	39	31	35 a
Viva	19	17	18 e
Reinette	22	19	20 cd
Albacete	31	28	29 b
Media **	27 a	23 b	25

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

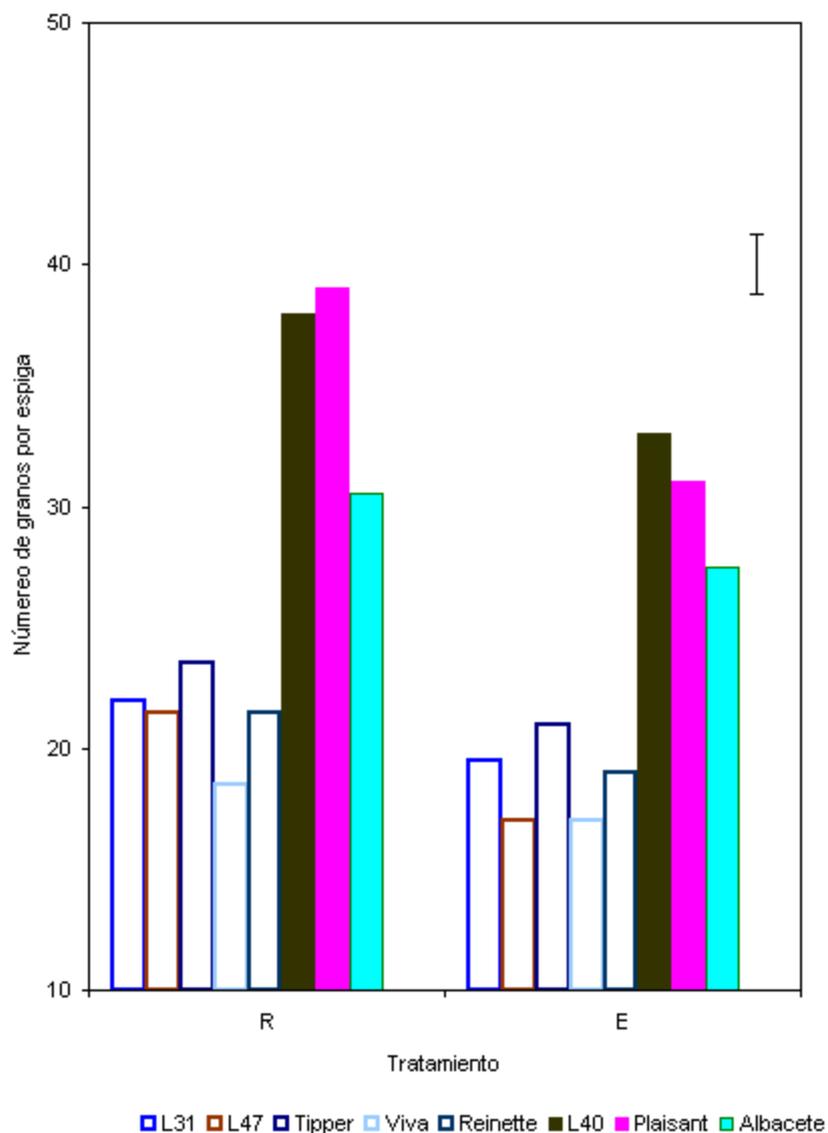


Figura 4.3.6.- Número de granos por espiga de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1991 y 1992. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento (GxT), para el nivel de significación del 5%.

Tanto los genotipos, como los tratamientos, como la interacción genotipo por tratamiento (GxT) resultaron muy significativos, por lo que se ha optado por representar y comentar la referida interacción (Figura 4.3.6).

Si nos referimos en primer lugar al tratamiento hídrico, se puede comprobar que los genotipos de seis carreras (L40, Plaisant y Albacete) mostraron un número de granos por espiga significativamente mayor en riego que en estrés.

Sin embargo si nos referimos a los genotipos de dos carreras, solamente la línea de mejora L47 mostró en estrés un número de granos significativamente más bajo que en condiciones de hidratación óptima. El resto de los genotipos de dos carreras disminuyeron numéricamente la cantidad de sus granos con el tratamiento de estrés, pero esta disminución no fue significativa.

Al contrario de lo que ocurría con el número de espigas por metro cuadrado, los genotipos de seis carreras muestran números de granos por espiga significativamente más altos que los de dos carreras (Figura 4.3.6). Incluso el número de granos por espiga de las variedades de seis carreras en estrés fue significativamente superior que el número de granos por espiga de los genotipos de dos carreras en regadío.

Dentro de los genotipos de seis carreras, la variedad Plaisant y la línea L40, no difirieron entre sí por el número de granos por espiga, ni en condiciones de riego ni en condiciones de sequía. En cambio Albacete dio números significativamente más bajos que ambas, tanto en regadío como en estrés.

Entre los genotipos de dos carreras, la variedad Tipper fue, tanto en riego como en estrés la que presentó valores numéricamente más altos y siempre significativamente superiores a los de la variedad Viva que fue la que los presentó más bajos (Tabla 4.3.11).

Resumiendo podemos decir que L40 con 36 granos por espiga y Plaisant con 35 fueron las que tuvieron mayor número de granos por espiga considerando la media de los dos años (Tabla 4.3.11). Dentro de las cebadas de dos carreras, Tipper con 22 granos por espiga

fue la mejor y Viva con 18 granos fue la que presentó un comportamiento peor para este componente del rendimiento.

Años 1993 a 1996

De la misma forma que hemos procedido en el estudio del rendimiento y de otros componentes del mismo, en la Tabla 4.3.12 se presentan los datos correspondientes al número de granos por espiga para los genotipos de cebada ensayados durante el periodo 1993-96. También se incluyen los valores LSD y los niveles de significación correspondientes a cada una de las fuentes de variación del análisis de la varianza. El resumen de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.12.

Dado que las tres interacciones dobles: genotipo por año (GxA), genotipo por tratamiento (GxT) y año por tratamiento (AxT) son significativas, hemos decidido analizar las tres, representando la interacción genotipo por tratamiento en la Figura 4.3.7.

Si nos fijamos en principio en la interacción año por tratamiento (Tabla 4.3.12), podemos ver que la media anual del número de granos por espiga, para el conjunto de los distintos genotipos considerados, fue significativamente mayor en regadío que en estrés, todos los años, excepto en 1995 en que no se encontraron diferencias significativas. Esto se debió a los problemas de uniformidad del suelo mencionados anteriormente, que afectaron al crecimiento de las plantas obteniéndose espigas de menor tamaño y por tanto con un número de granos por espiga más bajo.

En relación con esta interacción, también merece la pena resaltar que el número de granos por espiga en el año 1995 en regadío fue significativamente más bajo que el correspondiente del resto de los años: 1993, 1994 y 1996.

En condiciones de estrés el número de granos por espiga del año 1995 fue significativamente más bajo que los de 1993 y 1994 pero no significativamente más bajo que el de 1996.

**Tabla 4.3.12.- Número de granos por espiga de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Número de granos por espiga</i>											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	25	21	23	24	20	22	22	20	21	23	22	23
L40	36	35	36	40	38	39	32	37	35	36	33	35
L47	20	17	19	18	19	19	16	18	17	20	19	20
Tipper	26	21	24	24	21	23	20	21	21	24	25	25
Plaisant	39	30	35	34	28	31	27	30	29	35	29	32
Viva	20	18	19	19	15	17	15	15	15	16	15	16
Reinette	24	23	24	24	22	23	18	20	19	22	19	21
Albacete	33	32	33	26	24	25	19	28	24	26	25	26
Ruth	20	19	20	22	20	21	16	17	17	19	18	19
ND75	41	42	42	43	47	45	37	38	38	43	40	42
ND66	22	21	22	22	21	22	19	19	19	23	23	23
ND77	22	21	22	25	22	24	19	18	19	23	23	23
Media	27,33	25,00	26	26,75	24,75	26	21,67	23,42	23	25,83	24,25	25

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	2,58***
Año (A)	1,49***
Tratamiento (T)	0,82**
G x A	5,16***
G x T	2,17*
A x T	2,11***
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

Considerando la interacción GxT (Figura 4.3.7), se observa que el número medio de granos por espiga de cada variedad para el conjunto de los años considerados, baja generalmente al pasar de las condiciones de riego a las de estrés, aunque no siempre esta diferencia fue significativa.

Si en la misma figura comparamos el comportamiento de los genotipos de dos y seis carreras, se puede concluir que el número de granos por espiga de cualquier genotipo de seis carreras tanto en regadío como en estrés resulta significativamente más alto que el número de granos por espiga de cualquier genotipo de dos carreras independientemente del tratamiento hídrico.

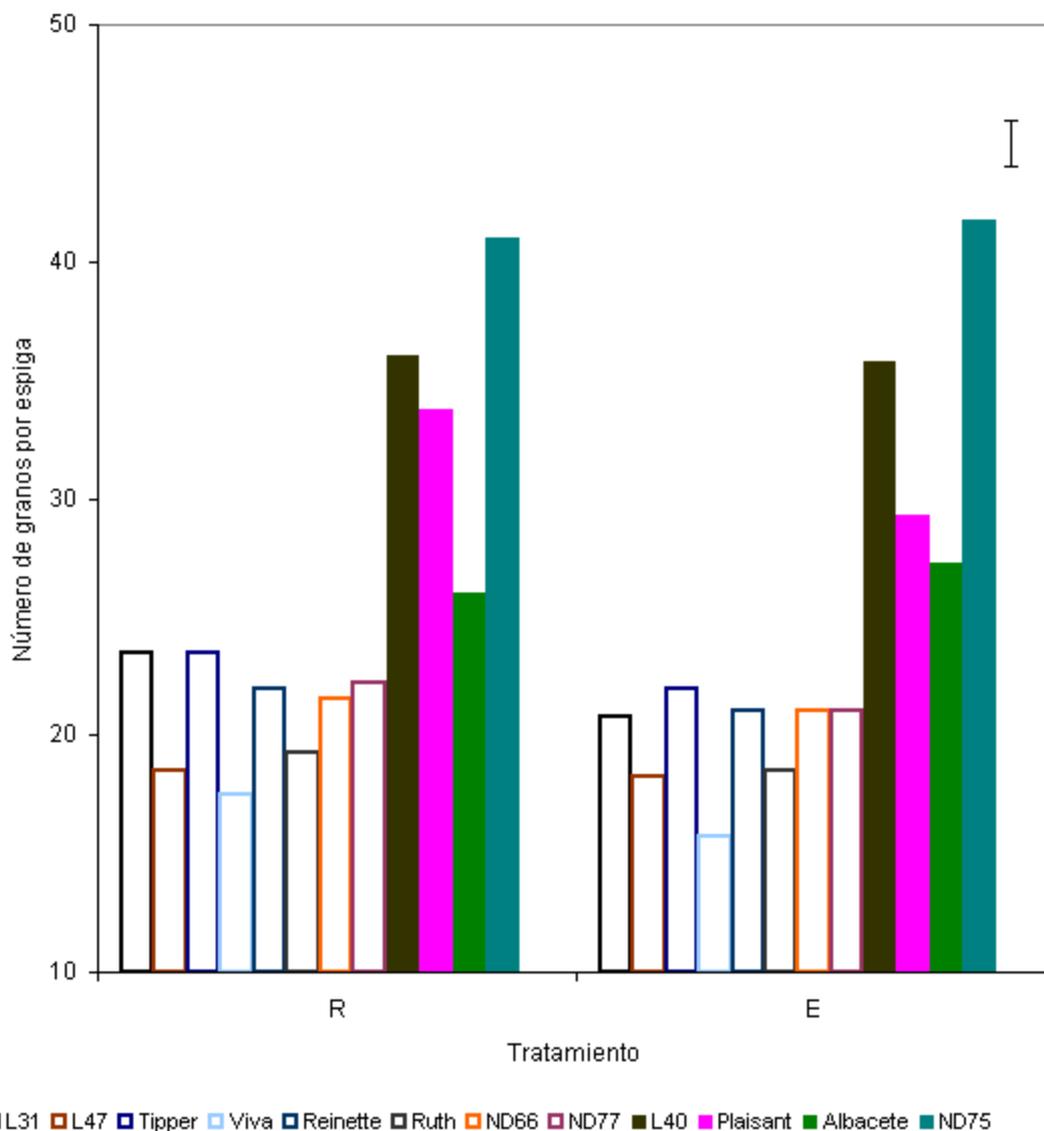


Figura 4.3.7.- Número de granos por espiga de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento (GxT), para el nivel de significación del 5%.

Continuando en la Figura 4.3.7, se observa que los genotipos de seis carreras, con independencia del tratamiento hídrico recibido, se pueden ordenar de mayor a menor número de granos por espiga: ND75, L40, Plaisant y Albacete. Es interesante subrayar que las diferencias entre dos genotipos consecutivos cualesquiera en esta escala son siempre significativas.

Finalmente en la interacción GxA (Tabla 4.3.12), en la que se recogen también los valores medios de cada variedad, para cada año, sin tener en cuenta el tratamiento, se observa, como los genotipos de seis carreras se sitúan significativamente por encima de los de dos carreras, con la excepción de la variedad Albacete que en 1994, 1995 y 1996 no consiguió superar de forma significativa los valores de algunas variedades de dos carreras.

También con los datos de esta tabla, y refiriéndonos a los genotipos de seis carreras se podría establecer la escala de número de granos por espiga, a lo largo de los años, de mayor a menor: ND75, L40, Plaisant y Albacete, semejante al establecido en la interacción GxT aunque en este caso las diferencias entre los puntos no siempre son significativas.

Si nos fijamos en los genotipos de dos carreras, en la Figura 4.3.7, *grosso modo*, pueden establecerse dos grupos: Uno con los genotipos de número de granos por espiga más alto y otro con los de número de grano por espiga más bajo. En el primer grupo podríamos incluir a las variedades Tipper y Reinette y a las líneas ND66, ND77 y L31. En el segundo grupo podríamos incluir a la línea L47 y a las variedades Ruth y Viva.

Resumiendo los datos de los cuatro años cuyos valores aparecen en la Tabla 4.3.13 podemos decir que el número de granos por espiga en riego, 25, era mayor que en estrés, 24, para el conjunto de los genotipos. Los genotipos de seis carreras ND75, L40, Plaisant y Albacete tenían un número de granos por espiga (41, 36, 32 y 27 respectivamente), significativamente más alto que los de dos carreras difiriendo significativamente entre ellos. Dentro del grupo de dos carreras, Tipper con 23, Reinette, L31, ND77 con 22 y ND66 con 21 granos por espiga fueron los mejores, siendo la variedad Viva la que ocupó el último lugar con 17 granos por espiga.

**Tabla 4.3.13.-Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el número de granos por espiga de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Número de granos por espiga</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	24	21	22 e
L40	36	36	36 b
L47	19	18	18 f
Tipper	24	22	23 e
Plaisant	34	29	32 c
Viva	18	16	17 g
Reinette	22	21	22 e
Albacete	26	27	27 d
Ruth	19	19	19 f
ND75	41	42	41 a
ND66	22	21	21 e
ND77	22	21	22 e
Media **	25 a	24 b	25

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### 4.3.1.4 Peso de mil granos

Años 1991 y 1992

En la Tabla 4.3.14 se presentan los datos correspondientes al peso de mil granos de los ocho genotipos con los que se trabajó en los años 1991 y 1992. También se indican los valores LSD correspondientes a las fuentes de variación estudiadas en el análisis de la varianza, indicándose los niveles de significación encontrados. El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.14.

De los datos contenidos en la Tabla 4.3.14 se desprende que el año 1991 fue más favorable que 1992 para el llenado de los granos. La media del primer año fue de 36 g, mientras que la del segundo año fue tan solo de 29 g, esta diferencia tiene un nivel de significación del uno por mil.

**Tabla 4.3.14.- Peso de mil granos de ocho genotipos de cebada para los años 1991 y 1992, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de mil granos (g)</i>					
	Año 1991			Año 1992		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	39,55	35,93	37,74	33,16	25,49	29,33
L40	46,55	31,90	39,23	38,78	25,76	32,27
L47	47,05	35,83	41,44	38,33	31,00	34,67
Tipper	39,88	32,03	35,96	31,51	24,41	27,96
Plaisant	33,45	26,40	29,93	25,02	17,90	21,46
Viva	40,78	30,10	35,44	30,54	25,68	28,11
Reinette	44,33	31,43	37,88	34,73	26,91	30,82
Albacete	32,13	27,25	29,69	29,84	23,83	26,84
Media	40,47	31,36	35,91	32,74	25,12	28,93

LSD para los años 1991 y 1992

Genotipo (G)	4***
Año (A)	2***
Tratamiento (T)	2***
G x A	NS
G x T	3,32*
A x T	NS
G x A x T	NS

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente,

**Tabla 4.3.15.-Valores medios de los años 1991 y 1992 para el peso de mil granos de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de mil granos (g)</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	36,36	30,71	33,53 bcd
L40	42,67	28,83	35,75 ab
L47	42,69	33,42	38,05 a
Tipper	35,70	28,22	31,96 cd
Plaisant	29,24	22,15	25,69 f
Viva	35,66	27,89	31,78 d
Reinette	39,53	29,17	34,35 bc
Albacete	30,99	25,54	28,26 e
Media **	36,60 a	28,24 b	32,42

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

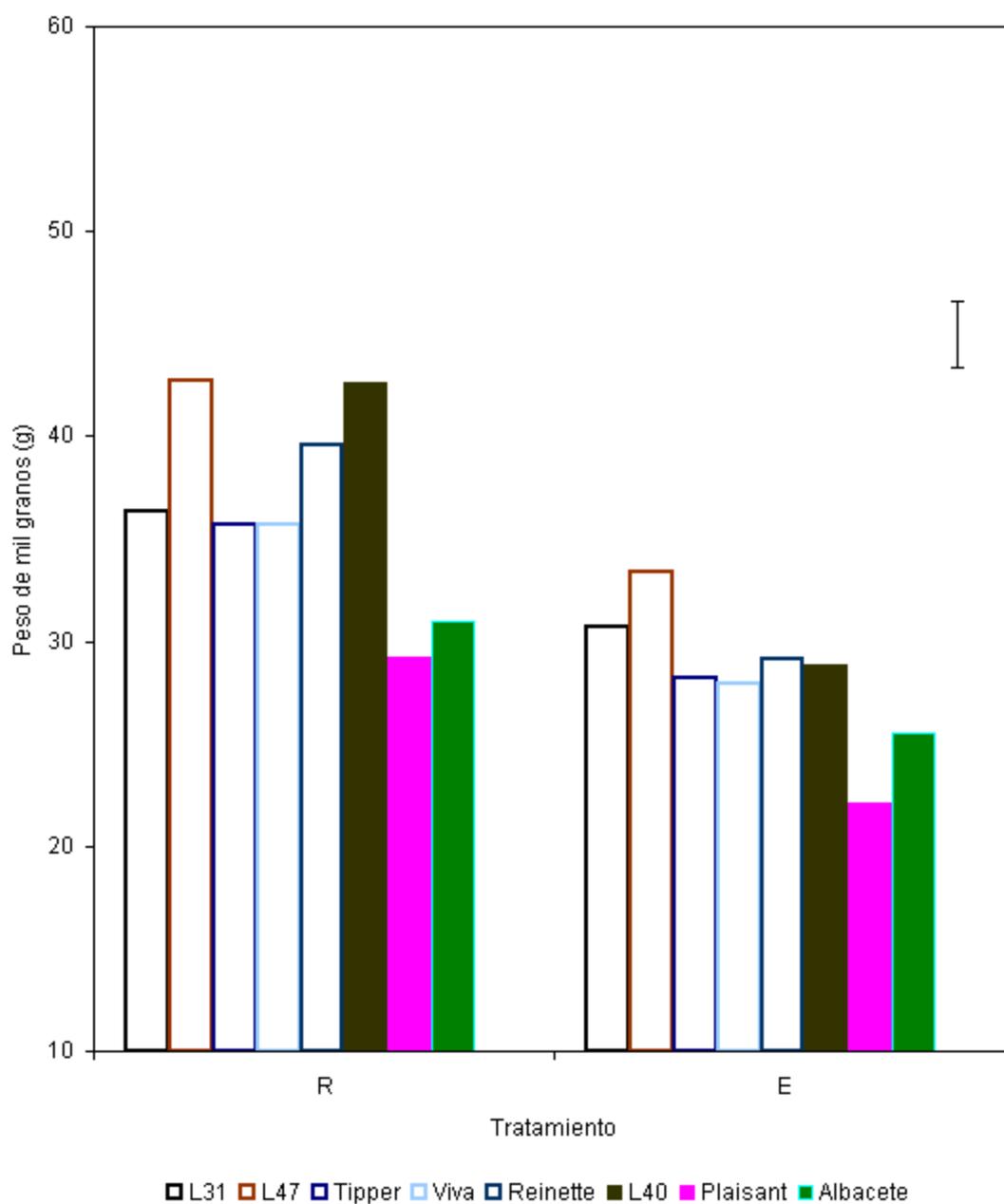


Figura 4.3.8.- Peso de mil granos de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1991 y 1992. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento (GxT) para el nivel de significación del 5%.

Para discutir el resto de los datos de la tabla, y debido a que la interacción genotipo por tratamiento es significativa nos centraremos en el estudio de dicha interacción, que se encuentra representada gráficamente en la Figura 4.3.8.

Considerando cada genotipo independientemente, en todos los casos se cumple que el peso de mil granos en condiciones de estrés fue significativamente más bajo que el correspondiente en condiciones de riego óptimo.

Si se establece una escala para los genotipos en condiciones de riego y otra similar para las condiciones de estrés, ordenando en estas escalas los genotipos de mayor a menor peso de mil granos, se puede observar que el orden relativo de los genotipos en los mismos no varía mucho al pasar de las condiciones de riego a las condiciones de estrés.

El peso de mil granos como más adelante se tendrá ocasión de ver y discutir es un componente del rendimiento que se liga a la tolerancia a la sequía, ya que un peso más elevado puede ser indicador de una mayor capacidad de translocación de fotoasimilados desde los órganos de reserva al grano cuando se produce un estrés hídrico terminal.

En conexión con lo anterior es interesante subrayar, que precisamente las líneas de mejora: L47, L40 y L31, con 38, 36 y 34 g respectivamente, se encuentran entre los genotipos de mayor peso de semillas. Entre las variedades comerciales, Reinette, Tipper y Viva con 34, 32 y 32 g fueron las de mayor peso, ocupando los lugares más bajos de las escalas las variedades de seis carreras Albacete y Plaisant con 28 y 26 g respectivamente (Tabla 4.3.15)

Como se puede ver en esta tabla, los valores medios del peso de mil granos para los dos años fueron significativamente más altos en riego (37 g) que en estrés (28 g) para el conjunto de los genotipos estudiados.

Años 1993 a 1996

En la Tabla 4.3.16 se muestran los pesos de mil granos de los genotipos de cebada ensayados durante el cuatrienio 1993-96. Se indican también los valores LSD correspondientes a las fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza y se

indican los correspondientes niveles de significación. El resultado de los análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.3.16.

Debido a que resultaron significativas prácticamente casi todas las fuentes de variación, hemos recurrido a considerar la interacción triple genotipo por año por tratamiento, para estudiar estos resultados. En la Figura 4.3.9 se dispone de una representación gráfica de esos datos.

**Tabla 4.3.16.- Peso de mil granos de doce genotipos de cebada para los años 1993 a 1996, cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	Peso de mil granos (g)											
	Año 1993			Año 1994			Año 1995			Año 1996		
	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media	Riego	Estrés	Media
L31	35,63	33,81	34,72	39,09	34,96	37,03	39,19	34,48	36,84	45,00	44,88	44,94
L40	39,80	31,36	35,58	49,52	35,88	42,70	40,45	25,38	32,92	53,58	45,33	49,46
L47	43,16	38,96	41,06	51,84	37,39	44,62	44,92	33,79	39,36	54,44	49,03	51,74
Tipper	34,10	27,90	31,00	36,66	34,92	35,79	39,69	28	33,85	46,63	42,91	44,77
Plaisant	31,23	17,78	24,51	47,54	34,8	41,17	31,63	25,96	28,80	38,34	27,51	32,93
Viva	35,42	23,97	29,70	36,39	34,63	35,51	34,04	33,69	33,87	44,07	39,17	41,62
Reinette	39,31	29,11	34,21	40,25	28,11	34,18	37,88	31,85	34,87	48,87	40,65	44,76
Albacete	34,12	24,42	29,27	37,37	37,8	37,59	37,41	28,33	32,87	47,56	36,86	42,21
Ruth	46,91	40,7	43,81	48,7	45,91	47,31	43,79	38,34	41,07	48,24	37,85	43,05
ND75	37,48	30,17	33,83	36,96	30,87	33,92	34,19	25,76	29,98	41,29	33,89	37,59
ND66	47,3	42,32	44,81	46,99	46,07	46,53	42,87	39,04	40,96	48,23	42,49	45,36
ND77	46,03	42,53	44,28	45,92	39,95	42,94	47,57	44,18	45,88	48,41	42,85	45,63
Media	39,21	31,92	35,56	43,10	36,77	39,94	39,47	32,40	35,93	47,06	40,29	43,67

LSD para los años 1993 a 1996

Genotipo (G)	2,37***
Año (A)	1,37***
Tratamiento (T)	0,97***
G x A	4,75***
G x T	3,36***
A x T	NS
G x A x T	6,72***

\*, \*\*, \*\*\*significativa al nivel de probabilidad del 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente

Como ocurrió con los datos correspondientes del bienio 1991-92, el comportamiento relativo de los genotipos fue semejante en condiciones de riego y estrés, siendo el peso de mil granos

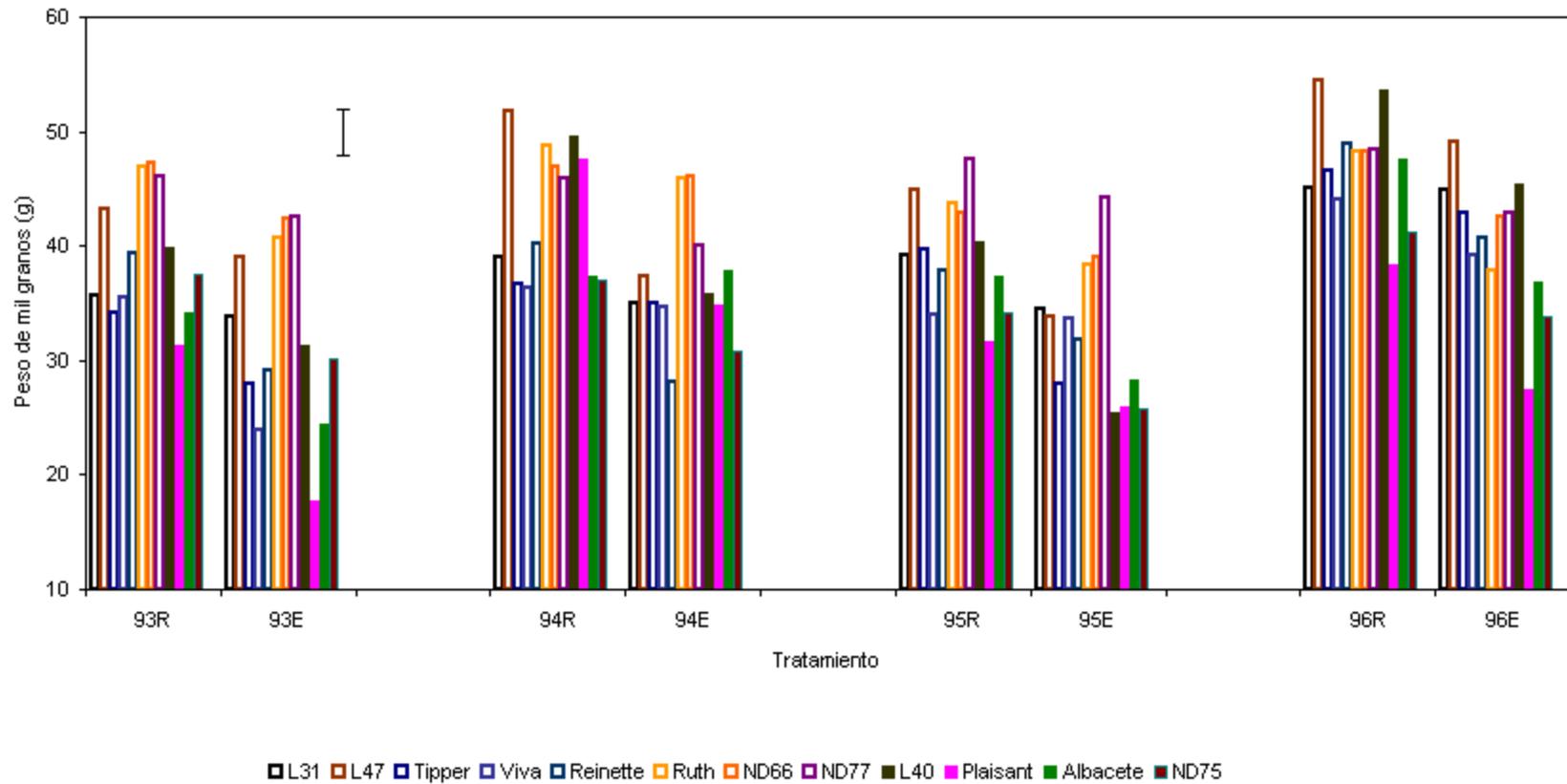


Figura 4.3.9.- Peso de mil granos de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego (R) y de estrés hídrico (E) los años 1993, 1994, 1995 y 1996. Las columnas rellenas corresponden a las cebadas de seis carreras. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por año por tratamiento (GxAxT), para el nivel de significación del 5%.

mayor en riego que en estrés para todos los genotipos estudiados. Si consideramos la media comprobamos que el peso de mil granos en riego fue de 42,21 g mientras que en estrés fue de 35,34 g (Tabla 4.3.17)

De los datos contenidos en la Tabla 4.3.16 y en la Figura 4.3.9, se puede deducir que a lo largo de los cuatro años de experimentos, los genotipos con mejor comportamiento en cuanto al peso de mil granos, fueron (ordenados de mayor a menor peso): ND77, ND66, L47, Ruth y L40. Todos estos genotipos dieron valores medios para los cuatro años de ensayos superiores a la media de todos los genotipos ensayados durante ese periodo. A continuación y con peso menor que la media se encuentran: L31, ReINETTE, Tipper, AlBacete, Viva, ND75 y Plaisant (ordenadas de más a menos peso). Las variedades Plaisant y AlBacete, así como la línea ND75 que se encuentran entre los genotipos con peso de mil granos más bajo, pertenecen al grupo de seis carreras, que normalmente exhiben un peso de grano menor que las variedades de dos carreras. La línea L40, de seis carreras, como queda reflejado en el párrafo anterior constituye una excepción a esta regla.

En la Figura 4.3.9 se representan de forma gráfica los valores LSD 5%, lo que permite comparar objetivamente dos combinaciones cualesquiera GxAxT de las representadas en dicha figura.

Teniendo en cuenta los valores medios de los cuatro años (Tabla 4.3.17), podemos afirmar que ND77 con 45 g y ND66, L47 y Ruth con 44 g eran los genotipos con un peso de mil granos significativamente más elevado, seguidos de L40 que presentaba un peso de 40 g. Los pesos de mil granos más bajos los tenían ND75 y Plaisant con 34 y 32 g respectivamente.

**Tabla 4.3.17.-Valores medios de los años 1993, 1994, 1995 y 1996 para el peso de mil granos de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico terminal.**

Genotipo	<i>Peso de mil granos (g)</i>		
	Riego	Estrés	Media *
L31	39,73	37,03	38,38 c
L40	45,84	34,49	40,16 b
L47	48,59	39,79	44,19 a
Tipper	39,27	33,43	36,35 de
Plaisant	37,19	26,51	31,85 g
Viva	37,48	32,87	35,17 ef
Reinette	41,58	32,43	37,00 cd
Albacete	39,11	31,85	35,48 e
Ruth	46,91	40,70	43,81 a
ND75	37,48	30,17	33,83 f
ND66	46,35	42,48	44,41 a
ND77	46,98	42,38	44,68 a
Media **	42,21 a	35,34 b	38,78

\*Los genotipos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

\*\*Los tratamientos cuya media va seguida de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de significación del 5% según el test de Duncan.

#### 4.3.1.5 Relación del rendimiento con los caracteres fenológicos y agronómicos evaluados

En la Tabla 4.3.18 se han reflejado las correlaciones del rendimiento con los caracteres fenológicos y agronómicos evaluados. En la Figura 4.3.10 se representan las más significativas.

Hemos observado que existe una correlación negativa significativa entre rendimiento en estrés y los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga ( $r=-0,63$ ; Figura 4.3.10 A) y entre rendimiento en estrés y días necesarios para alcanzar la madurez del cultivo ( $r=-0,23$ ). En regadío la correlación es más baja para días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga y más alta para días necesarios para alcanzar la madurez ( $r=-0,45$  y  $r=-0,30$ ). En nuestras condiciones experimentales la precocidad resulta, por tanto, una característica ventajosa en condiciones de sequía. La alta correlación positiva que hemos encontrado entre rendimiento en estrés y período de llenado del grano y entre rendimiento y tasa de llenado del

**Tabla 4.3.18.- Coeficientes de correlación entre el rendimiento (o peso del grano) en condiciones de riego y estrés hídrico para los años 1991, 1992, 1993, 1994, 1995 y 1996 y los caracteres fenológicos y agronómicos, en condiciones de riego y de estrés hídrico, estudiados durante estos años.  $y$  (rendimiento  $g\ m^{-2}$ ) =  $a + bx$ .**

	<i>Riego</i>	<i>Estrés</i>	
Carácter	r	r	gl
Días para la emergencia de la espiga	-0,45***	-0,63***	62
Días para maduración	-0,30*	-0,23 <sup>0</sup>	62
Periodo de llenado del grano (días)	0,12 NS	0,48***	62
Altura de la planta (cm)	0,17 NS	0,52***	62
Peso de la paja ( $g\ m^{-2}$ )	0,22 <sup>0</sup>	-0,15 NS	62
Índice de cosecha	0,53***	0,80***	62
Número de espigas $m^{-2}$	0,09 NS	0,24 <sup>0</sup>	62
Número de granos por espiga	0,57***	0,29*	62
Peso de mil granos (g)	0,21 <sup>0</sup>	0,51***	62
Rendimiento control ( $g\ m^{-2}$ )		0,66***	62
Tasa de llenado del grano ( $g\ m^{-2}\ días^{-1}$ )	0,80***	0,75***	62

<sup>0</sup>, \*, \*\*, \*\*\*, significativa al nivel de probabilidad del 0,1; 0,05; 0,01; 0,001 respectivamente. NS no significativa.

grano ( $p=0,001$ ) (Figura.4.3.10 B) lo corroboran, ya que los genotipos con un periodo de llenado del grano más largo son los más precoces y los que tienen rendimientos más elevados.

La correlación del rendimiento con la altura de la planta es significativa en el tratamiento (Figura 4.3.10 C) pero no en el control. Esto podría indicar que es beneficioso para el rendimiento disponer de los asimilados localizados en el tallo para llenar el grano cuando se produce un estrés hídrico terminal, sin embargo la correlación del rendimiento con el peso de la paja no es significativa y en todo caso es negativa.

El índice de cosecha se asocia con el rendimiento de forma significativa siendo el coeficiente de correlación más alto en condiciones de estrés hídrico terminal ( $r=0,80$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.3.10 D).

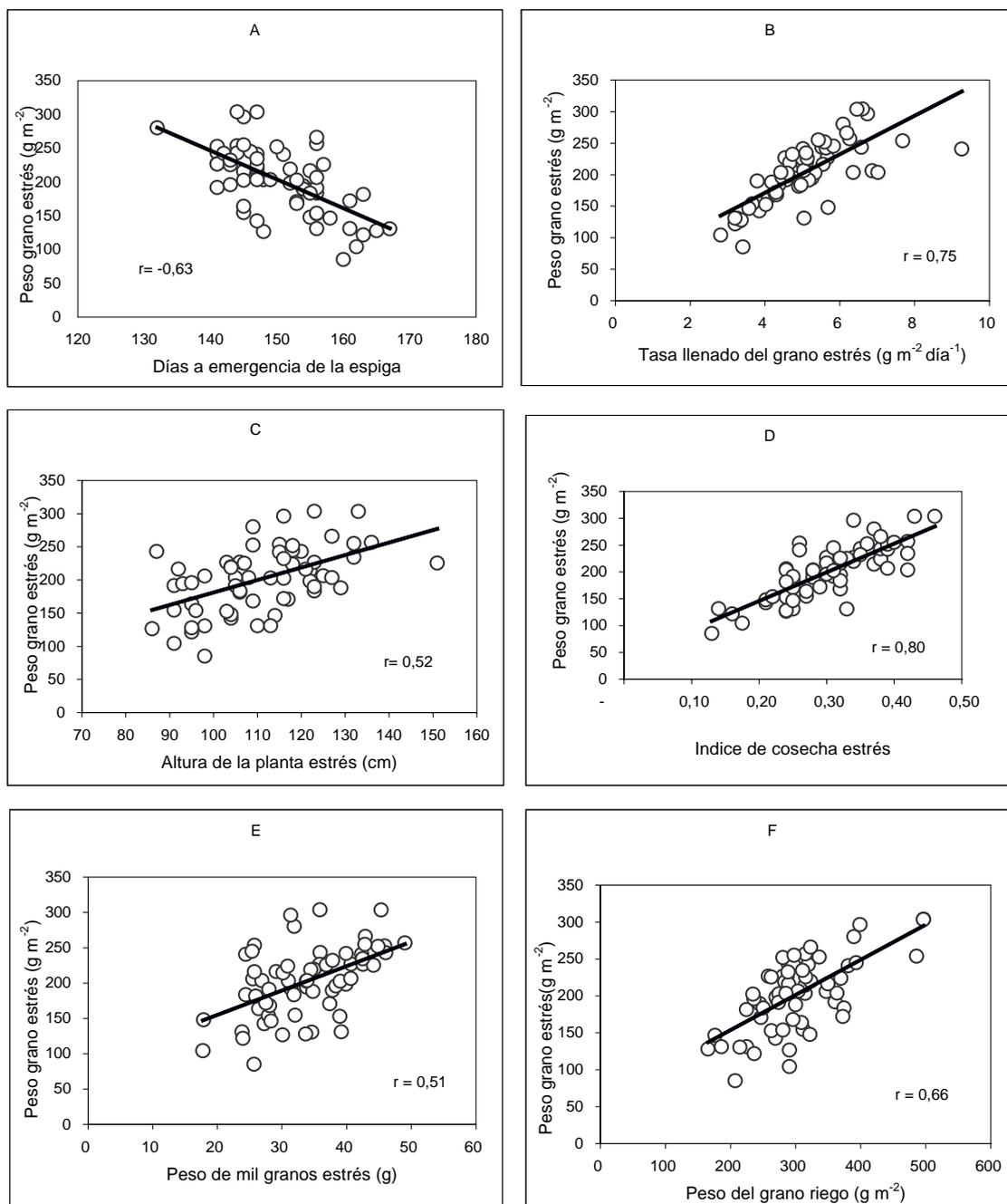


Figura 4.3.10.- Rectas de regresión entre el peso del grano en estrés y: días a emergencia de la espiga (A), tasa de llenado del grano (B), altura de la planta (C), índice de cosecha (D) y peso de mil granos en estrés (E) y peso del grano en riego (F).

El peso de mil granos en condiciones de estrés está también fuertemente correlacionado con el rendimiento en esas condiciones (Figura 4.3.10 E), también se da en esas condiciones una correlación positiva y significativa entre el rendimiento y el número de granos por espiga. La correlación con el índice de cosecha y con el peso de mil granos se refiere a la capacidad de llenar el sumidero en condiciones de sequía, mientras que el número de granos por espiga se relaciona con el tamaño del sumidero. Las tres condiciones: capacidad de transporte (IC), almacén lleno (peso de mil granos) y almacén amplio (número de granos por espiga) cooperan para un buen rendimiento.

Finalmente el rendimiento en condiciones de riego también se correlacionó bien ( $r=0,66$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.3.10 F) con el rendimiento en estrés por lo que se puede adelantar que, en nuestras condiciones, rendimiento potencial alto, precocidad, índice de cosecha y el peso de mil granos elevados serían los caracteres más interesantes a tener en cuenta en una selección para mejora del rendimiento en condiciones de sequía.

### 4.3.2 DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta los datos medios de rendimiento obtenidos para los años 1991 a 1996 (Tablas 4.3.2 y 4.3.4) podemos ver que el rendimiento en grano en estrés fue más bajo que en riego para el conjunto de los genotipos estudiados. Esta reducción fue del 41 % para el bienio 1991-92 y del 30 % para el periodo comprendido entre los años 1993 y 1996.

Uno de los factores que más ha influido en el rendimiento, especialmente en condiciones de estrés, ha sido la precocidad. Como se aprecia en la Tabla 4.3.18, la correlación entre los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga y el rendimiento fue negativa y muy significativa ( $p=0,001$ ), siendo el valor del coeficiente de correlación más alto en estrés ( $r= -0,63$ ) que en riego ( $r= -0,45$ ). Estos resultados indican que los genotipos más precoces tenían mayores rendimientos en grano que los genotipos más tardíos. En nuestros materiales podemos ver como la variedad Ruth, que era la más precoz, mejoraba su posición en la escala del rendimiento en condiciones de estrés y las líneas de mejora ND66, ND77, L31 y L40, que eran de los genotipos más precoces (Tabla 4.1.2), tenían rendimientos por encima de la media en condiciones de estrés (Tabla 4.3.4). Sin embargo la variedad Viva que era la más tardía, tenía los rendimientos más bajos en estrés todos los años. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por otros autores para cebada, al comprobar que los días a emergencia de la espiga y el rendimiento estaban negativamente correlacionados en ambientes de estrés (ACEVEDO Y COL., 1991; OOSTEROM Y ACEVEDO, 1992 c; MITCHELL Y COL., 1996).

Otro carácter que, en nuestras condiciones experimentales, presentaba una correlación muy alta con el rendimiento en condiciones de estrés ( $p=0,001$ ) fue el periodo de llenado del grano. En riego esta correlación fue baja, no significativa (Tabla 4.3.18), sin embargo en condiciones de estrés la correlación era positiva y muy significativa ( $p=0,001$ ). Como se aprecia en la Tabla 4.1.10, los genotipos con periodo de llenado del grano más largo fueron Ruth, ND66, ND77 y L40 que eran los más precoces (Tabla 4.1.2) y los que tenían los valores de rendimiento en grano más altos, mientras que la variedad Viva tenía el periodo de llenado del grano más corto, era la más tardía y presentaba el menor rendimiento en condiciones de estrés (Tabla 4.3.4).

Estos resultados, unidos a la alta correlación encontrada entre los días a emergencia de la espiga y periodo de llenado del grano ( $r=-0,69$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.1.3 D) indican que un periodo de llenado del grano más largo favorece el rendimiento en condiciones de estrés y que los genotipos más precoces son los que poseen un periodo de llenado del grano más largo. Por tanto, estos dos caracteres favorecerán el rendimiento en condiciones de estrés al permitir obtener granos de mejor calidad en dichas condiciones.

Esta asociación entre precocidad y periodo de llenado del grano se ha observado también en otros cultivos como triticale y trigo duro. La precocidad del triticale le permitió tener un periodo de llenado del grano más largo, lo que mejoró el peso del grano en condiciones de estrés hídrico terminal (GIUNTA Y COL., 1993). BRUCKNER Y FROHBERG, (1987) observaron en trigo blando una mayor correlación entre la tasa de llenado del grano y el peso del grano que entre el periodo de llenado del grano y el peso del grano, lo que les llevó a concluir que en ambientes de estrés es mejor seleccionar para tasa de llenado del grano que para periodos de llenado del grano largos ya que las altas temperaturas durante el periodo de llenado del grano tendían a parar el crecimiento del grano prematuramente y a acelerar la madurez fisiológica. En condiciones de campo tasa de llenado alta y un periodo de llenado del grano medio parece ser lo deseable en ambientes en que la estación de crecimiento se acorta frecuentemente a causa del estrés hídrico severo.

En trigo se ha observado que la sequía durante el periodo de llenado del grano reducía el peso unitario del grano respecto al control (MOGENSEN, 1985). En nuestras condiciones experimentales comprobamos también que el componente del rendimiento que se vio más afectado por el estrés hídrico terminal fue el peso de mil granos, siendo en el bienio 1991-92 cuando la reducción en el peso de mil granos fue mayor, 23 % (Tabla 4.3.15) y en el periodo 1993-96 la reducción fue menor, 16% (Tabla 4.3.17). La alta correlación encontrada entre el peso de mil granos y el rendimiento en estrés ( $r=0,51$ ;  $p=0,001$ ) (Tabla 4.3.18), indican que este componente del rendimiento es el que contribuyó de forma más importante a mejorar el rendimiento en condiciones de déficit hídrico. Estos resultados están corroborados por los obtenidos por otros autores al comprobar que en condiciones de estrés el rendimiento en grano de la cebada era mayor que el de trigo, triticale y avena y el peso unitario del grano de cebada también era mayor que el de los otros cereales (LÓPEZ-CASTAÑEDA Y RICHARDS, 1994). En cebada se ha visto también que la sequía durante el periodo de llenado del grano era

la responsable de las respuestas genotípicas diferenciales encontradas en el peso unitario del grano (VOLTAS Y COL., 1999 a). En Trigo duro y triticale también se ha observado que con estrés moderado, la disminución del rendimiento respecto al control se debió a una disminución en el peso unitario del grano (GIUNTA Y COL., 1993).

En nuestras condiciones experimentales, los otros dos componentes del rendimiento, número de espigas por metro cuadrado y número de granos por espiga, se vieron menos afectados por el estrés. Así el menor número de espigas por metro cuadrado en estrés fue del 13 y 12 % para el periodo 1991-92 y 1993-96 respectivamente (Tablas 4.3.7 y 4.3.9). La variación en el número de granos por espiga entre el control y el tratamiento fue del 15 % para 1991-92 (Tabla 4.3.11) y del 4 % para 1993-96 (Tabla 4.3.13). Los coeficientes de correlación entre rendimiento y número de espigas por metro cuadrado ( $r=0,29$ ;  $p=0,05$ ) y número de granos por espiga ( $r=0,24$ , no significativo para  $p=0,05$ ) (Tabla 4.4.18), fueron más bajos en condiciones de estrés lo que indica que tuvieron un efecto menor sobre el rendimiento en esas condiciones.

De estos datos se deduce que, en los genotipos de cebada estudiados, la disminución del rendimiento en condiciones de estrés hídrico terminal se debió, principalmente, al peso unitario del grano. Estos resultados son lógicos ya que, en nuestras condiciones experimentales, el efecto del estrés hídrico se produjo en un estado de crecimiento de la planta bastante avanzado, por lo que afectó principalmente al número de tallos secundarios. Es posible que la incapacidad de los tallos secundarios para compensar los efectos del estrés y permitir que el grano se llenara adecuadamente influyera en la reducción del rendimiento como se ha visto que ocurría en trigo blando (CHRISTEN Y COL., 1995). Por otra parte, el número de células del endospermo está regulado por el aporte de asimilados durante las primeras fases del desarrollo del grano por lo que el estrés sufrido antes de antesis ha podido limitar la removilización de asimilados lo que contribuiría a la reducción del tamaño potencial del grano (VOLTAS Y COL., 1997), y el estrés después de antesis ha podido limitar la duración del transporte y la deposición de asimilados durante el periodo de llenado del grano (VOLTAS Y COL., 1998).

La disminución en el índice de cosecha en condiciones de estrés se debió, principalmente, al menor peso unitario del grano en dichas condiciones ya que la correlación

con el rendimiento y la precocidad fueron muy altas, significativas al 0,1% tanto en riego como en estrés

La reducción del número de espigas en ambientes en que la disponibilidad de agua por el cultivo es escasa y su efecto en el rendimiento final del cultivo ha sido comprobado por distintos autores en cebada (ACEVEDO Y COL., 1991; GARCÍA DEL MORAL Y COL., 1991; CANTERO-MARTÍNEZ Y COL., 1995). La disminución del número de espigas por planta es más importante cuando el estrés se produce durante el periodo de crecimiento de los tallos (estado 31 de la escala de Zadoks) ya que contribuye a la aborción de los tallos y a la diferenciación de las espigas lo que hace que la reducción del rendimiento se deba principalmente a la disminución del número de espigas (MCMMASTER, Y COL., 1994). En nuestras condiciones experimentales el estrés más severo se produjo en un estado de la planta más avanzado, por lo que no afectó de forma importante al número de espigas por planta. Esto lo corrobora la baja correlación encontrada entre rendimiento en estrés y el número de espigas por metro cuadrado ( $r=0,24$ ) (Tabla 4.3.18).

En cuanto al número de granos, el periodo que más influencia tiene sobre este componente del rendimiento es el comprendido entre hoja bandera y final de la antesis en trigo (estados 40 al 70 de la escala de Zadoks) (CHRISTEN Y COL., 1995; BINDRABAN Y COL., 1998). En este cultivo se ha observado también que el estrés producido por altas temperaturas al inicio del estado reproductivo de la planta, es decir, en torno a antesis, afectaba al número de granos (GIBSON Y PAULSEN, 1999), y ENTZ Y FOWLER (1990), observaron una asociación entre la materia seca acumulada en pre-antesis y el número de granos por metro cuadrado. En nuestras condiciones el estrés severo se produce en una fase más avanzada del periodo de llenado del grano por lo que afecta menos al número de granos que al peso unitario del grano. En el peso unitario del grano influyen de forma importante, en condiciones de estrés, el grado de removilización de reservas vegetativas durante el crecimiento del grano. La alta correlación encontrada entre el rendimiento del grano en estrés y el peso de mil granos y entre el rendimiento y el periodo de llenado del grano y tasa de llenado del grano ( $p=0,001$  en todos los casos) (Tabla 4.3.18), confirman esta hipótesis. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por otros autores en cebada (AUSTIN Y COL., 1980). En triticale (ROYO Y COL., 1999) observaron que la contribución de reservas acumuladas en pre-antesis al llenado del grano alcanzaba el 65% en genotipos de invierno, lo que indica que el almacenamiento de

carbohidratos en pre-antesis es crucial para el rendimiento del grano del triticale en condiciones de tipo Mediterráneo. En maíz también se ha observado que la tolerancia a la sequía va asociada con un aumento en el reparto de biomasa hacia la espiga en desarrollo así como un incremento en el índice de cosecha y el rendimiento del grano (EDMEADES Y COL., 1999).

Hemos observado que existían diferencias significativas entre los grupos de cebadas de dos y seis carreras en el número de espigas por metro cuadrado (Figuras 4.3.4 y 4.3.5) y en el número de granos por espiga (Figuras 4.3.6 y 4.3.7), lo que refleja diferencias en morfología entre los dos tipos de cebada (KIRBY y RIGGS, 1978). El número de espigas por metro cuadrado del grupo de seis carreras era menor que el del grupo de dos carreras. Sin embargo el número de granos por espiga era mayor en las cebadas de seis carreras. Este hecho unido al mayor peso unitario del grano observado en las cebadas de dos carreras hace que no existan diferencias en el rendimiento entre las cebadas de dos y seis carreras incluidas en los ensayos. Esta compensación entre los componentes del rendimiento ha sido comprobada también por otros autores en este cultivo (GARCÍA DEL MORAL Y COL., 1991; CONRY, 1994; MITCHELL Y COL., 1996).

## *Conclusiones*

### **Rendimiento:**

1. El rendimiento en estrés se vio fuertemente asociado con la precocidad y el tiempo de llenado del grano, de forma que los genotipos que espigaron antes fueron los que presentaron un tiempo de llenado del grano más largo y mayores rendimientos en condiciones de estrés hídrico terminal.
2. Se puede decir de una forma general que en nuestras condiciones experimentales un buen rendimiento potencial favorece el rendimiento de la cebada en condiciones de estrés hídrico, como nos demuestra el hecho de existir una correlación muy significativa, para el conjunto de variedades estudiadas entre 1991 y 1996, entre los valores de rendimiento en condiciones de riego y estrés. (Tabla 4.3.18).
3. Sin embargo el hecho de que algunas variedades mejoren y otras empeoren sus posiciones en las escalas de rendimiento al pasar de condiciones de riego a estrés, nos muestra que unas reaccionan mejor que otras en condiciones de sequía, es decir que existe variabilidad para la tolerancia a la sequía. La variabilidad en el rendimiento se mostró mayor en condiciones de estrés en comparación con la exhibida en el tratamiento de riego.
4. Durante el periodo 1993-96 las líneas ND66, ND77 y la variedad Ruth mejoraron consistentemente su posición en la escala al pasar de condiciones de riego a estrés. En cambio las variedades Reinette y Plaisant empeoraron sus posiciones tanto en ese periodo como durante el bienio 1991-92.
5. El concepto anterior se trató de cuantificar estudiando el índice de rendimiento relativo, que fue superior a 1 en las líneas ND77, ND66, L31 y en la variedad Ruth. Así mismo estas líneas presentaron rendimientos medios en regadío cercanos a la media. Esto explica que sus rendimientos en condiciones de estrés fuesen todos los años del periodo 1993-96 superiores a la media. En el caso de la línea L40 el elevado rendimiento potencial compensó a un índice de rendimiento relativo inferior a 1 y fue el responsable de que también tuviese en condiciones de estrés un rendimiento superior a la media todos los años del cuatrienio estudiado. También L31 y L40 se encontraron en 1991-92 entre las que tuvieron rendimientos superiores a la media en condiciones de estrés.

6. Se apreció una buena correlación entre rendimiento en estrés e índice de rendimiento relativo, si se prescinde del comportamiento de la línea L40 (Figura 4.3.3).

### **Componentes del rendimiento**

1. En general el tratamiento de riego fue responsable de una mayor densidad de espigas, tanto en el bienio 1991-92 como en el cuatrienio 1993-96.
2. Los genotipos de dos carreras presentan generalmente un número mayor de espigas por metro cuadrado que los genotipos de seis carreras.
3. Durante el cuatrienio 1993-96 la interacción GxT no fue significativa para el número de espigas por metro cuadrado, lo que se puede interpretar como una falta de respuesta adaptativa en nuestras condiciones experimentales del carácter densidad de espigas frente al estrés hídrico.
4. El número de granos por espiga en general disminuyó con el estrés.
5. Los genotipos de seis carreras presentaron generalmente un número significativamente mayor de granos por espiga que las de dos carreras.
6. El peso de mil granos, salvo excepciones, disminuyó significativamente en condiciones de estrés hídrico.
7. El peso de mil granos, en nuestras condiciones experimentales es el componente que más influye en el rendimiento final en grano. El peso de mil granos se correlacionó fuertemente, en condiciones de estrés, con el rendimiento en grano.
8. En el cuatrienio 1993-96 los genotipos con peso de mil granos más alto fueron (ordenados de mayor a menor peso) ND77, ND66, L47, Ruth y L40. Todos de dos carreras excepto L40 que posee un peso de mil granos elevado a pesar de ser de seis carreras

9. Existe un mecanismo de equilibrio del rendimiento entre los genotipos de dos y de seis carreras por el que se compensan el número de espigas por metro cuadrado y el peso de mil granos mayores en los genotipos de dos carreras con el número de granos por espiga mayor en los genotipos de seis carreras.

## **4.4 ESTADO HÍDRICO DE LA PLANTA Y AJUSTE OSMÓTICO**

### **4.4.1 RESULTADOS**

#### **4.4.1.1 Estado hídrico de las plantas**

Para medir el estado hídrico de las plantas se suele recurrir a estimaciones del potencial hídrico ( $\psi$ ), potencial osmótico ( $\psi_s$ ), potencial de turgencia ( $\psi_t$ ) o del contenido hídrico relativo (CHR).

Normalmente la medida de una sola de las anteriores magnitudes no es suficiente para saber si una planta se encuentra o no en condiciones de estrés hídrico, y esto se debe fundamentalmente a la existencia del ajuste osmótico y del ajuste elástico.

En el caso de que exista ajuste osmótico se podría dar la circunstancia de que una planta con bajo potencial hídrico, sin embargo no estuviese en condiciones objetivas de estrés hídrico, ya que un descenso paralelo del potencial osmótico estaría permitiendo el mantenimiento de una turgencia adecuada.

En el caso de ajuste elástico, un contenido hídrico relativo bajo, no significaría tampoco necesariamente una situación de estrés por déficit hídrico, siempre que las paredes celulares tuviesen suficiente elasticidad para mantener la turgencia de las células, tejidos y órganos.

De acuerdo con lo anterior, y tal como se detalla en el capítulo de material y métodos, para conocer la respuesta del estado hídrico de nuestras cebadas en condiciones de estrés, se les retiró el agua de riego a partir del estado de la hoja bandera y desde ese momento, a intervalos regulares de tiempo se midió cómo evolucionaban los valores de contenido hídrico relativo y el potencial osmótico en los años 1991 y 1992, y el contenido hídrico relativo y los potenciales hídrico, osmótico y de turgencia en los años 1993 y 1994.

A continuación presentamos la elaboración de resultados correspondiente a contenido hídrico relativo, potencial hídrico, ajuste osmótico y potencial de turgencia. Todo ello para

aproximarse a un mejor conocimiento de cómo los genotipos mantienen la turgencia a lo largo de un proceso de deshidratación.

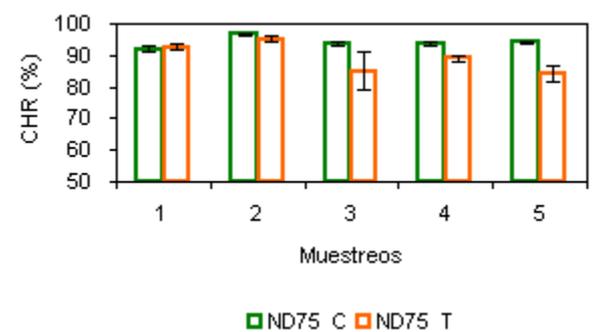
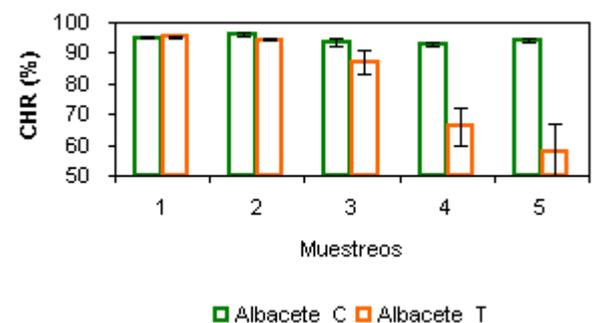
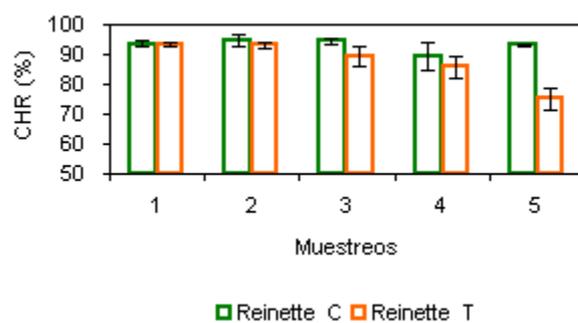
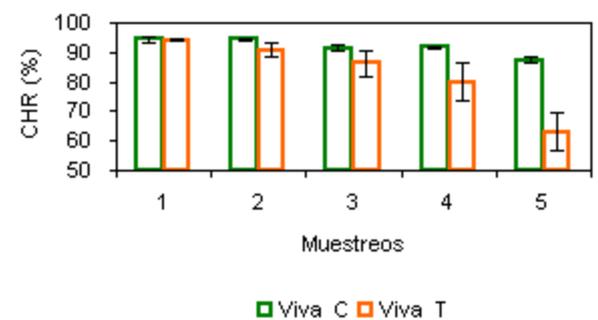
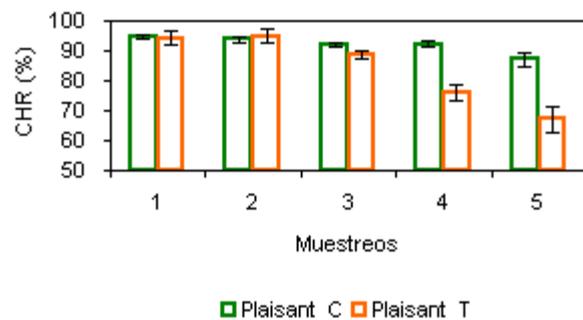
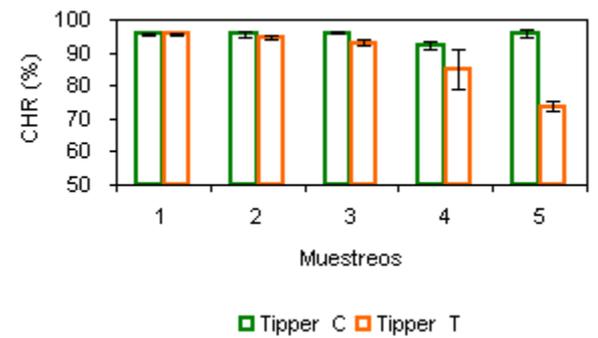
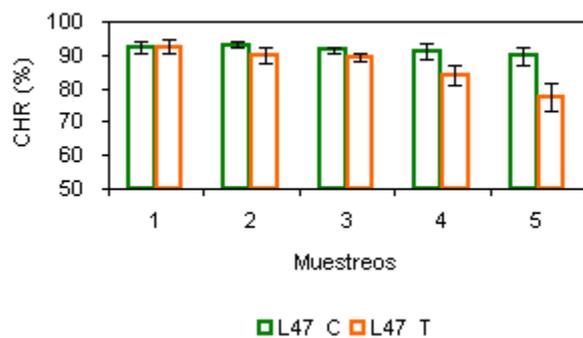
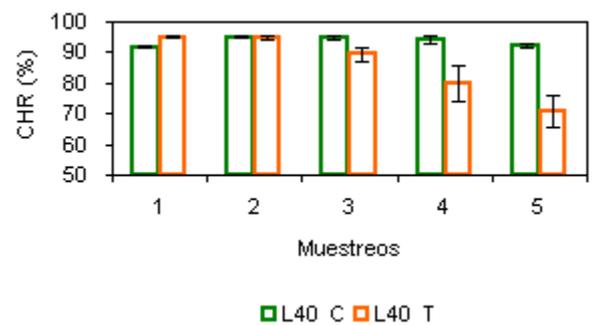
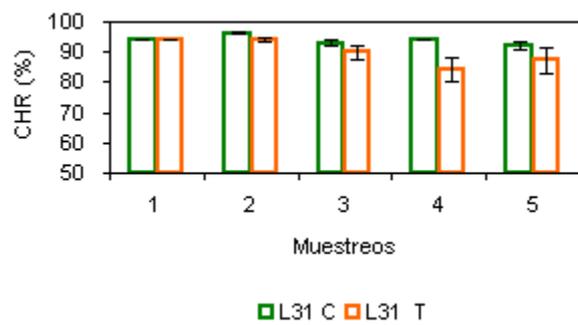
### ***4.4.1.1.1 Contenido hídrico relativo***

Los valores de contenido hídrico relativo (CHR) en poblaciones o genotipos en condiciones de estrés se han utilizado con frecuencia como medida del estado hídrico de la planta resultando muy útiles en la selección de materiales tolerantes a la sequía.

Nosotros hemos medido el CHR en distintos genotipos de cebada en condiciones de hidratación cercanas al óptimo y sometidas a estrés hídrico terminal. En las Figuras 4.4.1 y 4.4.2 se muestra la evolución del contenido hídrico relativo para los doce genotipos de cebada estudiados los años 1993 y 1994 desde el inicio del tratamiento de estrés, que tiene lugar cuando la planta alcanza el estado de hoja bandera (estado 41 de la escala de Zadoks).

La evolución del CHR para los años 1991 y 1992 no se muestra ya que los ocho genotipos ensayados esos años están incluidos en los años 1993 y 1994 y el comportamiento en cuanto al CHR durante el proceso de deshidratación fue similar en ambos bienios.

Tanto en 1993 como en 1994 se observó que el CHR en el control regado se mantenía alto durante todo el ensayo y las variaciones entre genotipos fueron pequeñas los dos años, estando comprendidos los valores de CHR entre el 96% y 79 %.



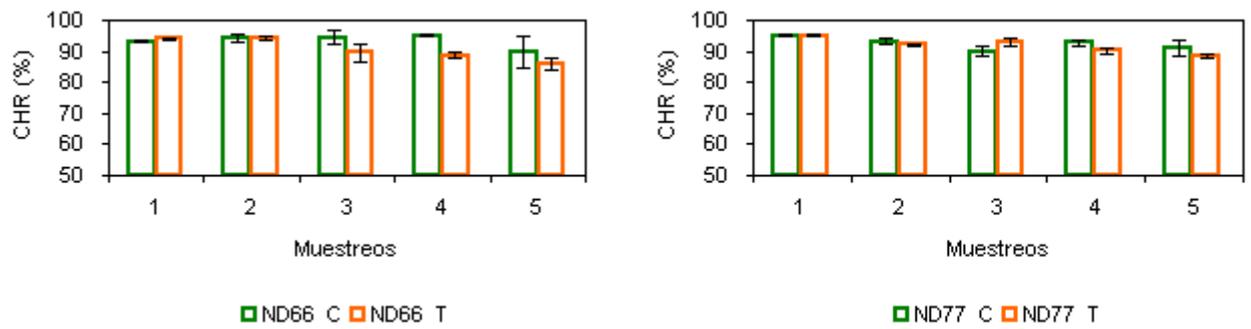


Figura 4.4.1.-Evolución del CHR en el control (C) y el tratamiento (T) durante el periodo de estrés hídrico en doce genotipos de cebada cultivados el año 1993. Las barras verticales representan el error estándar.

En condiciones de estrés, los años 1993 y 1994 las variedades con valores de CHR más bajos en el último muestreo fueron Albacete, Plaisant y Viva cuyos valores de CHR estaban entre el 58 y 67%. Las líneas de mejora L31, L40, ND66, ND75 y ND77 y la variedad Ruth fueron las que mantuvieron el CHR más alto al final del periodo de deshidratación los dos años con valores de CHR en el último muestreo comprendidos entre el 78 y el 82%.

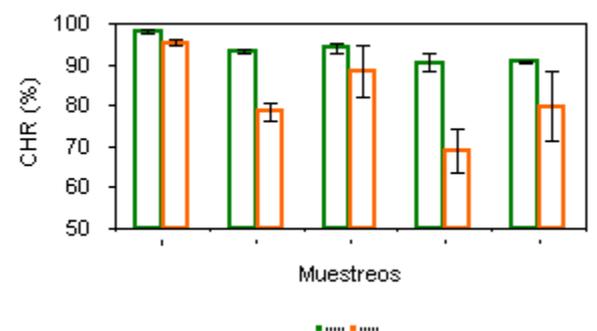
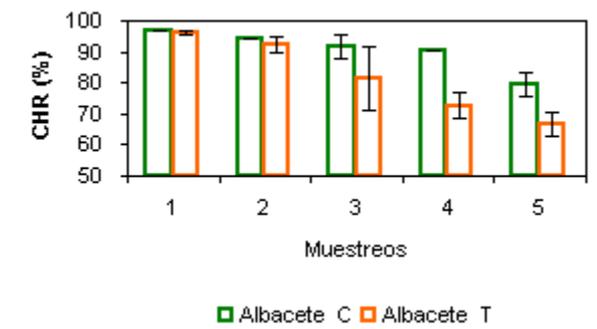
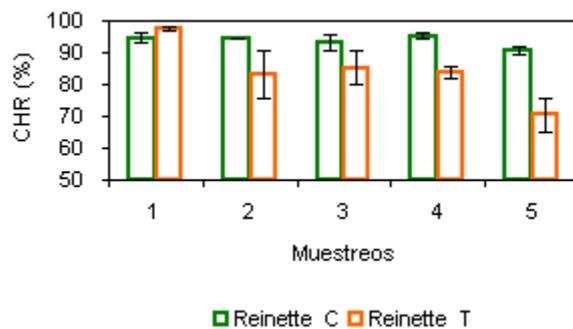
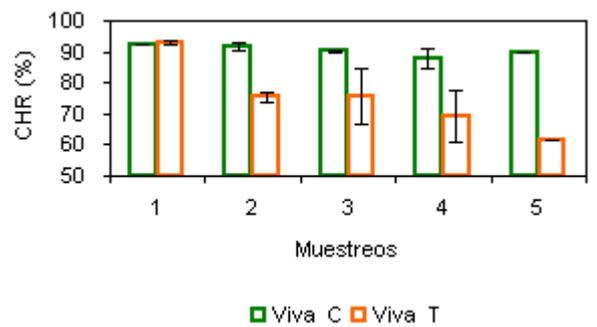
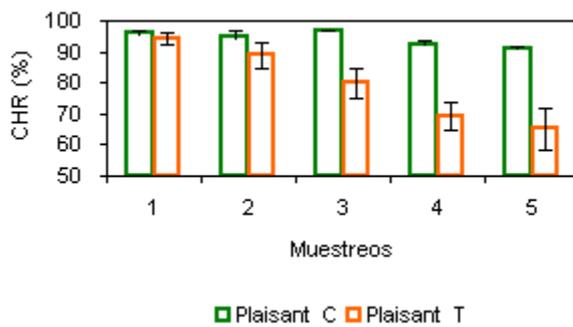
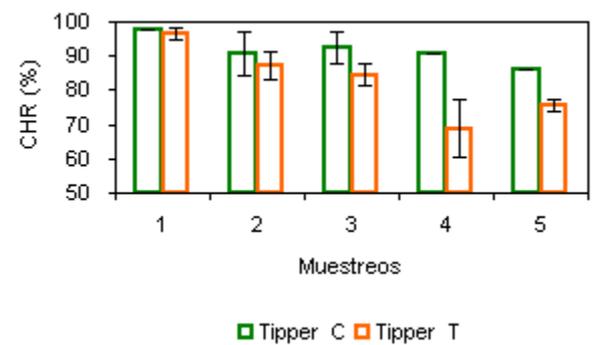
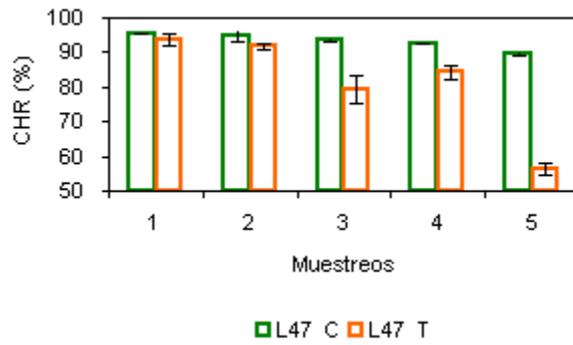
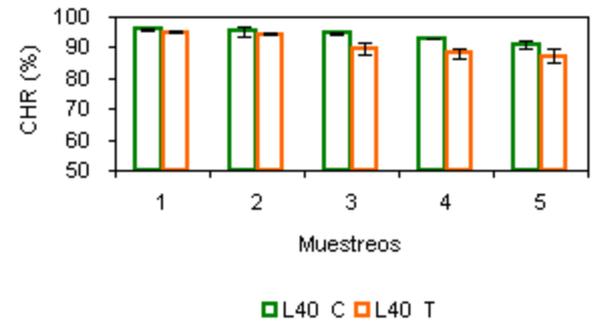
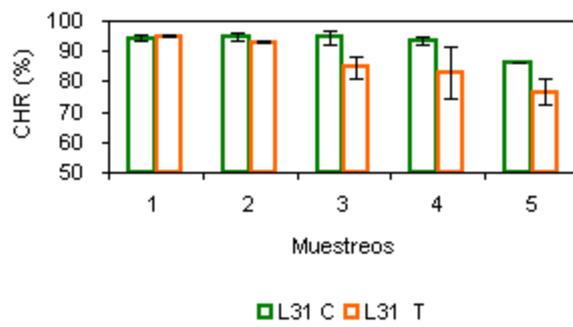
Las diferencias en CHR entre control y tratamiento empezaban a ser importantes a partir del tercer muestreo. A medida que avanzaba el periodo de deshidratación, el CHR era menor en el tratamiento de estrés y las diferencias con el CHR del control eran mayores (Figuras 4.4.1 y 4.4.2).

En dichas figuras se puede ver también que las variaciones entre genotipos fueron más importantes en condiciones de estrés que en riego. El CHR más alto en estrés fue similar al del control, mientras que el más bajo fue mucho menor, 56% que alcanzó la línea de mejora L47 el año 1994.

Anteriormente hemos mencionado la importancia de estudiar al menos dos parámetros para definir mejor el estado hídrico de una planta o de un cultivo, por ejemplo medir potencial osmótico y contenido hídrico relativo o bien la pareja potencial hídrico/potencial osmótico. Esto es lo más deseable, sin embargo no siempre se dispone de los medios y el tiempo necesarios para ello.

En conexión con esto los valores de potencial hídrico medio o del CHR medio, en solitario, nos dan una visión más parcial que la obtenida en el caso de manejar dos parámetros, pero muy interesante, de la capacidad de la tolerancia a la sequía de un genotipo. Obviamente al basarnos solamente en valores de potencial hídrico o de CHR no consideramos los valores de ajuste osmótico y elástico.

Para estudiar la relación del contenido hídrico relativo y el rendimiento se hicieron distintos muestreos durante el periodo de estrés hídrico aplicado a doce genotipos de cebada. En



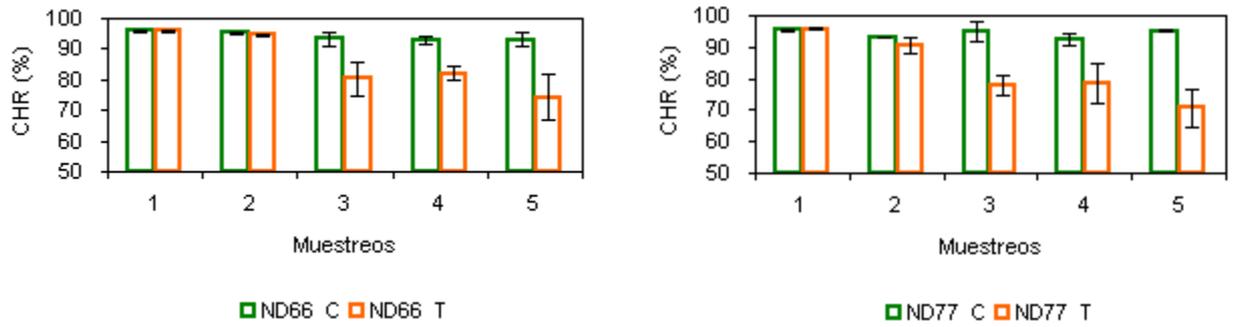


Figura 4.4.2.-Evolución del CHR en el control (C) y el tratamiento (T) durante el periodo de estrés hídrico en doce genotipos de cebada cultivados el año 1994. Las barras verticales representan el error estándar.

la Tabla 4.4.1 se muestran los coeficientes correspondientes a las regresiones entre rendimiento y CHR, así como sus niveles de significación para cinco muestreos realizados durante el periodo de desecación. Teniendo en cuenta los valores de esta tabla se puede ver que los valores de la pendiente de las rectas disminuyen al ir avanzando los muestreos teniendo los valores de la pendiente más bajos (4,43) las rectas correspondientes a los dos últimos muestreos.

**Tabla 4.4.1.-Ecuaciones de regresión entre contenido hídrico relativo (CHR) y peso del grano para los años 1993 y 1994 en cinco muestreos (M) sucesivos realizados durante el periodo de estrés hídrico. Se indican los coeficientes a y b de la recta de regresión  $\text{Peso grano} = a + b\text{CHR}$ ; r es el coeficiente de correlación lineal y n el número de observaciones.**

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>n</i>
M1	-1144,82	14,22	0,20 NS	12
M2	-735,33	10,38	0,57*	12
M3	-394,67	7,26	0,63*	12
M4	-147,93	4,43	0,54 <sup>0</sup>	12
M5	-128,27	4,43	0,74**	12

<sup>0</sup>, \*, \*\*, Significativa al nivel de probabilidad del 0,1; 0,05 y 0,01 respectivamente, NS no significativa.

Para facilitar la comprensión y tener una estimación visual de la calidad de las rectas se han representado además con todos sus puntos la recta correspondiente al quinto muestreo ya que tiene el coeficiente de correlación más alto ( $r=0,74$ ) entre contenido hídrico relativo y rendimiento (Figura 4.4.3 A). En esta figura se observa que la línea de mejora L40 tubo el rendimiento más alto en condiciones de estrés aunque su contenido hídrico relativo en el último muestreo (82%) fue ligeramente inferior al de las líneas de mejora ND66 (83%) y ND75 (84%). ND75 tenía el CHR más alto de todos los genotipos sin embargo el rendimiento fue inferior al de L40, Ruth, ND77 y ND66. Los genotipos Viva y L47 tenían los valores de rendimiento más bajos y el contenido hídrico relativo que tenían al realizar el último muestreo fue el más bajo, 63 y 60% respectivamente. Los demás genotipos ocuparon posiciones intermedias tanto para el rendimiento como para el contenido hídrico relativo.

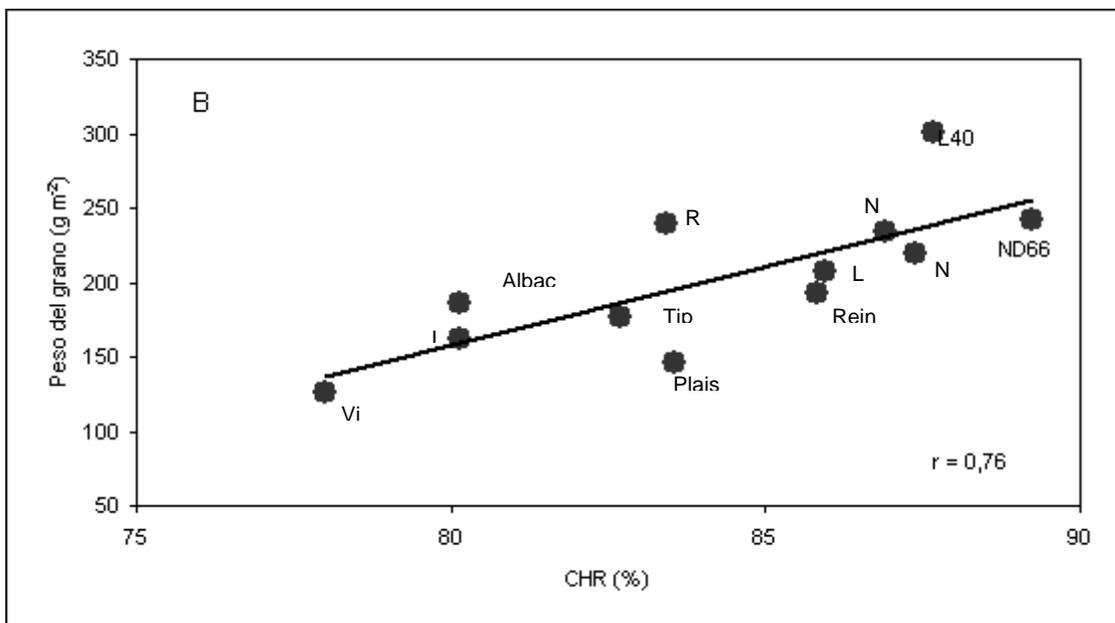
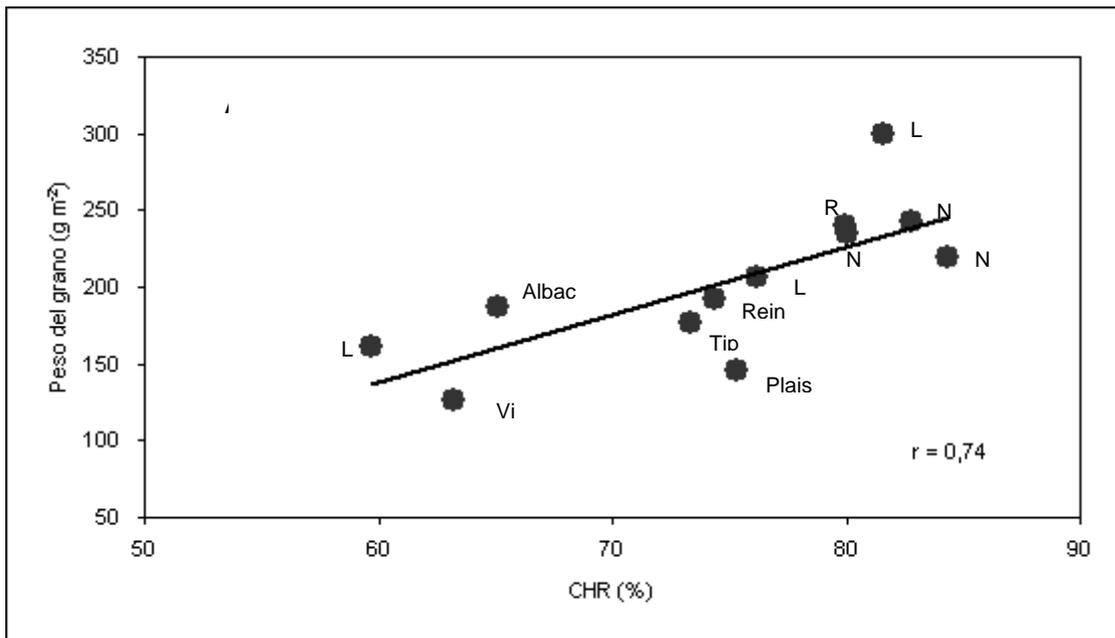


Figura 4.4.3.-Rectas de regresión entre peso del grano y: contenido hídrico relativo (CHR) en el quinto muestreo correspondiente al final del periodo de deshidratación (A) y los valores medios del CHR de los cinco muestreos realizados durante el periodo de deshidratación (B) para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia.

Si consideramos los valores medios del contenido hídrico relativo de los cinco muestreos realizados durante todo el periodo de deshidratación respecto al rendimiento (Figura 4.4.3 B), observamos en primer lugar que el coeficiente de correlación era más alto ( $r=0,76$ ) que el obtenido considerando sólo el último muestreo, y en segundo lugar que el comportamiento de los genotipos, en general, era similar al obtenido al considerar un solo muestreo. Cabe destacar que la línea L40 que tenía el peso del grano más alto, su contenido hídrico relativo (88%) fue superado solamente por el de la línea de mejora ND66 que con un valor de 89% tenía el contenido hídrico relativo más alto de todos los genotipos estudiados y en el rendimiento ocupa el segundo lugar después de L40. El contenido hídrico relativo de la línea L47 era más alto que el de la variedad Viva en este caso y su rendimiento también era más alto.

#### 4.4.1.1.2 Potencial hídrico

En la Tabla 4.4.2 se presentan los coeficientes correspondientes a las regresiones entre potencial hídrico y rendimiento, así como sus niveles de significación. Teniendo en cuenta los valores de esta tabla se puede ver que los valores más bajos de la pendiente de las rectas cuyas correlaciones eran significativas corresponden a los dos últimos muestreos.

**Tabla 4.4.2.- Ecuaciones de regresión entre potencial hídrico ( $\psi$ ) y peso del grano para los años 1993 y 1994 en cinco muestreos (M) sucesivos realizados durante el periodo de estrés hídrico. Se indican los coeficientes a y b de la recta de regresión:  $\text{Peso grano} = a + b \psi$ ; r es el coeficiente de correlación lineal y n el número de observaciones.**

	a	b	r	n
M1	186,46	-17,03	-0,07 NS	12
M2	333,59	92,54	0,57*	12
M3	444,18	132,72	0,57*	12
M4	371,58	74,83	0,56*	12
M5	393,61	80,32	0,65**	12

\*, \*\*. Significativa al nivel de probabilidad del 0,05 y 0,01 respectivamente, NS no significativa.

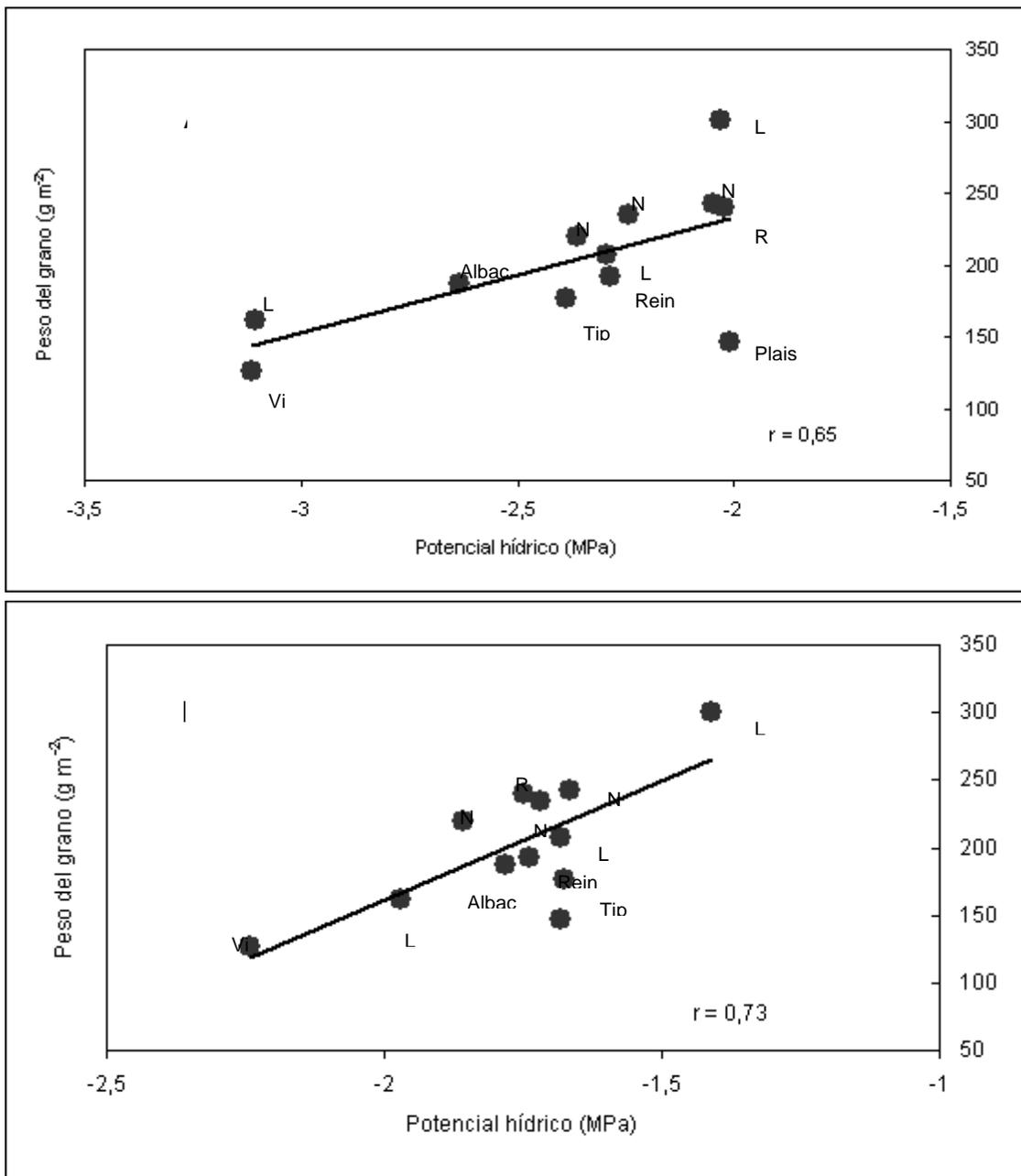


Figura 4.4.4.- Rectas de regresión entre peso del grano y: el potencial hídrico en el quinto muestreo (A) y los valores medios del potencial hídrico de los cinco muestreos realizados durante el periodo de deshidratación (B) en doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia.

Como en el caso del contenido hídrico relativo, se ha representado con todos sus puntos la recta correspondiente al quinto muestreo ya que posee un coeficiente de correlación significativamente más alto ( $r=0,65$ ) que los demás muestreos entre potencial hídrico y rendimiento (Figura 4.4.4 A). En esta figura se observa que la línea de mejora L40 tenía el rendimiento más alto en condiciones de estrés, su potencial hídrico en el último muestreo,  $-2,03$  Mpa, era muy similar al de Ruth y Plaisant con valores de potencial hídrico de  $-2,02$  y  $-2,01$  MPa respectivamente que son los genotipos que tienen los potenciales hídricos más altos en este muestreo. La variedad Viva y la línea de mejora L47 con  $-3,11$  y  $-3,10$  MPa, tenían los valores de potencial hídrico más bajos.

Si consideramos los valores medios del potencial hídrico durante todo el periodo de deshidratación respecto al rendimiento (Figura 4.4.4 B) observamos que, como ocurría con el contenido hídrico relativo, el coeficiente de correlación entre potencial hídrico y rendimiento era más alto,  $r=0,73$ , que el obtenido considerando sólo el último muestreo,  $r=0,65$ . La línea L40 tenía el potencial hídrico medio más alto durante el periodo de deshidratación,  $-1,41$  MPa, seguida de ND66, L31, Plaisant y Tipper. La variedad Viva tenía el potencial hídrico más bajo,  $-2,24$  MPa.

De los datos anteriores podemos concluir que se puede utilizar el contenido hídrico relativo o el potencial hídrico del final del ciclo de crecimiento de las plantas para seleccionar genotipos tolerantes a la sequía ya que el comportamiento de los genotipos en el quinto muestreo fue muy parecido al obtenido utilizando los valores medios de contenido hídrico relativo y potencial hídrico durante el periodo de deshidratación.

Por otra parte, la medida del contenido hídrico relativo es más sencilla y económica que la del potencial hídrico por lo que el contenido hídrico relativo parece ser un parámetro de gran interés en programas de mejora de cebada para la selección de genotipos tolerantes a la sequía.

#### 4.4.1.2 Ajuste osmótico en plantas adultas

Para estimar el ajuste osmótico se ha estudiado la variación del potencial osmótico en función del contenido hídrico relativo en todos los genotipos. Se pudo establecer una correlación lineal significativa entre los valores de potencial osmótico y los de contenido hídrico relativo, que se expresa de la forma siguiente:

$$\psi_s \text{ (MPa)} = a + b \text{ CHR (\%)}$$

Correlaciones lineales semejantes y muy significativas se pudieron establecer siempre, entre los valores de potencial osmótico y los de contenido hídrico relativo para todos los genotipos en estudio, durante el proceso de estrés hídrico los años 1991, 1992, 1993 y 1994.

Los valores de todas las correlaciones correspondientes a los ocho genotipos ensayados en los años 1991 y 1992 y a los doce genotipos en 1993 y 1994 se muestran en la Tabla 4.4.3, en la que se indican también para cada recta, el valor del coeficiente de correlación lineal ( $r$ ), el número de puntos que se utilizó para la construcción de la recta ( $n$ ) y el valor del contenido hídrico relativo que en cada una de las rectas corresponde a un potencial osmótico de  $-3$  MPa.

Los valores de los coeficientes de correlación ( $r$ ) fueron elevados para todas las rectas de regresión ( $p=0,001$ ), lo que indica que existe una relación estrecha entre los valores de  $\Psi_s$  y CHR para todos los genotipos estudiados.

Así mismo en las Figuras 4.4.5 a y b se han representado las rectas de regresión ajustadas correspondientes a todas las correlaciones lineales descritas.

Para evitar un exceso de figuras muy parecidas entre sí hemos decidido representar, de todas estas rectas, sólo la correspondiente a la línea de mejora L40 en 1992 como representativa de los años 1991 y 1992 y la correspondiente a la variedad Ruth en 1993, como ejemplo para 1993 y 1994 (Figura 4.4.6). En esta figura se pone de manifiesto la alta correlación observada entre el potencial osmótico y el contenido hídrico relativo en condiciones de estrés hídrico.

**Tabla 4.4.3.-Ecuaciones de regresión entre potencial osmótico ( $\psi_s$ ) y contenido hídrico relativo (CHR) para los años 1991, 1992, 1993 y 1994. Se indican los coeficientes a y b de la recta de regresión  $\psi_s = a + bCHR$ ; r es el coeficiente de correlación lineal, n el número de observaciones y el valor del CHR a  $-3$  MPa se considera como una estimación del ajuste osmótico.**

	a	b (1)	r (2)	n	CHR (-3MPa)
Año 1991					
L31	-7,60	0,069 a	0,84***	24	66,71
L40	-7,24	0,066 a	0,92***	19	64,44
L47	-6,73	0,061 ab	0,94***	21	60,76
Tipper	-5,89	0,049 bc	0,83***	22	58,26
Plaisant	-5,41	0,045 c	0,82***	21	53,29
Viva	-5,09	0,040 c	0,87***	20	51,81
Reinette	-5,65	0,049 bc	0,87***	22	53,41
Albacete	-5,48	0,046 c	0,81***	22	54,04
Año 1992					
L31	-8,95	0,077 a	0,87***	32	77,44
L40	-8,51	0,071 ab	0,94***	32	77,88
L47	-6,46	0,050 c	0,70***	31	69,51
Tipper	-5,87	0,041 c	0,76***	31	69,04
Plaisant	-6,88	0,054 c	0,91***	30	72,44
Viva	-6,17	0,044 c	0,88***	30	72,47
Reinette	-6,88	0,057 bc	0,77***	30	67,86
Albacete	-6,16	0,045 c	0,91***	30	69,78
Año 1993					
L31	-7,35	0,060 a	0,87***	21	72,02
L40	-7,39	0,062 a	0,88***	23	71,18
L47	-4,82	0,031 c	0,70***	20	59,18
Tipper	-6,11	0,048 abc	0,78***	22	66,53
Plaisant	-5,65	0,041 bc	0,84***	24	64,18
Viva	-5,49	0,039 c	0,89***	21	64,26
Reinette	-6,11	0,047 abc	0,82***	25	66,09
Albacete	-5,09	0,035 c	0,83***	20	58,89
Ruth	-6,93	0,057 a	0,92***	29	68,43
ND75	-6,24	0,051 ab	0,95***	25	63,23
ND66	-4,64	0,033 c	0,54**	23	50,03
ND77	-5,12	0,039 c	0,57**	25	54,28
Año 1994					
L31	-7,58	0,062 a	0,95***	11	73,87
L40	-7,94	0,068 a	0,86***	18	72,05
L47	-5,20	0,034 b	0,95***	13	64,02
Tipper	-5,46	0,041 b	0,87***	16	60,07
Plaisant	-5,15	0,036 b	0,91***	18	59,22
Viva	-5,99	0,042 b	0,93***	13	60,33
Reinette	-6,38	0,048 ab	0,89***	15	69,76
Albacete	-4,88	0,033 b	0,77***	16	56,62
Ruth	-6,19	0,046 ab	0,83***	18	69,60
ND75	-5,97	0,044 b	0,88***	19	66,72
ND66	-5,35	0,037 b	0,79***	20	63,35
ND77	-5,67	0,040 b	0,82***	18	66,46

(1) En cada año los genotipos seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de probabilidad de 0,05 según el test de Snedecor y Cochran.

(2) \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad de 0,01 y 0,001 respectivamente

Los valores de CHR para un  $\psi_s$  de  $-3$  MPa se pueden tomar como un estimador de del ajuste osmótico, ya que nos indican si una planta, en nuestro caso una hoja, con bajo potencial osmótico está más o menos deshidratada, es decir si tiene más o menos ajuste.

El valor para el  $\psi_s$  de  $-3$  MPa se tomó siguiendo el criterio de MORGAN (1983). Se utilizó este valor de referencia porque permitía una buena discriminación entre los genotipos estudiados y estaba dentro del límite mínimo de  $\Psi_s$  alcanzado por dichos genotipos.

Globalmente considerados los valores de CHR para un  $\Psi_s$  de  $-3$ MPa correspondientes al año 1991, valor medio 58,84%, resultan inferiores a los de los otros años cuyos valores medios fueron 72,05%, 63,19% y 66,00% para los años 1992, 1993 y 1994 respectivamente. Esa diferencia pudo ser ocasionada por las condiciones del suelo y de riego que se mejoraron el año 1992 lo que pudo dar lugar a un aumento de iones en la solución del suelo que pudo ser responsable de la disminución del  $\Psi_s$  de las hojas.

La variabilidad en el ajuste osmótico estimado como el CHR a un potencial osmótico de  $-3$ Mpa fue notable en el conjunto de los genotipos estudiados, oscilando entre 66,71 y 51,81 en 1991; entre 77,88 y 67,86 en 1992; entre 72,02 y 50,03 en 1993 y entre 73,87 y 56,62 en 1994 (Tabla 4.4.3).

Los valores de CHR más altos (mayor ajuste) para un  $\Psi_s$  de  $-3$ Mpa los años 1991 y 1992 los tuvieron las líneas de mejora L31 y L40 y los años 1993 y 1994 estas dos líneas y la variedad Ruth.

Los valores medios de las pendientes de las rectas resultaron más uniformes a lo largo de los años que los valores de CHR (para un  $\Psi_s$  de  $-3$ MPa) siendo: 0,053, 0,055, 0,045 y 0,044 para los años 1991 a 1994 respectivamente y se pueden emplear también como parámetros representativos del ajuste osmótico ya que representan la variación del  $\Psi_s$  respecto al CHR a lo largo del proceso de estrés hídrico. En este caso también mayor pendiente significa mayor ajuste.

Para la separación de las pendientes se utilizó el test de SNEDECOR Y COCHRAN (1976) comprobando que existen diferencias significativas entre las pendientes (b) de las rectas de regresión (Tabla 4.4.3). Las pendientes de las regresiones correspondientes a L31 y L40 fueron significativamente más altas los años 1991 y 1992 que las correspondientes a la mayor parte de los genotipos restantes. Los años 1993 y 1994 las pendientes L31 y L40 siguieron siendo las más altas numéricamente distinguiéndose también las variedades Ruth y Reinette por presentar pendientes elevadas.

No se encontraron diferencias en ajuste osmótico entre los genotipos de dos y seis carreras. L40, Albacete y Plaisant son de seis carreras, L40 tiene capacidad de ajuste osmótico alta mientras que en Albacete y Plaisant la capacidad de ajuste osmótico es baja. La línea de mejora L31 y las variedades Ruth y Viva son de dos carreras, L31 y Ruth tienen una capacidad de ajuste osmótico alta y Viva muy baja.

Las diferencias en cuanto a la capacidad de ajuste osmótico se pueden ver también en la Figura 4.4.5 a y b, confirmando la existencia de variabilidad para el ajuste osmótico entre los genotipos estudiados.

Es posible que el valor de la pendiente represente mejor la capacidad de ajuste osmótico de la planta ya que puede integrar el efecto de distintos procesos que afectan al estado hídrico de las células en condiciones de estrés mejor que un valor puntual de contenido hídrico relativo.

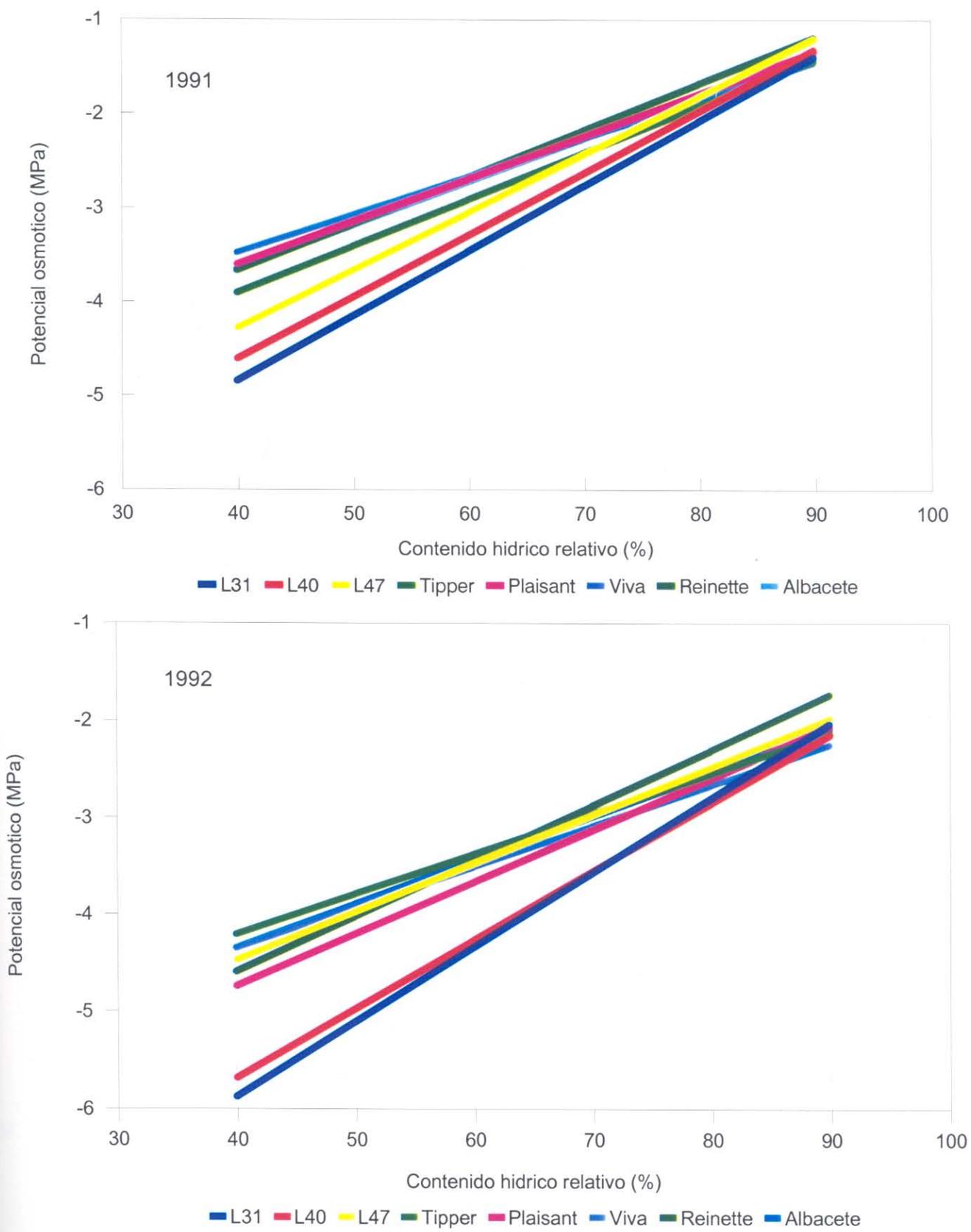


Figura 4.4.5 a.- Rectas de regresion ajustadas entre potencial osmotico y contenido hidrico relativo de ocho genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia los años 1991 y 1992.

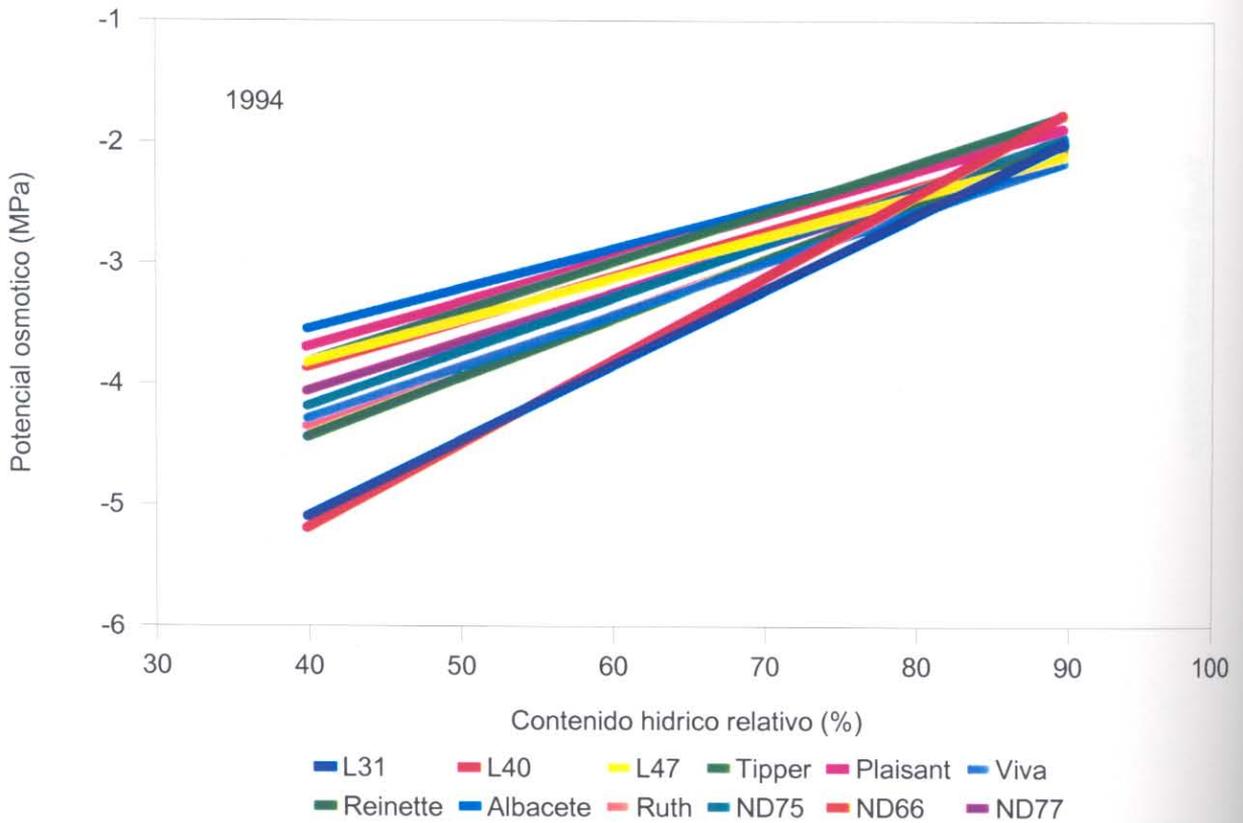
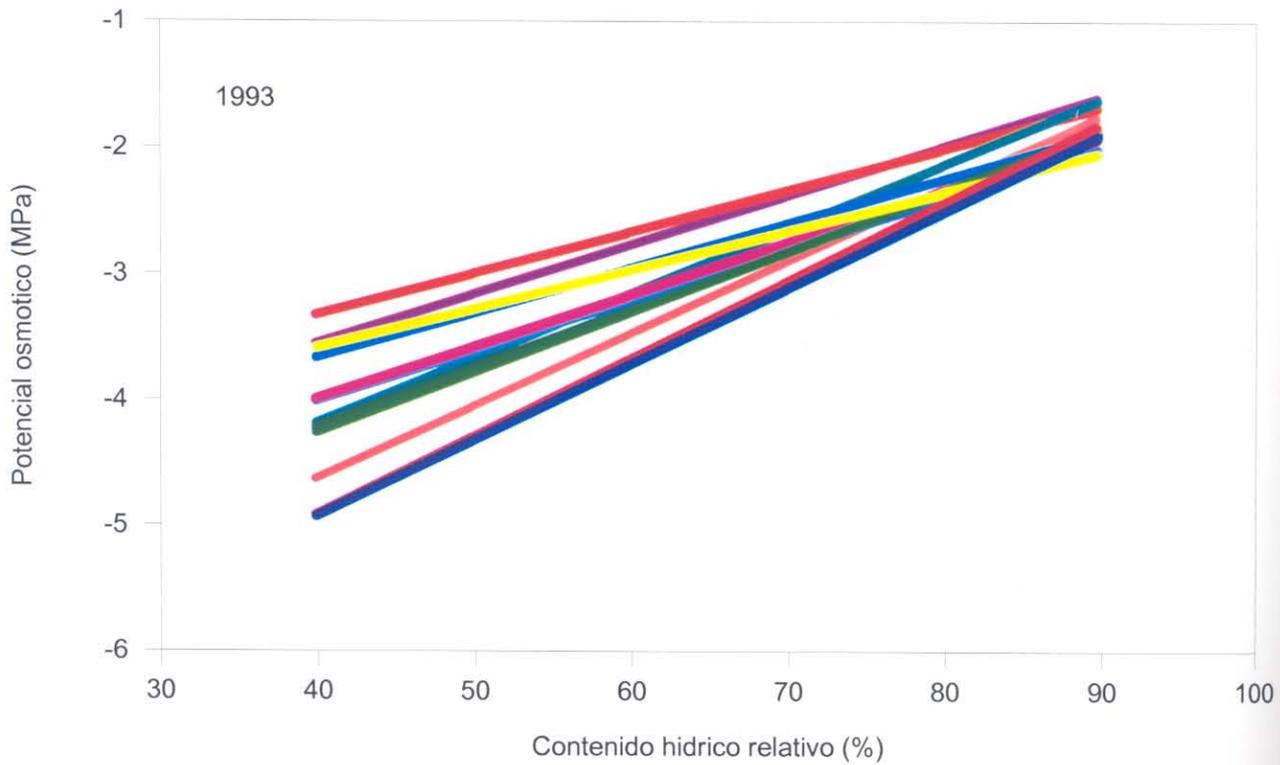


Figura.4.4.5 b.- Rectas de regresion ajustadas entre potencial osmotico y contenido hidrico relativo de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia los años 1993 y 1994.

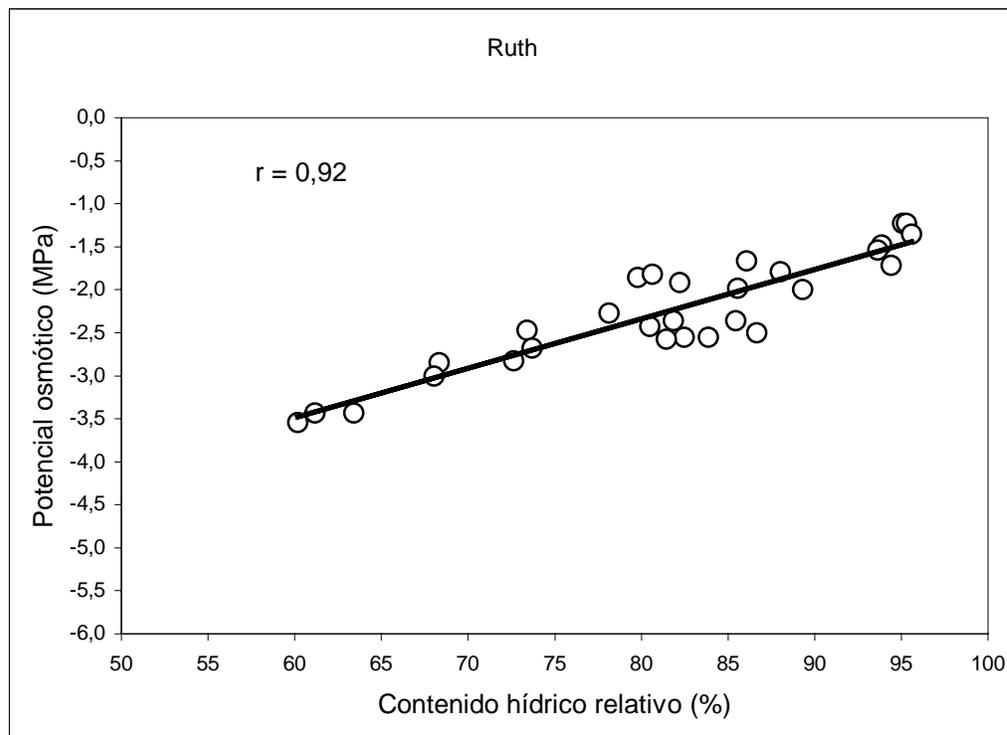
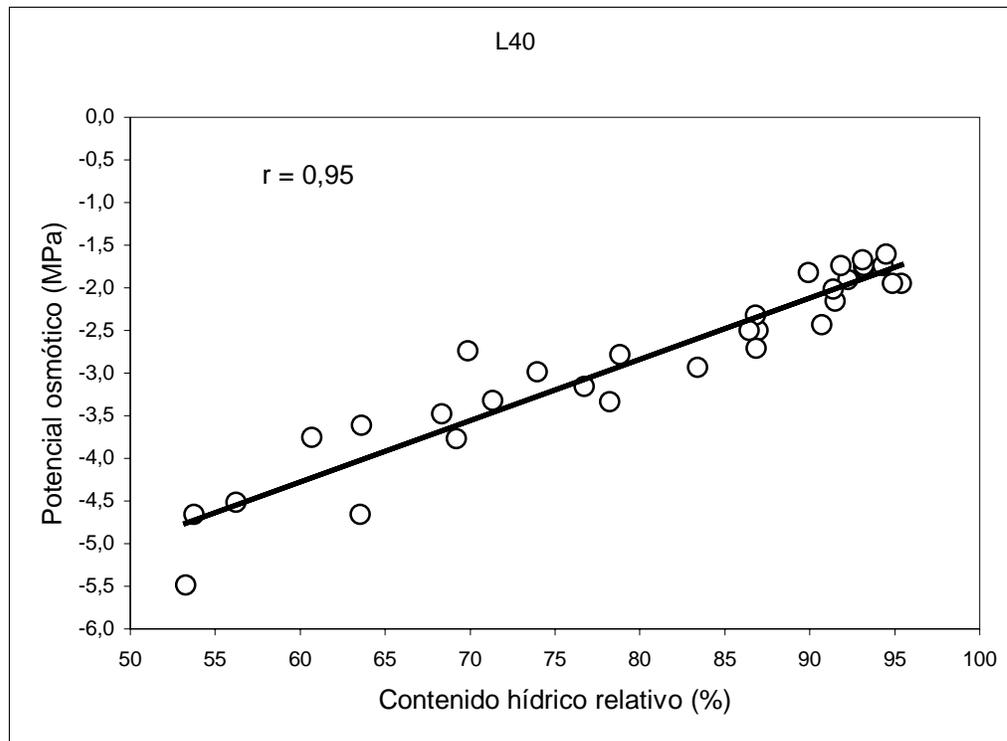


Figura 4.4.6.-Variación del potencial osmótico frente al contenido hídrico relativo para los genotipos L40 en el año 1992 (n=32) y Ruth en el año 1993 (n=29).

#### 4.4.1.3 Mantenimiento de la turgencia

Para ver la variación del potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) respecto al potencial hídrico ( $\Psi$ ) se obtuvieron las rectas de regresión correspondientes a cada año y genotipo. Los coeficientes de estas rectas, incluyendo los de correlación, se muestran en la Tabla 4.4.4. Así mismo, como ejemplo y para mejor comprensión, se representan en la Figura 4.4.7 el detalle de los puntos que dan origen a las correlaciones lineales entre potencial de turgencia y potencial hídrico para la línea de mejora ND66 en 1993 y para la variedad Ruth en 1994.

Los valores de los coeficientes de correlación ( $r$ ) fueron significativos para todas las rectas de regresión. La línea de mejora ND77 el año 1994, presentó el nivel de significación más bajo (10%). La elevada correlación que se observa entre el  $\Psi$  y el  $\Psi_t$  indica que los valores de  $\Psi$  están relacionados con la turgencia de las células en todos los genotipos estudiados.

De forma paralela a la estimación del ajuste osmótico por el valor del CHR a un potencial osmótico establecido ( $\psi_s = -3\text{MPa}$ ), podemos valorar aquí la capacidad de mantener la turgencia por el valor del  $\psi_t$  para un valor de  $\psi$  predefinido que aquí podríamos fijar en  $-2\text{MPa}$ . Estos valores se recogen en la Tabla 4.4.4. Se observa que los genotipos que presentaron un  $\psi_t$  más alto a un  $\psi = -2\text{MPa}$  los dos años fueron L31, Ruth y ND77. Los genotipos con  $\psi_t$  más bajos fueron ND66 y L47 los dos años, junto con Tipper el año 1993 y Plaisant el año 1994. Con  $\psi_t$  intermedios los dos años se encontraban L40, ReINETTE, Viva, Albacete y ND75.

No hemos encontrado una correlación significativa ( $r=0,24$ ) entre ajuste osmótico y  $\psi_t$  a un  $\psi = -2\text{MPa}$ , sin embargo genotipos con capacidad de ajuste osmótico alta como L31, Ruth y L40 poseen valores de  $\psi_t$  altos a un  $\psi = -2\text{MPa}$  lo que indica que el ajuste osmótico es un factor que puede contribuir de forma importante al mantenimiento de la turgencia de las células, que se manifiesta de forma más clara en los genotipos que tienen mayor capacidad de ajuste osmótico.

**Tabla 4.4.4.- Ecuaciones de regresión entre potencial hídrico ( $\psi$ ) y potencial de turgencia ( $\psi_t$ ) para los años 1993 y 1994. Se indican los coeficientes a y b de la recta de regresión  $\psi_t = a + b\psi$ ; r es el coeficiente de correlación lineal, n el n° de observaciones y  $\psi_t$  (-2MPa) es el  $\psi_t$  para un  $\psi$  de -2MPa.**

	a	b	r	n	$\psi_t$ ( $\psi = -2MPa$ )
Año 1993					
L31	1,04	0,32	0,73***	18	0,40
L40	0,99	0,33	0,76***	17	0,33
L47	0,88	0,29	0,59**	22	0,30
Tipper	0,86	0,29	0,71***	22	0,28
Plaisant	0,90	0,28	0,79***	17	0,34
Viva	0,73	0,20	0,74**	12	0,33
Reinette	0,88	0,28	0,54**	22	0,32
Albacete	0,83	0,25	0,70**	14	0,33
Ruth	0,97	0,29	0,64**	21	0,39
ND75	0,79	0,23	0,67***	20	0,33
ND66	0,73	0,22	0,66***	22	0,29
ND77	0,96	0,24	0,53*	16	0,48
Año 1994					
L31	0,97	0,28	0,74**	12	0,41
L40	1,00	0,32	0,54**	19	0,36
L47	0,64	0,20	0,62*	13	0,24
Tipper	0,97	0,28	0,68**	16	0,41
Plaisant	0,96	0,31	0,73***	20	0,34
Viva	0,90	0,26	0,83***	10	0,38
Reinette	0,88	0,24	0,59*	13	0,40
Albacete	0,89	0,26	0,61*	13	0,37
Ruth	0,96	0,29	0,55**	20	0,38
ND75	0,86	0,25	0,63**	17	0,36
ND66	0,79	0,22	0,64**	18	0,35
ND77	1,01	0,28	0,40 <sup>0</sup>	16	0,45

0, \*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,1; 0,05; 0,01 y 0,001 respectivamente

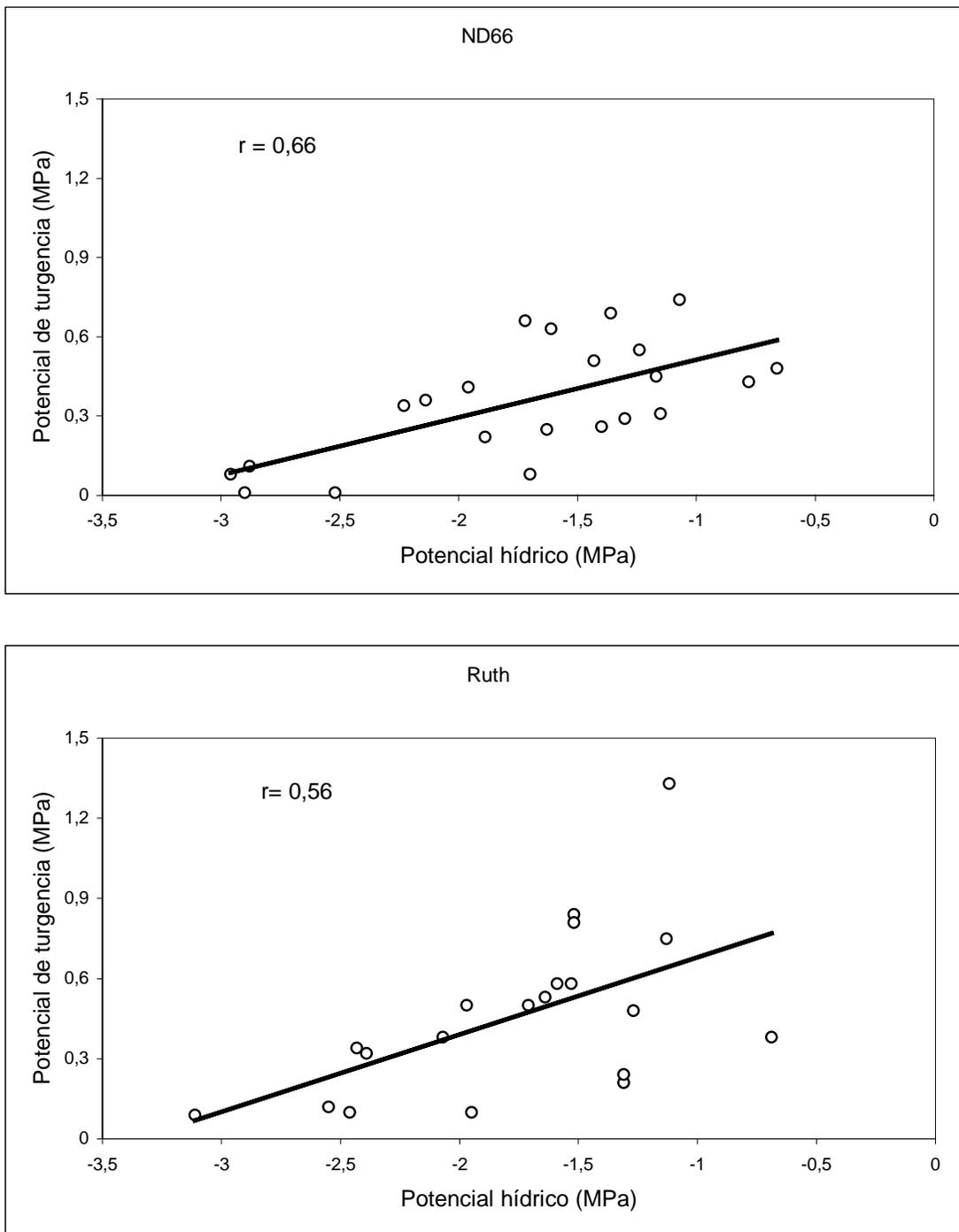


Figura 4.4.7.- Relación entre potencial de turgencia y potencial hídrico en condiciones de estrés para la línea de mejora ND66 el año 1993 (n=22) y la variedad Ruth el año 1994 (n=20).

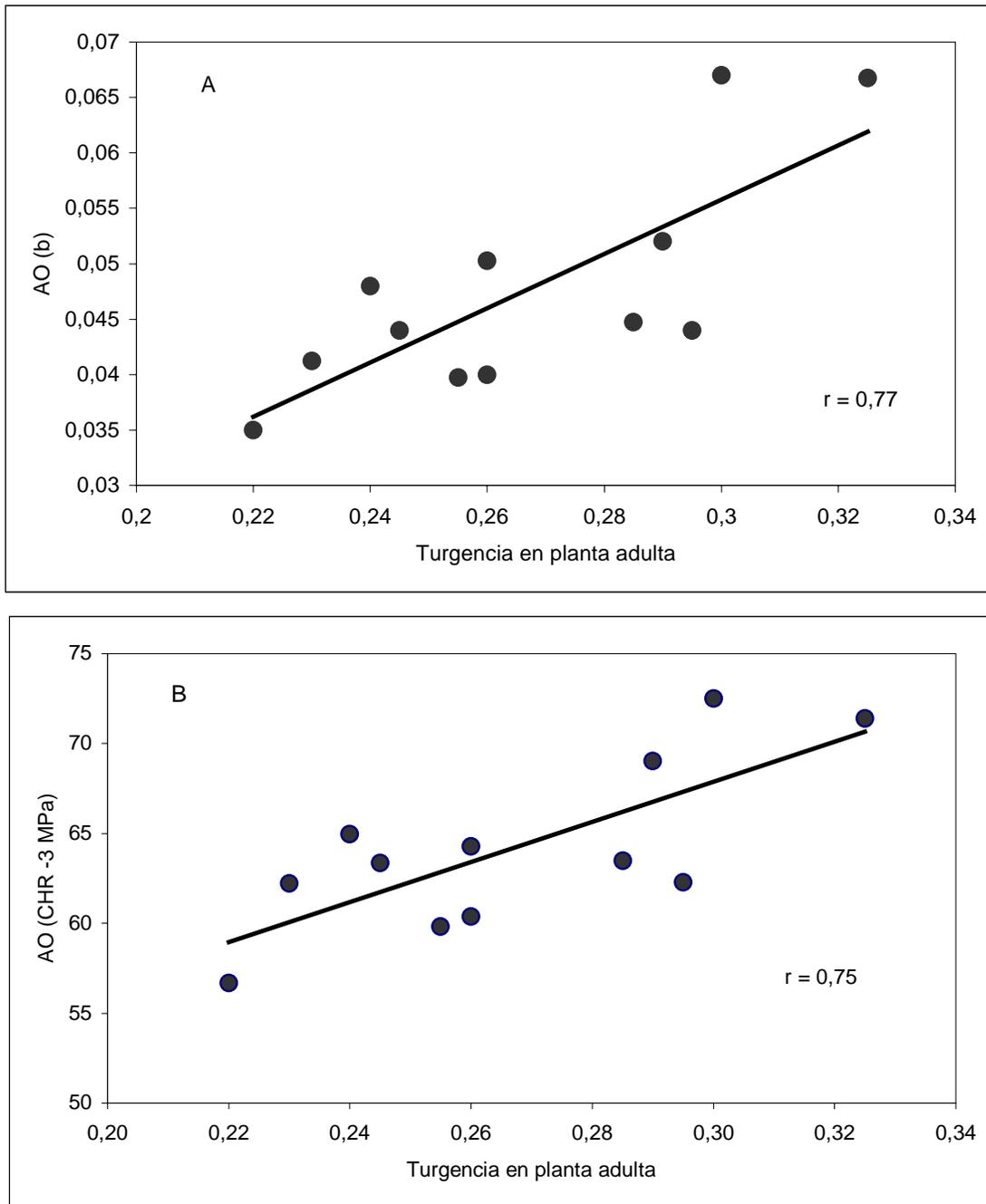


Figura 4.4.8.-Rectas de regresión en planta adulta entre ajuste osmótico (AO) y potencial de turgencia estimado como el valor de la pendiente de la recta potencial de turgencia/potencial hídrico, (A), AO estimado como el valor de la pendiente de la recta potencial osmótico/contenido hídrico relativo y (B), AO estimado como el valor del contenido hídrico relativo (CHR) para un potencial osmótico de -3MPa.

Si estimamos la turgencia como el valor de la pendiente de la recta potencial de turgencia/potencial hídrico, la correlación con el ajuste osmótico es significativa al 1% (Figura 4.4.8 A y B) tanto si consideramos el ajuste osmótico como el valor de la pendiente de la recta potencial osmótico/contenido hídrico relativo (A), como si estimamos el ajuste osmótico como el contenido hídrico relativo a un potencial osmótico de  $-3$  MPa (B).

Una vez más el valor de la pendiente parece ser que tiene un efecto más integrador de los factores que pueden influir en la turgencia de las células que si se considera un valor puntual de potencial hídrico.

#### **4.4.1.4. Relación del ajuste osmótico con el rendimiento y caracteres relacionados con el rendimiento**

En la Tabla 4.4.5 se muestran los coeficientes de correlación entre el ajuste osmótico estimado como el valor del contenido hídrico relativo a un  $\psi_s$  de  $-3$  MPa y como el valor de la pendiente de la regresión potencial osmótico/contenido hídrico relativo y el rendimiento del grano, y caracteres relacionados con el rendimiento, para los doce genotipos de cebada estudiados durante los años 1991 a 1994.

Si consideramos el ajuste osmótico estimado como el valor del CHR a un  $\psi_s$  de  $-3$  MPa, sólo está relacionado de forma significativa con el número de espigas por metro cuadrado, la tasa de llenado del grano y días a maduración en condiciones de estrés. En riego la correlación entre el ajuste osmótico y el rendimiento fue significativa.

En dicha tabla se puede ver también que el ajuste osmótico, estimado como el valor de la pendiente, está relacionado significativamente con el rendimiento y todos los caracteres relacionados excepto el índice de cosecha, en condiciones de estrés.

En la Figura 4.4.9 se representan las regresiones para el ajuste osmótico estimado como el valor de la pendiente de la regresión potencial osmótico/contenido hídrico relativo y el rendimiento y algunos de los caracteres relacionados. En este caso las correlaciones de los caracteres considerados fueron más altas, siendo significativas en todos los casos excepto para el número de espigas en el control.

**Tabla 4.4.5.- Coeficientes de correlación entre el rendimiento y caracteres relacionados y el ajuste osmótico (AO) medido como el contenido hídrico relativo (CHR) a un potencial osmótico de -3MPa o como el valor de la pendiente (b) de la regresión entre potencial osmótico y CHR.**

Carácter	Riego		Estrés	
	AO (CHR=-3MPa)	AO (b)	AO (CHR=-3MPa)	AO (b)
Peso del grano	0,35*	0,51***	0,24 NS	0,45***
Nº espigas/m <sup>2</sup>	0,33*	0,18 NS	0,35*	0,42**
Tasa de llenado del grano	0,38*	0,56***	0,54***	0,56***
Índice de cosecha	0,08 NS	0,36*	0,05 NS	0,21 NS
Días a emergencia de la espiga	-0,03 NS	-0,45**	-0,03 NS	-0,45**
Días a maduración	-0,08 NS	-0,56***	-0,36**	-0,59***

\*, \*\*, \*\*\* Significativa al nivel de probabilidad del 0,05, 0,01 y 0,001 respectivamente, NS no significativa.

Los valores de  $r$  para el rendimiento fueron de 0,51;  $p=0,001$  en el control (A) y de 0,45;  $p=0,001$  (B) en el tratamiento de estrés. Para el nº de espigas por metro cuadrado la correlación con el ajuste osmótico fue baja, no significativa, en el control  $r=0,18$  (C) y  $r=0,42$ ;  $p=0,01$  (D) en el tratamiento. Como en el caso anterior, las correlaciones más altas se dieron entre el ajuste osmótico y la tasa de llenado del grano con valores de  $r$  de 0,56;  $p=0,001$  en riego y estrés (E) y (F). La correlación para el índice de cosecha fue significativa en el control ( $r=0,36$ ;  $p=0,05$ ) (G) y no significativa en el tratamiento  $r=0,21$  (H).

La correlación entre la turgencia estimada como el valor de la pendiente de la regresión  $\psi_t/\psi$  está significativamente relacionada con la tasa de llenado del grano tanto en riego como en condiciones de estrés.

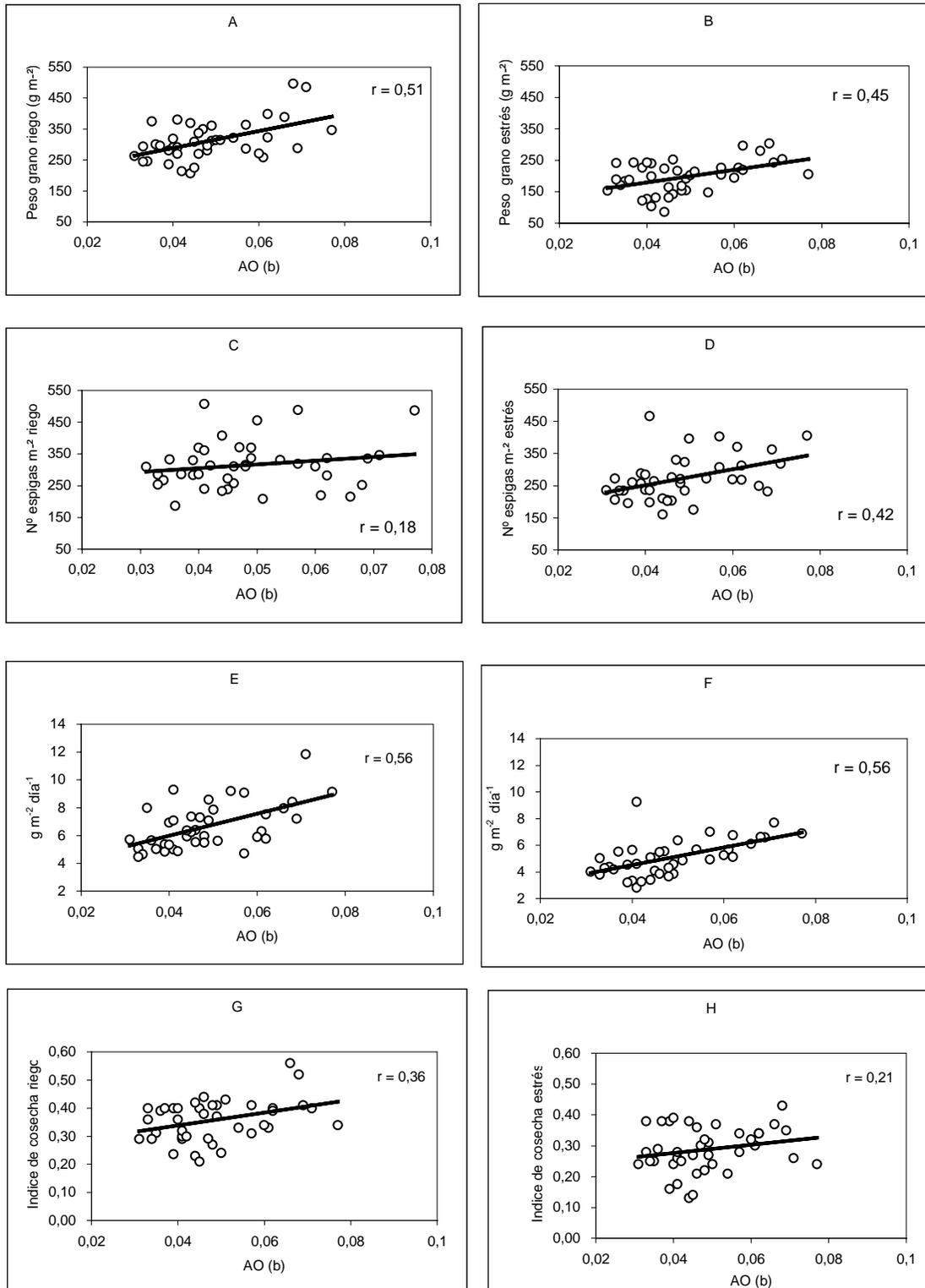


Figura 4.4.9.- Regresiones entre el AO como el valor de la pendiente (b) entre potencial osmótico y contenido hídrico en condiciones de riego y de estrés hídrico, y peso del grano (A y B), n° de espigas por metro cuadrado (C y D); tasa de llenado del grano (E y F) e índice de cosecha (G y H) para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia los años 1991 a 1994 (n=40).

Las correlaciones más altas y estables en todos los casos fueron entre el ajuste osmótico y la tasa de llenado del grano.

#### **4.4.1.5 Ajuste osmótico en plántulas: Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento de coleoptilos**

Para ver el efecto del estrés, se realizaron estudios de crecimiento en coleoptilos de ocho genotipos de cebada en condiciones de hidratación óptimas y sometidos a estrés hídrico, utilizando una solución de polietilén glicol-6000 en ambiente controlado o permitiendo la evaporación del agua de las placas petri que contenían los coleoptilos. Se midió el crecimiento,  $\Psi$  y  $\Psi_s$  tanto en las placas control como en las que se sometieron a estrés hídrico.

En la Tabla 4.4.6 se presentan los datos de crecimiento relativo de los coleoptilos de ocho genotipos de cebada en presencia y ausencia de PEG-6000 como agente desecante, así como los valores medios de ajuste osmótico, mantenimiento de la turgencia y peso del grano de los años 1991-1994. En dicha tabla se recogen también los resultados del test de Duncan para el crecimiento relativo no siendo significativa la interacción GxT. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.4.6.

Realizando el correspondiente análisis de la varianza de los datos se pudo observar que el crecimiento de los coleoptilos en el control, con un crecimiento relativo medio de 2,83, era significativamente más alto que el crecimiento relativo medio de los coleoptilos en estrés, con un crecimiento medio de 2,52.

Entre los distintos genotipos también hubo diferencias significativas ( $p=0,001$ ) (Tabla 8.4.4.6). Se pueden establecer tres grupos de genotipos significativamente diferentes en cuanto al crecimiento relativo. En el primer grupo, con mayor crecimiento relativo, se encontraban: L40, L31 y L47. En el segundo grupo, con un crecimiento menor, estarían: Tipper, Reinette, Albacete y Viva, y en último lugar Plaisant que no difería significativamente de Viva.

**Tabla 4.4.6.- Crecimiento relativo(Longitud final-Longitud inicial)/Longitud inicial, de coleoptilos de ocho genotipos de cebada en presencia y en ausencia de una solución de PEG-6000.**

Genotipo	Control ( C )			Tratamiento ( T )			(C + T)/2**	Otros parámetros (1)			
	Longitud inicial (mm)	Longitud final (mm)	Crecimiento relativo	Longitud inicial (mm)	Longitud final (mm)	Crecimiento relativo	Crecimiento relativo	AO (b)	AO (CHR=-3MPa)	$\psi_t$ ( $\psi=-2$ MPa)	Peso grano ( $g\ m^{-2}$ )
L31	14,70	65,90	3,50	18,10	66,00	2,66	3,08 a	0,067	72,51	0,41	215,84
L40	18,93	78,47	3,15	18,47	74,87	3,05	3,10 a	0,067	71,39	0,35	283,54
L47	19,67	78,77	3,01	18,83	74,93	2,98	2,99 a	0,044	63,37	0,27	188,47
Tipper	20,53	72,60	2,61	19,43	65,87	2,46	2,53 b	0,045	63,47	0,35	186,90
Plaisant	28,37	92,90	2,29	27,90	85,90	2,08	2,18 c	0,044	62,28	0,34	151,05
Viva	21,77	78,10	2,60	22,70	68,13	2,01	2,30 bc	0,041	62,22	0,36	116,05
Reinette	24,30	88,23	2,65	23,97	82,90	2,46	2,55 b	0,050	64,28	0,36	194,99
Albacete	22,40	85,73	2,84	22,70	77,83	2,43	2,63 b	0,040	59,83	0,35	161,67
Media	21,33	80,09	2,83 a	21,50	74,55	2,52					
Medias crecimiento relativo*			2,83 a			2,52 b					

\* En esta fila las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes según el test de Duncan

\*\* En esta columna los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes según el test de Duncan.

- (1) Se incluyen también en la tabla: Valores de ajuste osmótico en hojas bandera dados como pendientes de las rectas de regresión entre valores de potencial osmótico y contenido hídrico relativo en el proceso de deshidratación de plantas adultas (AO, b) y también como valores de CHR para un valor de  $\Psi_s = -3$ MPa, (AO, CHR) obtenido a partir de las rectas ya mencionadas (se indican valores medios para los años 1991-1994). Se incluyen también en la tabla valores de potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) para un valor de  $\Psi = -2$ MPa, obtenido de las rectas de regresión entre  $\Psi_t$  y  $\Psi$ , estos valores son medias para los años 1993 y 1994. Finalmente se incluyen en la tabla los valores medios del peso del grano en estrés para los años 1991-1994.

Los coleoptilos de las líneas L31, L40 y L47 fueron los que presentaron mayor crecimiento relativo en el tratamiento. El crecimiento relativo más bajo en tratamiento fue el de las variedades Plaisant y Viva.

Las líneas de mejora L31 y L40 son las que presentaron mayor capacidad de AO en plantas adultas, tanto si se mide ésta como CHR a  $-3$  MPa como si se utiliza el valor de la pendiente de las rectas de regresión entre  $\psi_s$  y CHR (Tabla 4.4.6). En las variedades Viva, Plaisant y Albacete esos valores fueron los más bajos.

Las correlaciones encontradas entre el ajuste osmótico en planta adulta y crecimiento relativo de los coleoptilos para el conjunto de los genotipos estudiados fueron no significativas, aunque altas, en el tratamiento de estrés ( $r=0,58$ ) y significativos al 5% en el control.

Por otra parte, la correlación entre el peso del grano en condiciones de estrés y el crecimiento relativo de los coleoptilos fue significativa ( $r=0,84$ ,  $p=0,01$ ) en el tratamiento.

Nuestros resultados indican que, aunque la tendencia de los genotipos para el ajuste osmótico en planta adulta y el crecimiento relativo de los coleoptilos en plántula fue similar para algunos genotipos, no encontramos una correlación significativa entre ajuste osmótico y crecimiento relativo de los coleoptilos considerando el conjunto de los genotipos, por lo que se requiere la realización de nuevos ensayos para comprobar que el crecimiento relativo en plántula separa los genotipos como el ajuste osmótico en planta adulta.

#### **4.4.1.6 Mantenimiento de la turgencia en los coleoptilos**

En la Tabla 4.4.7 se presentan los datos de crecimiento,  $\Psi$  y  $\Psi_t$  para los coleoptilos de ocho genotipos de cebada crecidos en condiciones de hidratación óptima, control, y en condiciones de estrés hídrico permitiendo la evaporación del agua de las placas. También se presentan los resultados obtenidos al hacer el test de Duncan para el crecimiento relativo. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.4.7.

**Tabla 4.4.7.- Crecimiento relativo (Longitud final-Longitud inicial) / Longitud inicial, potencial hídrico ( $\Psi$ ) y potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) de coleoptilos de ocho genotipos de cebada crecidos en placas petri en condiciones óptimas (control) o sometidos a estrés hídrico permitiendo la evaporación del agua de las placas petri (tratamiento).**

Genotipo	Control ( C )					Tratamiento ( T )					( C + T )/2**	
	Longitud Inicial (mm)	Longitud final (mm)	Creci. Relativo	$\Psi$ (MPa)	$\Psi_t$ ( $\Psi = -2$ MPa)	Longitud Inicial (mm)	Longitud final (mm)	Creci. Relativo	$\Psi$ (MPa)	$\Psi_t$ (MPa)	Crecimiento Relativo medio	
L31	20,97	83,53	3,00	-0,165	0,189	17,53	43,80	1,51	-1,83	0,116	2,25 ab	
L40	21,43	91,60	3,28	-0,102	0,144	24,23	61,03	1,53	-2,17	0,083	2,40 a	
L47	22,07	101,8	3,64	-0,095	0,148	21,47	49,60	1,31	-2,32	0,059	2,47 a	
Tipper	21,73	83,50	2,84	-0,203	0,057	22,20	46,67	1,11	-1,95	0,051	1,97 bc	
Plaisant	29,60	103,1	2,49	-0,183	0,201	29,60	55,57	0,88	-2,18	0,021	1,68 c	
Viva	26,87	96,70	2,62	-0,165	0,166	22,93	57,77	1,54	-1,21	0,036	2,08 b	
Reinette	23,83	97,97	3,12	-0,182	0,114	25,23	49,10	0,95	-3,00	0,059	2,03 b	
Albacete	26,53	107,4	3,05	-0,062	0,225	24,17	66,87	1,77	-1,05	0,030	2,41 a	
Medias	24,13	95,70	3,00	-0,14	0,16	23,42	53,80	1,32	-1,96	0,06		
Media crecimiento relativo*			3,00 a						1,32 b			

\* En esta fila las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes según el test de Duncan

\*\* En esta columna los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes según el test de Duncan

Realizando el correspondiente análisis de la varianza de los datos, en dicha tabla se puede observar en primer lugar que el crecimiento de los coleoptilos en el control, con un crecimiento medio de 3 mm, fue significativamente más alto ( $p=0,01$ ) que el crecimiento de los coleoptilos en estrés, con un crecimiento medio de 1,32 mm para el conjunto de los genotipos estudiados, siendo el crecimiento mayor en el control que en el tratamiento en todos los casos.

Se apreciaron diferencias entre genotipos pudiendo considerarse tres grupos. Los crecimientos más altos los presentaron L40, L47, Albacete y L31; le siguieron Reinette, Viva y Tipper y por fin Plaisant que no difirió significativamente de Tipper.

En la Tabla 4.4.7 se puede ver también que en el control el  $\Psi_t$  fue más alto que en el tratamiento de estrés en todos los genotipos estudiados. La variedad Plaisant y la línea de mejora L31 presentaban los  $\Psi_t$  más altos, 0,201 MPa y 0,189 MPa respectivamente, y Tipper el más bajo, 0,057 MPa. En el tratamiento de estrés, los genotipos que presentaron los  $\Psi_t$  más altos fueron L31 y L40 con 0,116 MPa y 0,083 MPa respectivamente, mientras que Plaisant, Albacete y Viva tuvieron los  $\Psi_t$  más bajos, 0,021 MPa, 0,03 MPa y 0,036 MPa respectivamente. Reinette, Tipper y L47 presentaron valores de  $\Psi_t$  intermedios.

El comportamiento de estos genotipos fue similar para el ajuste osmótico en planta adulta. Las líneas de mejora L31 y L40 fueron las que tuvieron mayor capacidad de ajuste osmótico y las variedades Albacete y Viva las que tuvieron menos capacidad de ajuste. Esto explica la alta correlación que hemos encontrado entre el ajuste osmótico en planta adulta y la turgencia en plántula que fue significativa al 1% (Figura 4.4.10).

Se ha observado una correlación significativa entre el  $\Psi$  en coleoptilos y crecimiento relativo de coleoptilos en condiciones de estrés ( $r = 0,75$ ;  $p = 0,05$ ) y no significativa en el control ( $r = 0,61$ ), lo que indica que el estado hídrico de los coleoptilos afecta de forma importante al crecimiento relativo. Sin embargo no se ha encontrado correlación significativa entre crecimiento relativo y  $\Psi_t$  ( $r=0,24$ ).

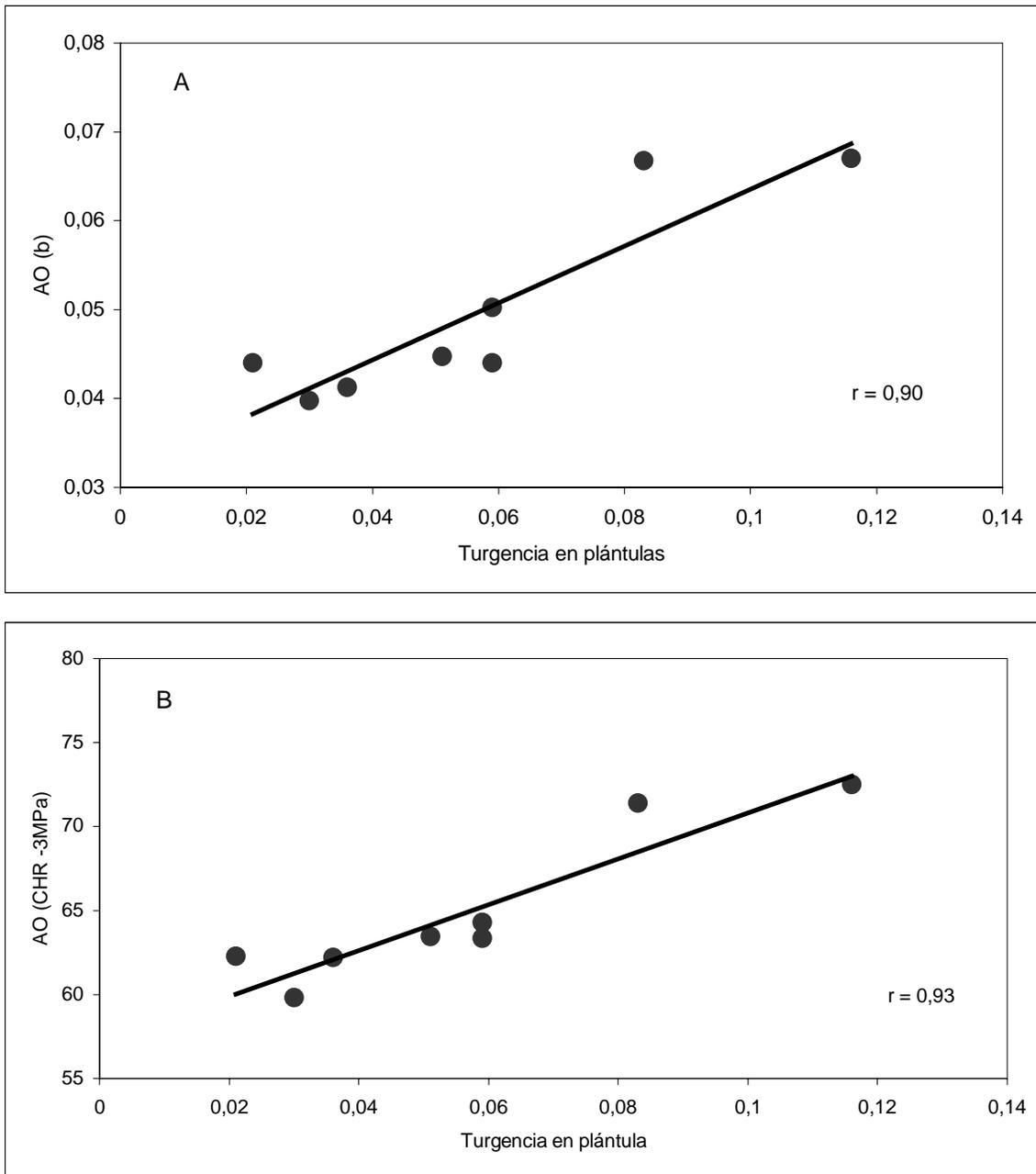


Figura 4.4.10.-Rectas de regresión entre ajuste osmótico (AO) en planta adulta y turgencia en plántulas estimada como el valor de la pendiente de la recta de regresión potencial de turgencia /potencial hídrico, (A), AO estimado como el valor de la pendiente de la recta potencial osmótico/contenido hídrico relativo (CHR) y (B), estimado como el valor del CHR para un potencial osmótico de -3 MPa.

Las correlaciones encontradas entre crecimiento relativo de los coleoptilos y los datos de ajuste osmótico en plantas adultas han sido más bajas, no significativas, que en el experimento anterior ( $r=0,27$  y  $r= 0,16$ ) para el control y el tratamiento respectivamente. El que estas correlaciones con el ajuste osmótico fueran más bajas en este caso, se debió, probablemente, a que el proceso de deshidratación fue más rápido que en el caso de la deshidratación con PEG, lo que impidió que los mecanismos de adaptación se manifestaran de forma eficaz.

Nuestros resultados indican que el crecimiento relativo de los coleoptilos no está directamente relacionado con el ajuste osmótico en condiciones de estrés pero si puede tener un efecto positivo sobre la turgencia ya que hemos encontrado una correlación significativa (1%) entre la turgencia en plántulas y el ajuste osmótico en planta adulta, tanto si se estima éste como el valor de la pendiente ( $r= 0,90$ ) o como el CHR para un potencial osmótico de  $-3$  MPa ( $r=0,93$ ) (Figura 4.4.10).



#### 4.4.2 DISCUSIÓN

Para evaluar el ajuste osmótico se suelen utilizar métodos que relacionan el potencial osmótico con algún parámetro indicativo del estado hídrico de la planta como el potencial hídrico ( $\psi$ ), potencial de turgencia ( $\psi_t$ ) o el contenido hídrico relativo (CHR). Así, MORGAN (1983) utilizó el valor del CHR para un potencial osmótico ( $\psi_s$ ) dado como medida del ajuste osmótico, mientras que ACKERSON Y COL.(1980) utilizaron las pendientes de la recta de regresión entre  $\psi_t$  y  $\psi$  de la hoja para ver las diferencias en la capacidad de ajuste osmótico entre genotipos.

##### 4.4.2.1 Contenido hídrico relativo

Teniendo en cuenta los valores medios de los distintos años y muestreos podemos decir que la variabilidad encontrada en nuestros materiales para el contenido hídrico relativo de las hojas fue escasa en condiciones de riego ya que variaba entre el 93 % que tenían la mayoría de los genotipos y el 91% de la variedad Viva. Sin embargo en condiciones de estrés hídrico la variabilidad era mayor, estando comprendida entre el 88% de las líneas de mejora L31 y L40 y el 78% de la variedad Viva. Las diferencias aumentan si consideramos sólo el último muestreo, presentando los valores más altos L31 y ND75 con un CHR del 82% y Viva los valores más bajos con un 62%.

Por tanto podemos considerar el CHR como un carácter interesante en la mejora de cebadas ya que está relacionado con la tolerancia a la sequía. Los genotipos que mantenían el CHR más alto durante el periodo de deshidratación, las líneas de mejora L31 y L40, rendían más en condiciones de estrés. Sin embargo, la variedad Viva que tenía los valores de CHR más bajos al aumentar el estrés hídrico, tenía el rendimiento más bajo en dichas condiciones. Nuestros resultados corroboran los obtenidos para trigo por SCHONFELD Y COL. (1988). Estos autores observaron que el trigo que mantenía el CHR más alto al aumentar el estrés rendía más en dichas condiciones.

La comparación de los valores de CHR entre poblaciones o genotipos en condiciones de estrés como medida del estado hídrico de la planta ha resultado muy útil como técnica de selección para tolerancia a la sequía en trigo (SCHONFELD Y COL., 1988; RITCHIE Y COL., 1990). El mayor CHR de la hoja en condiciones de estrés hídrico puede ser una consecuencia de la mayor capacidad de ajuste osmótico de las plantas (MORGAN, 1984). Nuestros datos están de acuerdo con los de estos autores ya que los genotipos con mayor contenido hídrico relativo y potencial hídrico en estrés presentaban también mayor capacidad de ajuste osmótico en dichas condiciones y alcanzaban los rendimientos más altos en condiciones de estrés hídrico terminal (Figuras 4.4.3 y 4.4.4).

El comportamiento de los materiales estudiados respecto al potencial hídrico fue similar al observado para el contenido hídrico relativo, por tanto se puede utilizar este carácter como medida del estado hídrico de las plantas para seleccionar genotipos tolerantes a la sequía. Esto supone una ventaja importante ya que es más fácil y económico el medir el contenido hídrico relativo que medir el potencial hídrico.

### **4.4.2.2 Ajuste osmótico en planta adulta**

Para evaluar el ajuste osmótico en cebada hemos utilizado los valores del CHR para un  $\psi_s$  de  $-3\text{MPa}$  porque permitía una buena separación entre genotipos y estaba próximo al  $\psi_s$  más bajo alcanzado por nuestros materiales. Otros autores han utilizado valores del  $\psi_s$  de referencia ligeramente superiores,  $-2,5\text{MPa}$ , en otros cultivos (MORGAN, 1983; RODRÍGUEZ-MARIBONA Y COL., 1992). Es posible que el  $\psi_s$  más bajo requerido para la separación entre nuestros materiales de cebada se debiera a que la cebada está más adaptada a condiciones de sequía por lo que soportaría mejor el estrés hídrico que tuvo lugar al final del ciclo del cultivo.

La diferencia media entre los genotipos con mayor capacidad de ajuste osmótico y los genotipos con menor capacidad de ajuste, considerando el ajuste osmótico como el valor del CHR a  $-3\text{MPa}$ , fue del 16%. Si consideramos el ajuste osmótico como el valor de la pendiente, también pudimos observar diferencias significativas entre genotipos (Tabla 4.4.3 y Figura 4.4.5).

Las líneas de mejora L31 y L40 presentaron la mayor capacidad de ajuste osmótico los cuatro años. Puesto que son dos líneas de mejora seleccionadas para tolerancia a la sequía es posible que posean caracteres fisiológicos y fenológicos que favorecen la adaptación a condiciones de estrés hídrico terminal. Estos resultados corroboran los obtenidos por GUNASEKERA Y COL., (1994) que observaron que genotipos de cebada silvestre que respondían mejor al estrés hídrico, tenían mayor capacidad de ajuste osmótico en estrés y procedían de zonas con escasa disponibilidad de agua. En trigo también se ha observado que los cultivares con mayor capacidad de ajuste osmótico eran más resistentes a la sequía (HAFID Y COL., 1998).

Teniendo en cuenta que las líneas L31 y L40 son más precoces que la mayoría de las variedades estudiadas (Tabla 4.1.1 y 4.1.2) se podría pensar que la mayor capacidad de ajuste osmótico de estas líneas está relacionada con la precocidad. Los años 1993 y 1994 las líneas ND77, ND75 y ND66 tenían una precocidad similar y el ajuste osmótico era más bajo, sobre todo ND66 tenía una capacidad de ajuste osmótico de las más bajas de los genotipos estudiados estos años (Tabla 4.4.3 y Figuras 4.4.5 a y b). Esto indica que el ajuste osmótico es una expresión de la tolerancia a la sequía de los genotipos que lo poseen más que un escape a la sequía, como se ha visto que ocurría en trigo (SCHONFELD Y COL., 1988)

Entre las variedades estudiadas Ruth y Requette fueron las que presentaron mayor capacidad de ajuste osmótico y tuvieron los rendimientos más altos que Plaisant y Viva que tenían la capacidad de ajuste osmótico más baja y los rendimientos eran también más bajos. Estas dos últimas variedades eran las más tardías y procedían de países europeos donde la pluviometría es más abundante que en nuestras condiciones. Parece lógico que estas variedades no manifiesten caracteres de tolerancia a la sequía (como precocidad y ajuste osmótico) de forma tan clara como los genotipos cuya procedencia y selección se ha realizado en esta dirección.

El ajuste osmótico, definido como la bajada del potencial osmótico debido a la acumulación neta de solutos en respuesta al estrés hídrico, se ha considerado como un mecanismo de tolerancia a la sequía en algunos cultivos, y se ha demostrado la existencia de variabilidad para la capacidad de ajuste osmótico en trigo (MORGAN, 1983; MORGAN Y COL., 1986), en sorgo (WRIGHT Y COL., 1983 a y TANGPREMSRI Y COL., 1991 a); en garbanzo (MORGAN Y COL., 1991); y

en guisante (RODRÍGUEZ-MARIBONA Y COL., 1992). Estos autores observaron también una asociación entre ajuste osmótico y rendimiento en condiciones de estrés hídrico.

En nuestros materiales las correlaciones encontradas entre el ajuste osmótico, considerado como el valor de la pendiente, (Tabla 4.4.3) y el rendimiento, fueron altas, significativas al 0,1% (Figura 4.4.9 A y B). Esta alta correlación se explica por el comportamiento de los genotipos estudiados en condiciones de estrés. La reducción media del rendimiento en estrés respecto al control regado fue menor en los genotipos que tenían mayor capacidad de ajuste osmótico. L31 y L40 que tenían la capacidad de ajuste osmótico más alta presentaban una reducción en el rendimiento del 30% y 36% en condiciones de estrés. En Plaisant y Viva que tenían la capacidad de ajuste osmótico más bajas, la reducción del rendimiento del tratamiento respecto al control fue del 50% y 51% respectivamente.

Estas diferencias en rendimiento están en el rango de las obtenidas por MORGAN Y CONDON, 1986 y MORGAN Y COL., 1986 para trigo. LUDLOW Y COL.,1990 observaron un efecto similar en sorgo, al demostrar que el ajuste osmótico minimizaba la reducción en el rendimiento del grano causada por el estrés.

La existencia de variabilidad es importante ya que es condición imprescindible para que un carácter pueda ser utilizado como criterio de selección en programas de mejora. Nosotros hemos encontrado una variabilidad importante para el ajuste osmótico entre los materiales estudiados. Además hemos comprobado que el ajuste osmótico está positivamente correlacionado con el rendimiento del grano en condiciones de estrés. Por tanto, la utilización del ajuste osmótico como un carácter a seleccionar en programas de mejora de cebada para tolerancia a la sequía es de gran interés en la mejora del cultivo, ya que el rendimiento del grano es el objetivo prioritario de la mejora de cereales y especialmente de la cebada. Estos resultados están en la línea de los obtenidos para trigo. En este cultivo se ha comprobado la existencia de variabilidad para el ajuste osmótico así como la asociación de las diferencias entre cultivares con la producción cuando el estrés hídrico tenía lugar antes de floración (BLUM Y COL., 1999).

También hemos observado una variabilidad importante entre los genotipos estudiados para la turgencia, tanto si se considera el  $\Psi_t$  para un  $\Psi$  de  $-2\text{MPa}$ , como si se considera el valor de la pendiente (Tabla 4.4.4). Los genotipos L40 y Ruth estaban en el grupo que tenían una turgencia más alta. Estos genotipos tenían mayor capacidad de ajuste osmótico y presentaban los rendimientos más altos en condiciones de estrés (Figura 4.4.4), lo que indica que toleran mejor la falta de agua de final del ciclo del cultivo. En el extremo opuesto se encontraban Albacete y Viva que estaban entre los genotipos con menor turgencia. La capacidad de ajuste osmótico de estos genotipos era menor y los rendimientos estaban entre los más bajos. Estos genotipos toleraron peor el déficit hídrico del final del ciclo del cultivo. Estos resultados explican la alta correlación que hemos encontrado entre ajuste osmótico y turgencia ( $p=0,01$ ) (Figura 4.4.8).

La presencia de estos caracteres en las plantas que se desarrollan en condiciones de sequía ha sido estudiada por distintos investigadores debido a su relación con el rendimiento en dichas condiciones. Así, la relación del  $\Psi_t$  y el ajuste osmótico con la tolerancia al estrés hídrico ha sido observada en cultivos como el sorgo (ACKERSON y COL., 1980), el trigo (MOUSTAFA Y COL., 1996) y el guisante (SÁNCHEZ Y COL., 1998)

Nosotros hemos encontrado una correlación positiva alta entre mantenimiento de la turgencia y el rendimiento en condiciones de estrés, y positiva y significativa entre ajuste osmótico y el rendimiento en condiciones de estrés, lo que indica que el ajuste osmótico es un importante mecanismo de adaptación a la sequía ya que favorece el mantenimiento de la turgencia y las funciones metabólicas de las células en esas condiciones. Estos resultados están corroborados por los obtenidos para sorgo (BASNAYAKE Y COL., 1996). Estos autores consideran que el papel del ajuste osmótico en sorgo era mantener el contenido hídrico relativo de las hojas al aumentar el déficit hídrico del suelo.

En algunas herbáceas también se ha observado que la mayor turgencia de las hojas era un factor clave en la adaptación en condiciones de estrés hídrico y en la obtención de rendimientos más elevados (WRIGHT Y COL., 1996). En trigo se ha observado que las diferencias genotípicas en el mantenimiento de la turgencia estaban asociadas con diferencias en el rendimiento del grano en el campo en condiciones de estrés (MORGAN Y CONDON, 1986).

En esta línea están los resultados obtenidos por SCHONFELD Y COL., (1988) para trigo al observar que las diferencias en el contenido hídrico relativo en condiciones de estrés se debían a diferencias en el ajuste osmótico y a la elasticidad de los tejidos ya que no encontraron diferencias en el potencial de turgencia al aumentar el estrés. El ajuste osmótico y la baja elasticidad de los tejidos pueden contribuir a la tolerancia a la sequía. Además el trigo con mayor capacidad de ajuste osmótico tenía mayor rendimiento que el que tenía una capacidad de ajuste osmótico más baja.

En nuestras condiciones experimentales, las correlaciones más altas y estables en todos los casos fueron entre el ajuste osmótico y la tasa de llenado del grano. Esto es lógico ya que la tasa de llenado del grano coincide con el desarrollo del estrés hídrico e incluye todos los caracteres que contribuyen a la obtención del rendimiento en las condiciones de crecimiento del cultivo.

De los resultados obtenidos para nuestros materiales y los de otros autores para distintos cereales (GALLARDO Y FERERES, 1989, y RICHIE Y COL.,1990; ALI Y COL.,, 1999) podemos deducir que el ajuste osmótico es un carácter de gran interés en la mejora de cultivos para tolerancia a la sequía ya que contribuye a mantener la turgencia de los tejidos al aumentar el estrés hídrico. Esto permite a las plantas mantener la actividad fotosintética en esas condiciones y por tanto mejorar el rendimiento cuando las condiciones agroclimáticas no son favorables.

### **4.4.2.3 Ajuste osmótico en plántula**

Teniendo en cuenta que las diferencias observadas en la capacidad de ajuste osmótico entre los genotipos estudiados estaba relacionada con el rendimiento, parece lógico pensar que las diferencias en la capacidad de ajuste osmótico causen diferencias en el crecimiento de los tallos durante periodos de estrés hídrico tanto al final del ciclo del cultivo como al comienzo del mismo. En este caso las diferencias genotípicas en la capacidad de ajuste osmótico darían lugar a diferencias en el mantenimiento de la presión de turgencia en respuesta al estrés hídrico, con el consiguiente efecto sobre el crecimiento.

Nosotros hemos obtenido unas diferencias en el crecimiento relativo de los genotipos que estaban comprendidas entre 3,10 de L40 y 2,18 de Plaisant, existiendo diferencias significativas para el crecimiento relativo entre los genotipos estudiados (Tabla 4.4.6). L31 y L40 estaban en el grupo de los genotipos con crecimiento relativo más alto y Plaisant y Viva en el grupo de crecimiento relativo más bajo. Esta clasificación se corresponde con la encontrada para ajuste osmótico en planta adulta, ya que L40 y L31 tenían la mayor capacidad de ajuste osmótico mientras que en Plaisant y Viva esa capacidad era de las más bajas. Sin embargo, no hemos obtenido una correlación significativa entre ajuste osmótico en planta adulta y crecimiento de los coleoptilos considerando el conjunto de los genotipos estudiados. Posiblemente, esta falta de correlación se deba a que únicamente cuando la capacidad de ajuste osmótico del genotipo es alta tiene efecto sobre el crecimiento. En ensayos de crecimiento realizados en cebada se ha observado que la reducción en el crecimiento en condiciones de estrés disminuía solamente cuando el ajuste osmótico era mayor de 0,2 MPa (BLUM, 1989).

Por otra parte, hemos encontrado una correlación significativa entre crecimiento relativo de los coleoptilos y  $\Psi$  en condiciones de estrés, sin embargo la correlación con el  $\Psi_t$  era baja, no significativa. Nuestros resultados son similares a los obtenidos para tejidos en crecimiento de otros cultivos como maíz (WESTGATE Y BOYER, 1985) o trigo (MORGAN, 1988). Estos autores explican esa falta de relación directa entre crecimiento y turgencia considerando que el crecimiento fue reducido inicialmente por un inhibidor producido en respuesta al estrés y que se mantuvo a una tasa lenta por acumulación de solutos. Nuestros resultados están de acuerdo con los de estos autores ya que el  $\Psi_t$  en el tratamiento era menor que en el control y los genotipos que presentaban un mayor crecimiento relativo, tenían valores de  $\Psi_t$  más altos (Tabla 4.4.6).

El comportamiento de los genotipos de cebada estudiados para el crecimiento y  $\Psi_t$  fue similar al obtenido para ajuste osmótico en hoja bandera y peso del grano como lo prueba la correlación que hemos encontrado entre ajuste osmótico en planta adulta y turgencia en plántula, significativa al 1% (Figura 4.4.10). Además la correlación encontrada entre crecimiento relativo de los coleoptilos y peso del grano fue alta (1%). Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de poder utilizar la respuesta del crecimiento de los coleoptilos al estrés hídrico en

programas de mejora para identificar diferencias en la capacidad de ajuste osmótico entre genotipos de cebada. Esta posibilidad facilitaría enormemente la selección, ya que se pueden realizar los experimentos en el laboratorio, en un periodo de tiempo corto, mientras que el estudio de ajuste osmótico en planta adulta requiere un ciclo completo del cultivo en el campo.

## *Conclusiones*

1. El contenido hídrico relativo y el potencial hídrico de las plantas en condiciones de estrés hídrico influyen de forma importante en el rendimiento final del cultivo, como se pone de manifiesto por la alta correlación que hemos encontrado (1%) entre el contenido hídrico relativo o potencial hídrico y el rendimiento en condiciones de estrés hídrico terminal.
2. La relación entre el rendimiento de los genotipos y el contenido hídrico relativo o potencial hídrico del último muestreo fue similar al observado considerando los valores medios de contenido hídrico y potencial hídrico medidos durante el periodo de estrés, por lo que se puede utilizar la medida del final del ciclo del cultivo para seleccionar genotipos tolerantes a la sequía.
3. La correlación entre contenido hídrico relativo y potencial osmótico fue alta, significativa al 0,1% para todos los genotipos estudiados en condiciones de estrés. En estas condiciones hemos encontrado variabilidad para el ajuste osmótico entre los genotipos estudiados.
4. El ajuste osmótico y la turgencia están positivamente correlacionados con un nivel de significación del 1%. También hemos obtenido una correlación importante entre ajuste osmótico y rendimiento, significativa al 0,1% en condiciones de estrés. Estos resultados indican que el ajuste osmótico favorece la turgencia de las células cuando el estrés hídrico aumenta y mejora el rendimiento en esas condiciones.
5. El ajuste osmótico en planta adulta está correlacionado con la turgencia en plántulas de forma significativa (1%) y el rendimiento en grano con el crecimiento relativo de los coleótilos en condiciones de estrés. Estos resultados indican que los estudios en plántula pueden ser interesantes como criterio de selección en programas de mejora de cebada por lo que es conveniente profundizar en esta línea.



## **4.5 MEDIDAS DE INTERCAMBIO GASEOSO**

### **4.5.1 RESULTADOS**

#### **4.5.1.1 Fotosíntesis**

En la Tabla 4.5.1 se presentan los valores de actividad fotosintética (A) obtenidos en cinco muestreos consecutivos realizados en las parcelas con estrés hídrico creciente y en las parcelas control. Se recogen también los valores LSD para las distintas fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza, así como los niveles de significación correspondientes. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.5.1.

En esa tabla se observa que, además de ser significativos los genotipos, los tratamientos y los muestreos, también fueron significativas las interacciones por lo que consideramos en primer lugar y como más segura la interacción triple genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para el análisis de los resultados. Los valores de dicha interacción son los correspondientes a la Tabla 4.5.1, y para una visualización más fácil se han representado también en la Figura 4.5.1.

En esta figura se puede ver como la actividad fotosintética fue declinando, en los muestreos sucesivos, a medida que el estrés hídrico se fue haciendo más intenso. También se puede observar que los valores de fotosíntesis de los genotipos en estudio, más diferenciados en el primer muestreo tienden a uniformarse a medida que progresa el estrés. En el caso de las plantas situadas en las parcelas control, la actividad fotosintética fue también decreciente hasta el tercer muestreo quedando después estabilizada en la mayoría de los genotipos.

A partir del tercer muestreo, salvo contadas excepciones la actividad fotosintética de cualquier genotipo en estrés era inferior a la de cualquier genotipo en el control regado. Esto demuestra el claro efecto depresor que ejerció el estrés hídrico sobre la fotosíntesis en todos los genotipos tratados.

Los valores LSD contenidos en la Tabla 4.5.1 y representados en la Figura 4.5.1 nos permiten establecer las comparaciones que más se deseen, entre cualquier pareja de valores dentro de la interacción GxTxM.

**Tabla 4.5.1.- Actividad fotosintética (A) ( $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), medida durante el periodo de deshidratación, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima y de estrés hídrico terminal el año 1996. (M=muestreo, C=control, T=tratamiento de estrés)**

<i>Genotipo</i>	<i>M1C</i>	<i>M2C</i>	<i>M3C</i>	<i>M4C</i>	<i>M5C</i>	<i>Media C*</i>	<i>M1T</i>	<i>M2T</i>	<i>M3T</i>	<i>M4T</i>	<i>M5T</i>	<i>Media T*</i>
L31	16,80	17,70	11,90	14,39	14,89	15,13 bc	16,17	12,68	7,62	7,60	7,17	10,25 c
L40	22,41	14,29	10,04	16,99	17,23	16,19 b	21,09	15,64	10,34	9,72	7,60	12,88 a
L47	16,65	13,85	10,14	10,67	13,60	12,98 e	12,71	6,55	3,77	3,89	4,76	6,34 e
Tipper	20,01	12,82	11,97	9,66	14,24	13,74 de	17,94	8,72	8,19	5,18	5,96	9,20 cd
Plaisant	13,64	11,38	10,26	8,87	8,75	10,58 f	8,24	6,54	6,55	4,27	3,81	5,88 e
Viva	8,63	13,47	10,87	10,20	6,41	9,92 f	6,45	6,27	7,69	4,74	4,89	6,01 e
Reinette	18,60	18,75	12,12	11,27	11,85	14,52 cd	13,38	8,86	8,64	6,54	5,56	8,60 d
Albacete	28,62	23,79	15,38	10,79	10,60	17,84 a	23,88	17,30	12,46	4,71	6,85	13,04 a
Ruth	18,53	12,90	10,56	14,63	12,49	13,82 de	17,29	14,64	4,95	6,92	4,20	9,60 cd
ND75	24,81	13,20	10,12	12,27	14,33	14,94 c	22,05	13,59	8,35	7,30	6,84	11,63 b
ND66	16,87	14,41	12,39	16,24	11,71	14,33 cd	18,04	12,43	6,46	6,74	4,46	9,62 cd
ND77	20,67	19,11	10,58	13,41	9,67	14,69 cd	14,89	11,06	6,02	6,51	5,81	8,86 d
Media	18,85	15,47	11,36	12,45	12,15	14,06	16,01	11,19	7,59	6,18	5,66	9,32
Valor LSD		5%	1%	0,1%								
Genotipo (G)		0,76	1	1,28								
Tratamiento (T)		0,31	0,41	0,53								
Muestreo (M)		0,49	0,64	0,82								
GxT		1,08	1,41	1,81								
GxM		1,70	2,23	2,86								
TxM		0,69	0,90	1,15								
GxTxM		2,41	3,16	4,05								

\*Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes al 5% según los valores LSD.

En la Figura 4.5.2 se representan los valores de la interacción tratamiento por muestreo que permiten una más fácil, aunque simplificada, estimación global de la Figura 4.5.1. Se puede ver que en todos los muestreos la actividad fotosintética de las plantas de las parcelas control fue más alta que la actividad fotosintética de las plantas de las parcelas sometidas a estrés hídrico.

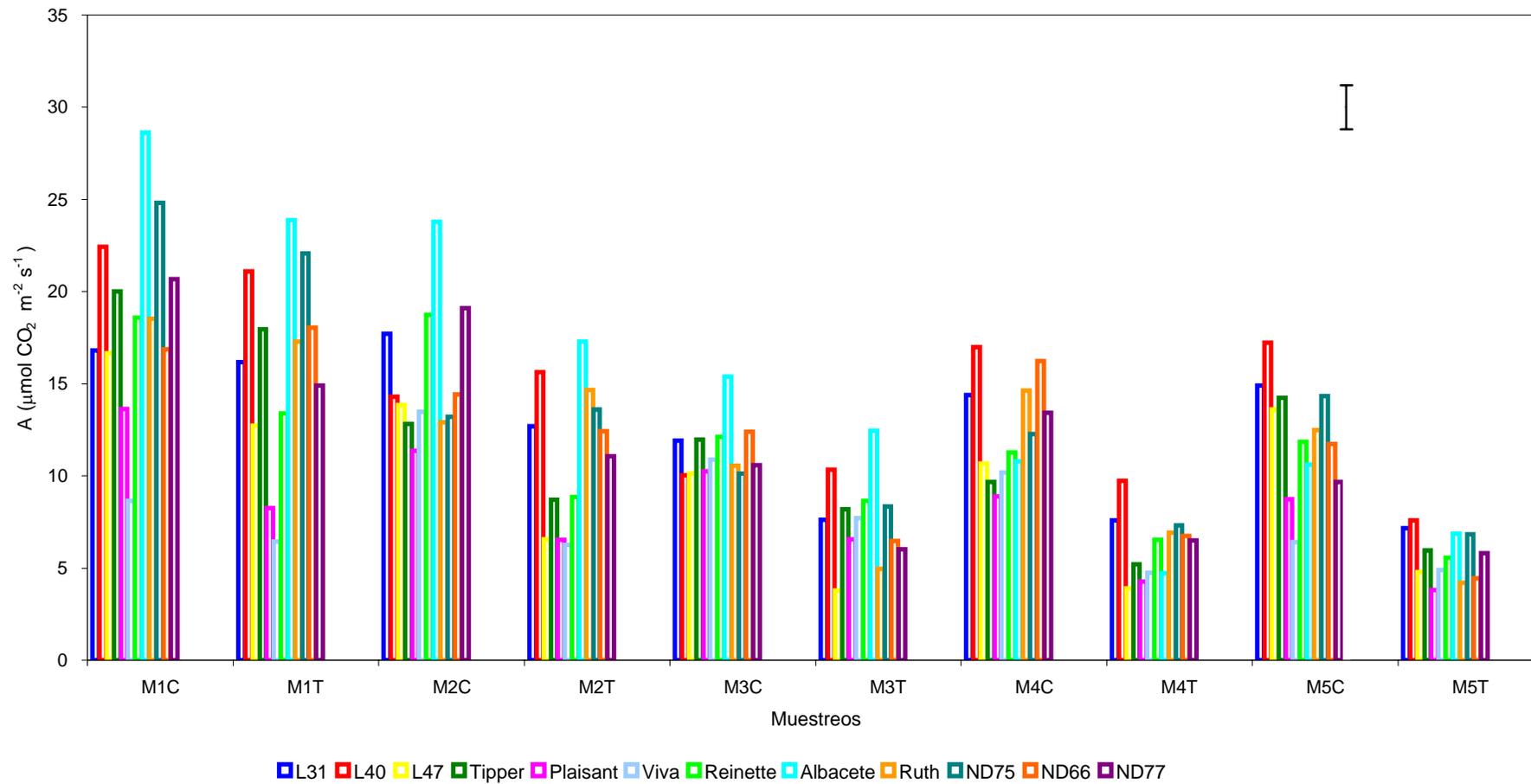


Figura 4.5.1- Actividad fotosintética (A) de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima (C) y sometidos a un tratamiento de estrés hídrico (T) medida en cinco muestreos (M) durante el periodo de deshidratación. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para un nivel de significación del 5%.

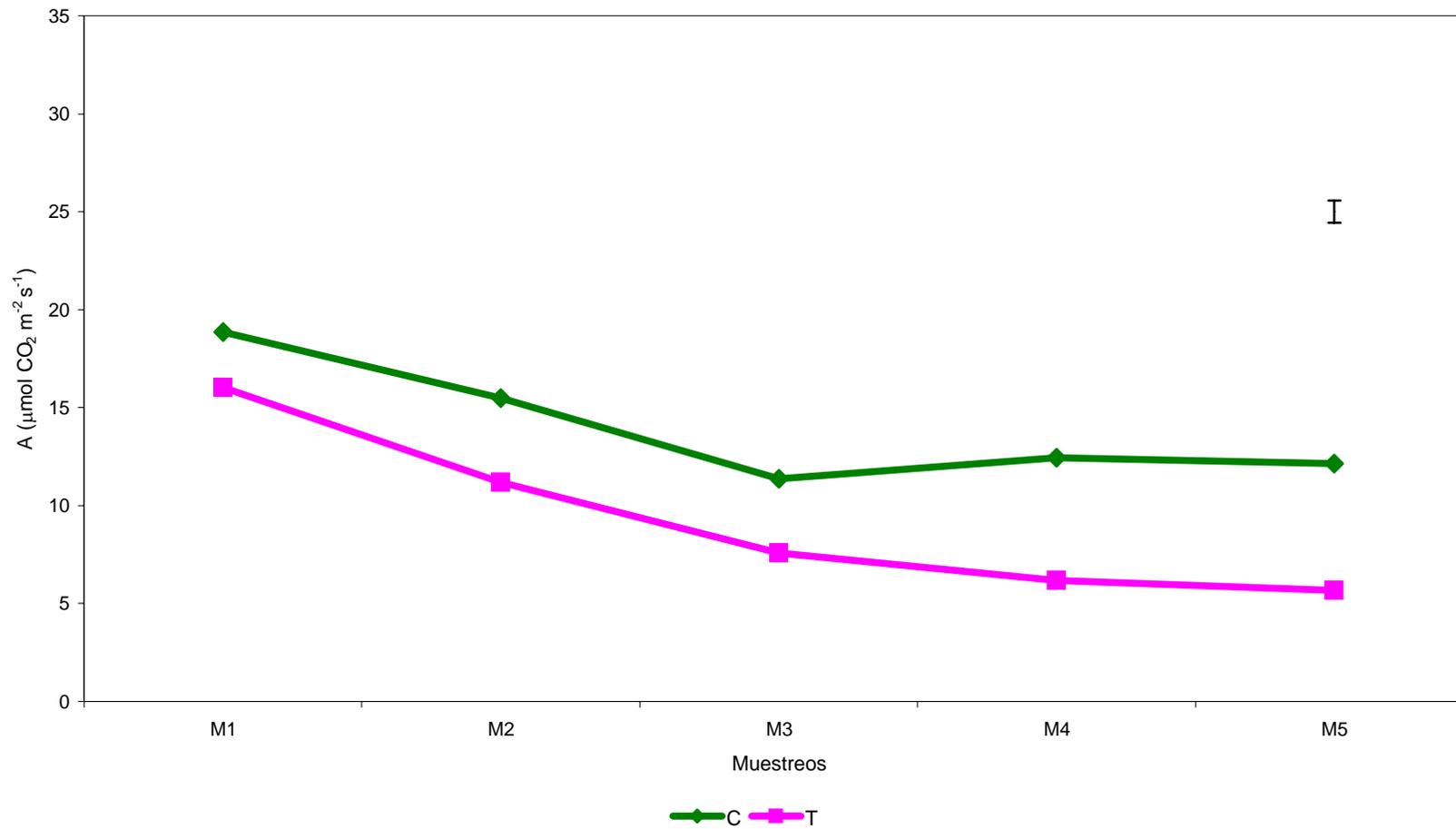


Figura 4.5.2.- Evolución de la actividad fotosintética (A) en condiciones de riego y de estrés hídrico para los doce genotipos de cebada estudiados, cultivados en refugio anti-lluvia y medida en cinco muestreos durante el periodo de estrés hídrico. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción tratamiento por muestreo (TxM) para un nivel de significación del 0,1%.

Además de todo lo anterior debido a que a nosotros lo que más nos interesa es ver como la falta de agua afecta de forma diferencial a los distintos genotipos y deseamos tener una medida lo más integral posible del efecto del estrés a lo largo del período en que se aplica, comentaremos a continuación los datos correspondientes a la interacción GxT, cuyos valores quedan reflejados en la Tabla 4.5.1, en las columnas correspondientes a la media del control (Media C) y la media del tratamiento (Media T).

Utilizando, a modo de ejemplo, el valor LSD 5% que nos da una buena garantía de significación, sobre todo tratándose de un ensayo en condiciones similares a las del campo, se ha constatado que: en el caso del tratamiento en estrés con un valor de actividad fotosintética significativamente mejor al del resto se encuentran la variedad Albacete y la línea L40. Les sigue la línea ND75 con un valor significativamente menor que los dos anteriores pero también significativamente mayor que todos los demás genotipos estudiados.

A continuación se encuentra un grupo de genotipos con valores decrecientes pero con escasas diferencias significativas, que incluye a: L31, Ruth, ND66, Tipper, ND77 y Rinette. Finalmente y con valores significativamente inferiores a todos los del grupo anterior se encuentran L47, Viva y Plaisant. Conviene subrayar que a pesar del buen comportamiento medio de la variedad Albacete sus valores de actividad fotosintética disminuyeron drásticamente a partir del tercer muestreo.

En el caso del control regado no se ven como en el tratamiento en estrés cortes claros en la escala en cuanto a la significación se refiere. Se aprecia sin embargo, que los cuatro genotipos con valores más altos: Albacete, L40, L31 y ND75 coinciden con los cuatro genotipos primeros en la escala en estrés. Los dos genotipos con valores significativamente más bajos también corresponden, como en el caso de estrés, a las variedades Plaisant y Viva.

Si analizamos el comportamiento de los genotipos al pasar del control regado al tratamiento de estrés podemos decir que la línea ND75 mejoró su comportamiento de forma notable mientras que L47 lo empeoró también claramente.

En la Tabla 4.5.6 se muestra la excelente asociación encontrada entre los valores de fotosíntesis y los valores de potencial hídrico medidos en las hojas bandera de los doce genotipos de cebada estudiados. La recta de regresión, fotosíntesis ( $\mu\text{molesCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) =  $20,21+6,21\Psi(\text{MPa})$ , se ha obtenido con los valores de actividad fotosintética del año 1996 y los valores medios de potencial hídrico obtenidos para los años 1993 y 1994.

### 4.5.1.2 Conductancia estomática

En la Tabla 4.5.2 se presentan los valores de la conductancia estomática (g) medida en cinco muestreos consecutivos en parcelas con estrés hídrico creciente y en las parcelas control. Se recogen también los valores LSD para las distintas fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza y los niveles de significación correspondientes. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.5.2.

En esta tabla se puede ver que, además de ser significativos los genotipos, los tratamientos y los muestreos, también fueron significativas las interacciones por lo que consideramos la interacción triple genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para el análisis de los resultados. Los valores de dicha interacción se muestran en la Tabla 4.5.2, y se han representado en la Figura 4.5.3 para tener una visión más rápida de los resultados.

El comportamiento de la mayoría de los genotipos para la conductancia estomática fue similar al de la actividad fotosintética. Así, en la Figura 4.5.3 se observa como la conductancia estomática fue disminuyendo, en los muestreos sucesivos a medida que el estrés hídrico se fue haciendo más intenso. También se puede observar que en el tratamiento, los valores de conductancia de los genotipos, más diferenciados en el primer muestreo, tienden a homogeneizarse a medida que progresa el estrés.

En el caso de las plantas situadas en las parcelas control, la conductancia estomática fue también decreciente hasta el tercer muestreo quedando después estabilizada en la mayoría de los genotipos.

En la Figura 4.5.3 se puede ver que a partir del tercer muestreo, salvo contadas excepciones, la conductancia estomática de cualquier genotipo en estrés era inferior a la de

cualquier genotipo en el control regado. Esto demuestra el claro efecto depresor que ejerció el estrés hídrico sobre la conductancia estomática en todos los genotipos tratados.

**Tabla 4.5.2.- Conductancia estomática (g) ( $\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), medida durante el periodo de deshidratación, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima y de estrés hídrico terminal el año 1996. (M=muestreo, C=control, T=tratamiento de estrés)**

<i>Genotipo</i>	<i>M1C</i>	<i>M2C</i>	<i>M3C</i>	<i>M4C</i>	<i>M5C</i>	<i>Media C*</i>	<i>M1T</i>	<i>M2T</i>	<i>M3T</i>	<i>M4T</i>	<i>M5T</i>	<i>Media T*</i>
L31	0,27	0,23	0,19	0,20	0,29	0,24 bc	0,26	0,12	0,06	0,09	0,05	0,12 cd
L40	0,34	0,21	0,10	0,40	0,25	0,26 ab	0,25	0,20	0,13	0,15	0,06	0,16 ab
L47	0,16	0,14	0,13	0,11	0,22	0,15 ef	0,15	0,09	0,06	0,05	0,04	0,08 e
Tipper	0,29	0,21	0,20	0,11	0,21	0,20 d	0,29	0,13	0,09	0,05	0,06	0,12 cd
Plaisant	0,22	0,25	0,14	0,11	0,12	0,17 e	0,12	0,09	0,08	0,04	0,04	0,07 e
Viva	0,11	0,26	0,11	0,12	0,07	0,13 f	0,09	0,06	0,09	0,05	0,04	0,07 e
Reinette	0,25	0,26	0,16	0,17	0,18	0,20 d	0,16	0,14	0,13	0,06	0,04	0,11 d
Albacete	0,32	0,28	0,20	0,14	0,15	0,22 cd	0,37	0,25	0,16	0,05	0,06	0,18 a
Ruth	0,23	0,25	0,14	0,40	0,31	0,27 a	0,31	0,22	0,05	0,08	0,04	0,14 bc
ND75	0,37	0,30	0,14	0,14	0,24	0,24 bc	0,27	0,17	0,11	0,08	0,09	0,15 b
ND66	0,27	0,17	0,16	0,31	0,25	0,23 c	0,20	0,15	0,08	0,08	0,05	0,11 d
ND77	0,26	0,24	0,11	0,22	0,17	0,20 d	0,21	0,17	0,07	0,08	0,05	0,12 cd
Media	0,26	0,23	0,15	0,20	0,20	0,21	0,22	0,15	0,09	0,07	0,05	0,12
LSD		5%	1%	0,1%								
Genotipo (G)		0,016	0,020	0,026								
Tratamiento (T)		0,006	0,008	0,011								
Muestreo (M)		0,01	0,013	0,017								
GxT		0,022	0,028	0,036								
GxM		0,035	0,046	0,059								
TxM		0,014	0,019	0,024								
GxTxM		0,05	0,064	0,082								

\*Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes al 5% según los valores LSD.

Los valores LSD contenidos en la Tabla 4.5.2 y representados en la Figura 4.5.3 nos permiten establecer las comparaciones que más se deseen, entre cualquier pareja de valores dentro de la interacción GxTxM.

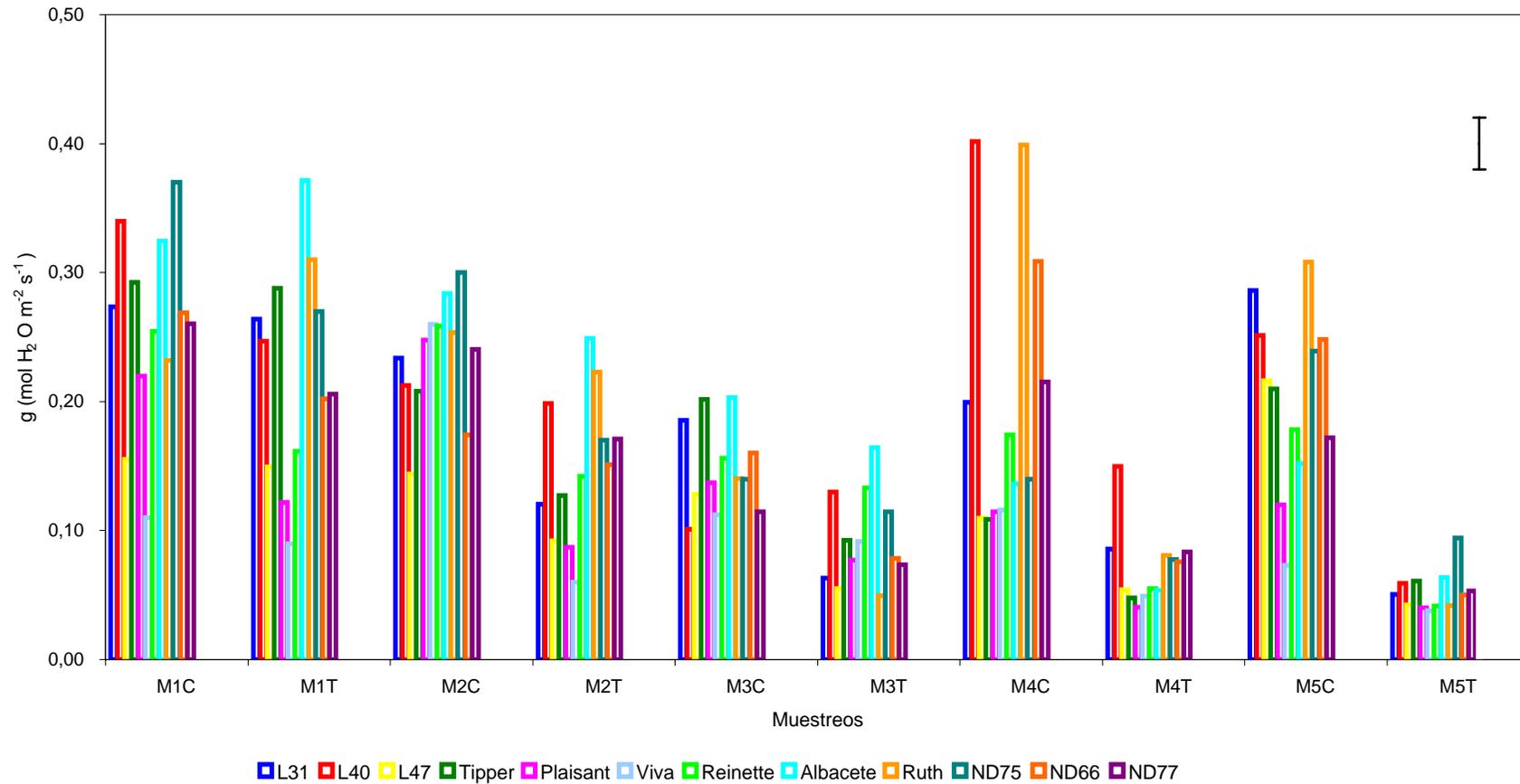


Figura 4.5.3.- Conductancia estomática (g) de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima (C) y sometidos a un tratamiento de estrés hídrico (T) medida en cinco muestreos (M) durante el periodo de deshidratació. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para un nivel de significación del 5%.

En la Figura 4.5.4 se representan los valores de la interacción tratamiento por muestreo (TxM). Como ocurría con la fotosíntesis, en todos los muestreos la conductancia estomática de las plantas de las parcelas control fue más alta que la conductancia estomática de las parcelas que se sometieron a estrés hídrico terminal.

Puesto que el objetivo prioritario de este trabajo es estudiar el comportamiento de los doce genotipos evaluados en cuanto a su tolerancia al estrés hídrico, comentaremos a continuación los datos correspondientes a la interacción genotipo por tratamiento (GxT), cuyos valores quedan reflejados en la Tabla 4.5.2, en las columnas correspondientes a media del control y media del tratamiento. En esta tabla se puede ver que los valores de conductancia estomática fueron significativamente más altos en el control que en el tratamiento de estrés hídrico para todos los genotipos estudiados.

Considerando el valor LSD 5% podemos concluir que en el caso del tratamiento de estrés entre los genotipos que tuvieron un valor de conductancia significativamente mejor al del resto se encuentran la variedad Albacete y la línea L40, seguidas de ND75 y Ruth que no difieren significativamente de L40.

A continuación se encuentra un grupo de genotipos con valores de conductancia decrecientes pero con escasas diferencias significativas, que incluye a: L31, Tipper, ND77, Reinette y ND66. Finalmente y con valores significativamente inferiores a todos los del grupo anterior se encuentran L47, Plaisant y Viva. Como ocurría con la actividad fotosintética, a pesar del buen comportamiento medio de la variedad Albacete, sus valores de conductancia estomática bajaron drásticamente a partir del tercer muestreo.

Los genotipos que presentaron una conductancia estomática más alta tanto en riego como en estrés fueron: L40, Ruth, ND75, L31 y Albacete; mientras que Viva, Plaisant y L47 mostraron la conductancia más baja de todos los materiales estudiados.

Haciendo un análisis comparativo del comportamiento de los genotipos al pasar del control regado al tratamiento de estrés se observó que Albacete mejoró su comportamiento de forma más visible, mientras que ND66 lo empeoró también de forma importante.

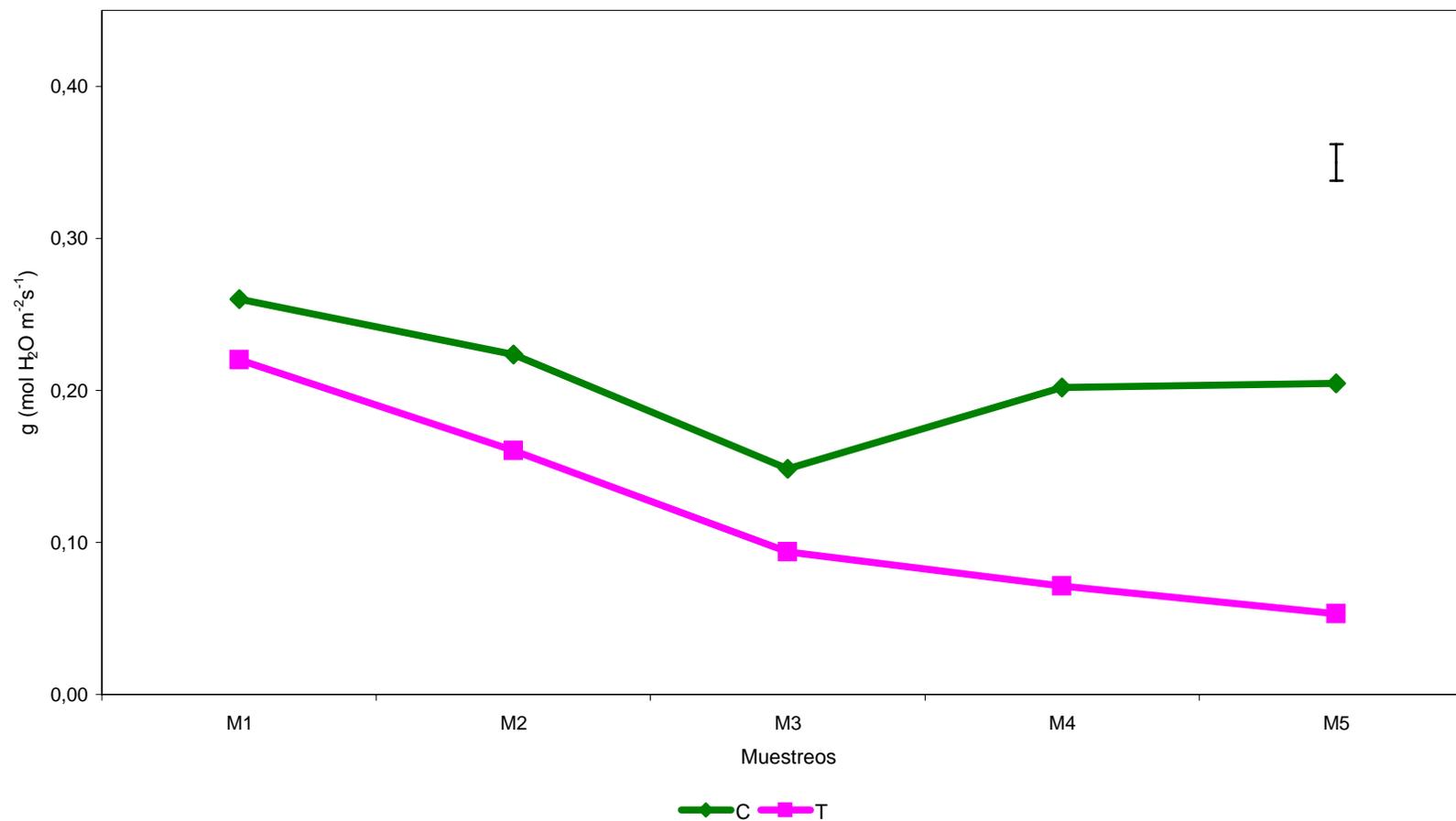


Figura 4.5.4.- Evolución de la conductancia estomática (g) en condiciones de riego y de estrés hídrico para los doce genotipos de cebada estudiados, cultivados en refugio anti-lluvia y medida en cinco muestreos durante el periodo de estrés hídrico. La barra vertical representa el valo LSD para la interacción tratamiento por muestreo (TxM) para un nivel de significación del 0,1%.

#### 4.5.1.3 Concentración de CO<sub>2</sub> interno

Los valores correspondientes a la concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci), medida en cinco muestreos consecutivos con estrés hídrico creciente, se presentan en la Tabla 4.5.3. En esta tabla se recogen también los valores LSD para las distintas fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza así como sus niveles de significación. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.5.3.

Se observa que, además de ser significativos los genotipos y los muestreos, también fueron significativas las interacciones por lo que consideramos como más segura la interacción triple genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para el análisis de los resultados. Los valores de dicha interacción son los correspondientes a la Tabla 4.5.3, y para una visualización más fácil se han representado también en la Figura 4.5.5.

En dicha figura se observa como en el tratamiento la concentración de CO<sub>2</sub> interno fue disminuyendo suavemente en la mayoría de los genotipos estudiados a medida que el estrés hídrico se fue haciendo más intenso. En el caso de las plantas situadas en las parcelas control, la concentración de CO<sub>2</sub> interno no varió mucho entre los muestreos sucesivos.

Además, la Figura 4.5.5 nos permite ver que las diferencias entre la Ci de los genotipos en control y tratamiento eran pequeñas, apreciándose diferencias más importantes en el último muestreo, en el que todos los genotipos en control, salvo las excepciones que a continuación se indican, mostraron una concentración de CO<sub>2</sub> interno significativamente (5%) más alta que en estrés. Esta norma no se cumplió para Plaisant, ND75 y ND66 que también mantuvieron valores más altos en control que en tratamiento pero no significativamente diferentes. Finalmente la variedad Viva mostró un valor de Ci más alto en el tratamiento que en el control.

Los valores LSD contenidos en la Tabla 4.5.3 y representados en la Figura 4.5.5 nos permiten establecer las comparaciones que más se deseen, entre cualquier pareja de valores dentro de la interacción GxTxM. En la Figura 4.5.6 se representan los valores de la interacción tratamiento por muestreo (TxM) que permite ver que las diferencias entre el

control y el tratamiento fueron menores que para la actividad fotosintética y conductancia estomática en todos los muestreos.

**Tabla 4.5.3.- Concentración de CO<sub>2</sub> interno (C<sub>i</sub>) (μmol mol<sup>-1</sup>) al hacer las medidas de intercambio gaseoso durante el periodo de deshidratación, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima y de estrés hídrico terminal el año 1996. (M=muestreo, C=control, T=tratamiento de estrés).**

Genotipo	M1C	M2C	M3C	M4C	M5C	Media C*	M1T	M2T	M3T	M4T	M5T	Media T*
L31	190	212	188	167	188	189 cde	190	162	146	161	132	158 g
L40	201	198	137	226	175	187 cde	180	191	182	168	102	165 efg
L47	118	219	181	132	174	165 f	178	187	204	195	121	177 cde
Tipper	181	203	176	149	177	177 ef	197	211	145	142	139	167 defg
Plaisant	190	219	171	169	190	188 cde	182	187	180	161	187	179 bcd
Viva	177	196	147	182	188	178 de	197	167	173	191	235	193 a
Reinette	222	228	175	171	160	191 bcd	177	204	189	122	109	160 fg
Albacete	286	236	179	156	170	205 a	194	173	187	174	137	173 def
Ruth	185	225	172	222	217	204 ab	225	269	144	158	158	191 ab
ND75	188	195	160	167	186	179 de	215	234	185	158	162	191 ab
ND66	208	204	169	201	198	196 abc	172	182	196	166	182	180 abcd
ND77	157	279	139	186	195	191 bcd	225	206	186	194	138	190 abc
Media	192	218	166	177	185	188	194	198	176	166	150	177
LSD		5%	1%	0,1%								
Genotipo (G)		9,62	12,62	16,15								
Tratamiento (T)		NS	NS	NS								
Muestreo (M)		6,21	8,15	10,43								
GxT		13,61	17,84	22,83								
GxM		21,51	28,22	36,12								
TxM		8,78	11,51	14,74								
GxTxM		30,42	39,89	51,06								

\*Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes al 5% según los valores LSD.

Para ver el comportamiento de los distintos materiales en condiciones de estrés, comentaremos a continuación los datos correspondientes a la interacción genotipo por tratamiento (GxT), cuyos valores quedan reflejados en la Tabla 4.5.3, en las columnas correspondientes a media del control (Media C) y media del tratamiento (Media T). En primer

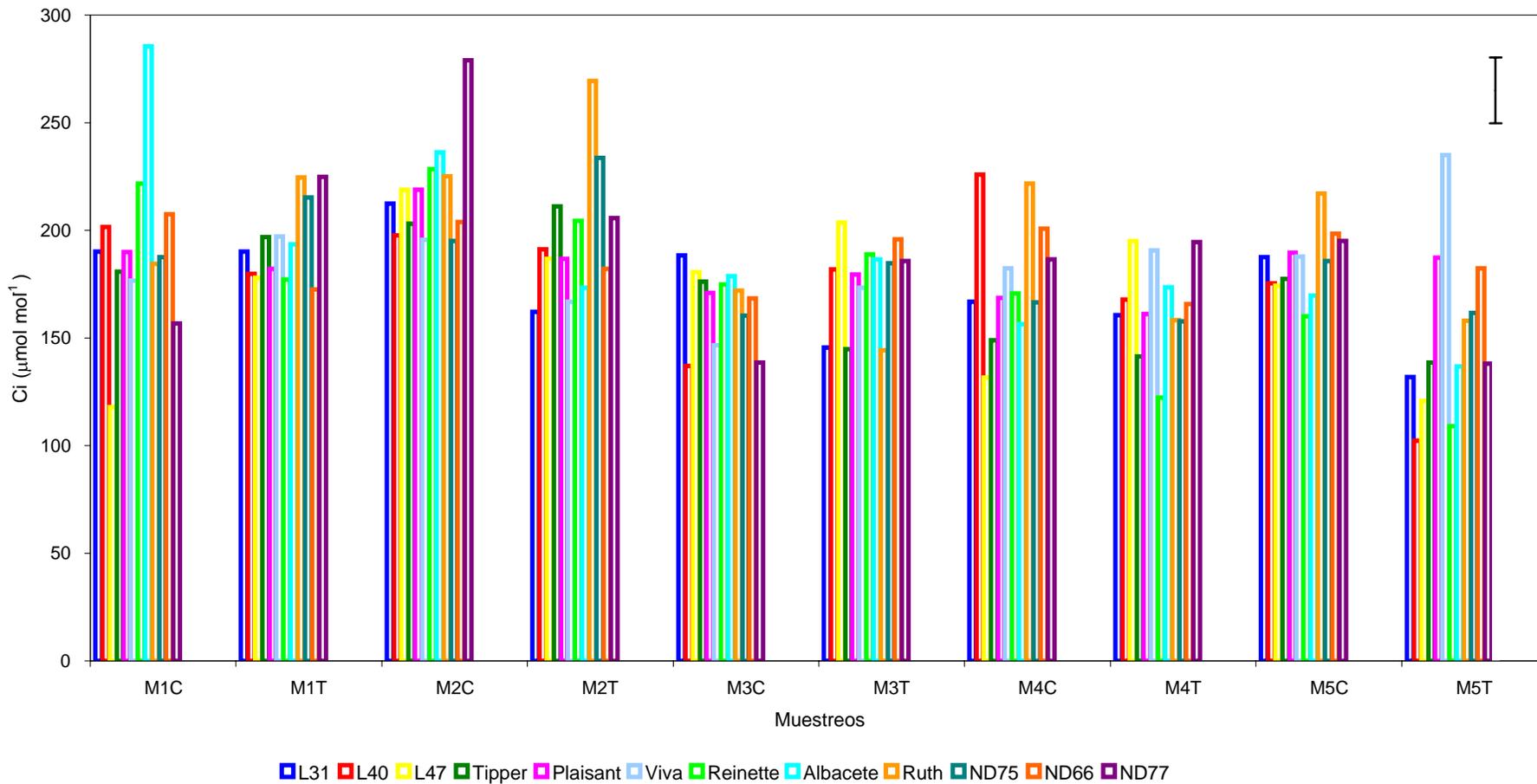


Figura 4.5.5.- Concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci) de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima (C) y sometidos a un tratamiento de estrés hídrico (T) medida en cinco muestreos (M) durante el periodo de deshidratación. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para un nivel de significación del 5%.

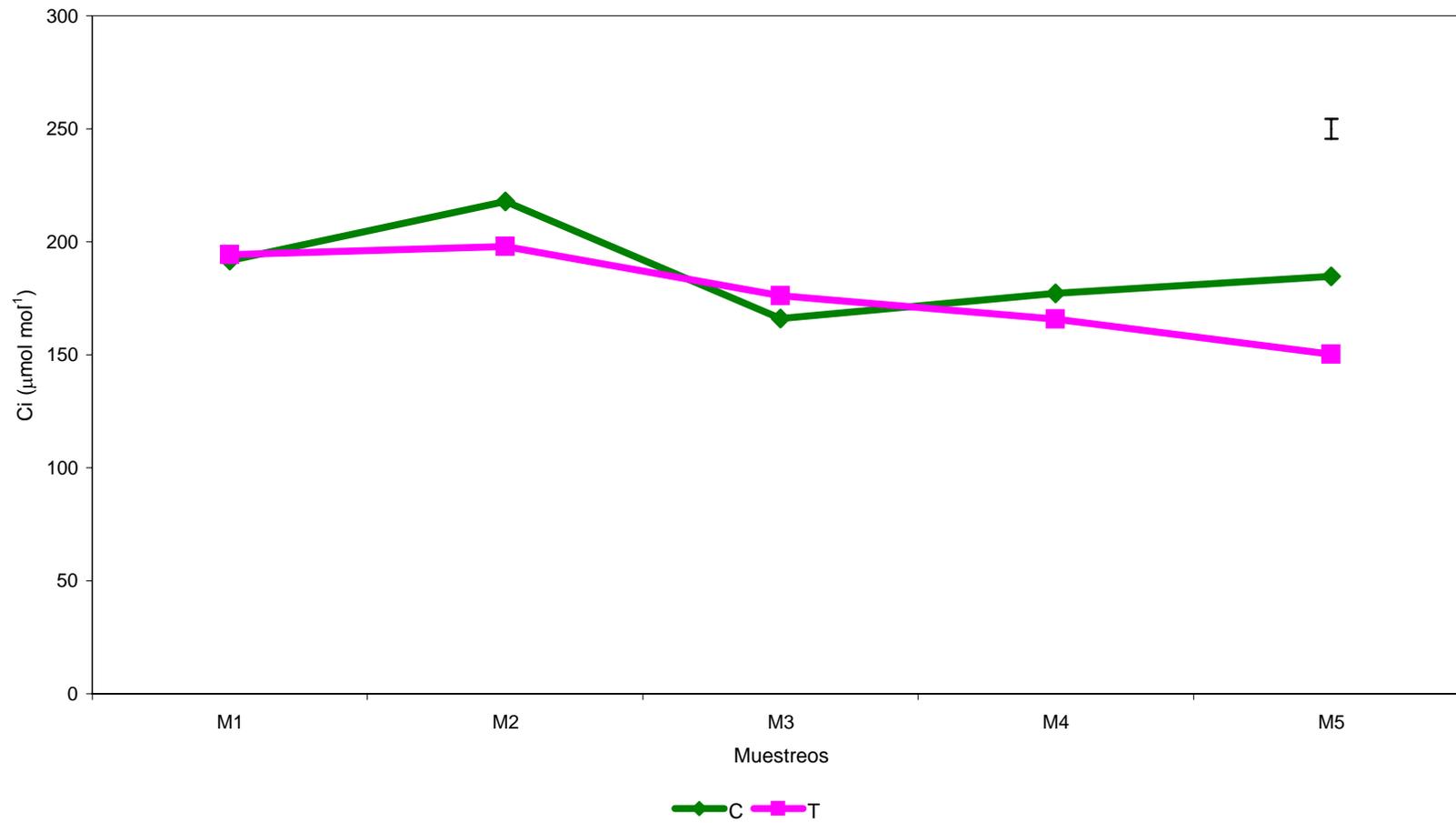


Figura 4.5.6.- Evolución de la concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci) en condiciones de riego y de estrés hídrico para los doce genotipos de cebada estudiados, cultivados en refugio anti-lluvia y medida en cinco muestreos durante el periodo de estrés hídrico. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción tratamiento por muestreo (TxM) para un nivel de significación del 5%.

lugar se puede ver que los valores de Ci no difirieron de forma significativa entre el control y el tratamiento para el conjunto de los genotipos estudiados.

Considerando el valor LSD 5% podemos decir que en el tratamiento de estrés, con un valor de Ci significativamente más alto se encuentran las variedades Viva, Ruth y las líneas de mejora ND75, ND77 y ND66.

A continuación se encuentra un grupo de genotipos con valores decrecientes pero con escasas diferencias significativas, que incluye a: Plaisant, L47, Albacete y Tipper. Finalmente los valores de Ci más bajos los presentaron L31, Reinette y L40.

Si analizamos el comportamiento de los genotipos al pasar del control regado al tratamiento de estrés podemos decir que L47, ND75, y Viva mejoraron su comportamiento de forma más sensible, mientras que Albacete, Reinette, y L31 lo empeoraron también de la misma forma.

#### **4.5.1.4 Eficiencia instantánea en el uso del agua**

La eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) se define como el cociente entre la actividad fotosintética y la conductancia estomática. Los datos obtenidos para la eficiencia en el uso del agua medida en cinco muestreos consecutivos con estrés hídrico creciente, se presentan en la Tabla 4.5.4. Se recogen así mismo los valores LSD para las distintas fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza y los niveles de significación correspondientes. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.5.4.

Como se observa en dicha tabla, tanto los factores simples de las fuentes de variación como sus interacciones fueron significativas, por lo que consideramos la interacción triple genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para el análisis de los resultados. Los valores de dicha interacción son los correspondientes a la Tabla 4.5.4, y para una visualización más fácil se han representado también en la Figura 4.5.7.

En esta figura se observa como la eficiencia instantánea en el uso del agua en el tratamiento fue aumentando, en los muestreos sucesivos, a medida que el estrés hídrico se fue haciendo más intenso para todos los genotipos estudiados. En las plantas situadas en las

**Tabla 4.5.4.- Eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) medida como ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ ) durante el periodo de deshidratación, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima y de estrés hídrico terminal el año 1996. (M=muestreo, C=control, T=tratamiento de estrés)**

Genotipo	M1C	M2C	M3C	M4C	M5C	Media C*	M1T	M2T	M3T	M4T	M5T	Media T*
L31	61,44	75,67	64,11	72,11	52,04	65,08 ef	61,28	105,4	120,4	88,79	142,0	103,6 a
L40	65,93	67,19	99,19	42,29	68,58	68,63 de	85,52	78,71	79,50	64,80	128,9	87,49 cd
L47	107,3	96,20	79,00	97,31	62,95	88,55 a	84,98	71,19	68,27	71,76	112,3	81,70 d
Tipper	68,41	61,60	59,31	88,80	67,82	69,19 de	62,29	68,57	88,63	108,4	97,57	85,09 cd
Plaisant	62,07	45,92	74,71	77,56	72,92	66,64 de	67,54	75,22	85,04	104,7	95,25	85,56 cd
Viva	78,45	51,81	96,63	87,94	87,86	80,54 ab	71,67	104,5	84,02	95,97	128,8	96,99 ab
Reinette	73,05	72,54	77,62	64,74	66,54	70,90 cde	82,79	62,30	64,84	118,4	133,3	92,34 bc
Albacete	88,26	83,86	75,69	79,09	69,66	79,31 bc	64,32	69,51	75,84	87,43	107,8	80,97 d
Ruth	79,83	50,86	75,33	36,68	40,55	56,65 f	55,75	65,64	100,0	85,69	100,5	81,52 d
ND75	67,05	43,98	73,26	87,63	59,92	66,37 de	81,67	79,94	72,76	93,93	72,50	80,16 d
ND66	62,75	82,79	77,32	52,60	47,19	64,53 ef	89,29	82,31	82,20	88,88	89,13	86,36 cd
ND77	79,42	79,45	92,29	62,35	56,23	73,95 bcd	72,36	64,64	82,03	77,79	109,5	81,26 d
Media	72,96	65,91	76,62	61,65	59,41	70,86	71,67	74,96	81,05	86,71	106,9	86,92
Valor LSD	5%	1%	0,1%									
Genotipo (G)	6,29	8,25	10,56									
Tratamiento (T)	2,57	3,37	NS									
Muestreo (M)	4,06	5,33	6,81									
GxT	8,90	11,67	14,94									
GxM	14,07	18,45	23,62									
TxM	5,74	7,53	9,64									
GxTxM	19,9	26,09	33,40									

\*Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes al 5% según los valores LSD,

parcelas control, la eficiencia instantánea en el uso del agua no varió mucho entre los muestreos sucesivos, apreciándose un pequeño descenso en los muestreos cuarto y quinto para algunos genotipos como Ruth.

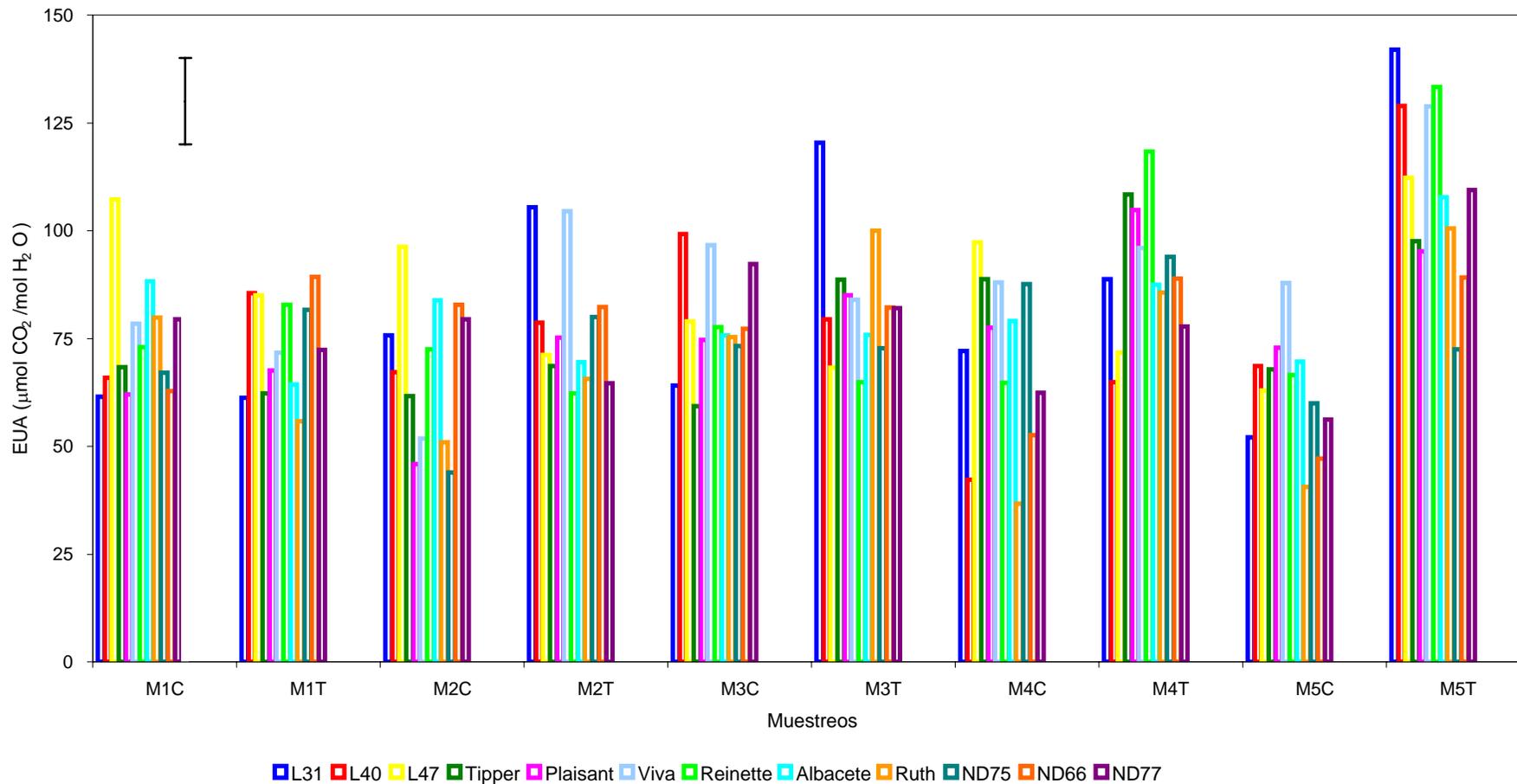


Figura 4.5.7.- Eficiencia en el uso del agua (EUA) de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima (C) y sometidos a un tratamiento de estrés hídrico (T) medida en cinco muestreos (M) durante el periodo de deshidratación. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción genotipo por tratamiento por muestreo (GxTxM) para un nivel de significación del 5%.

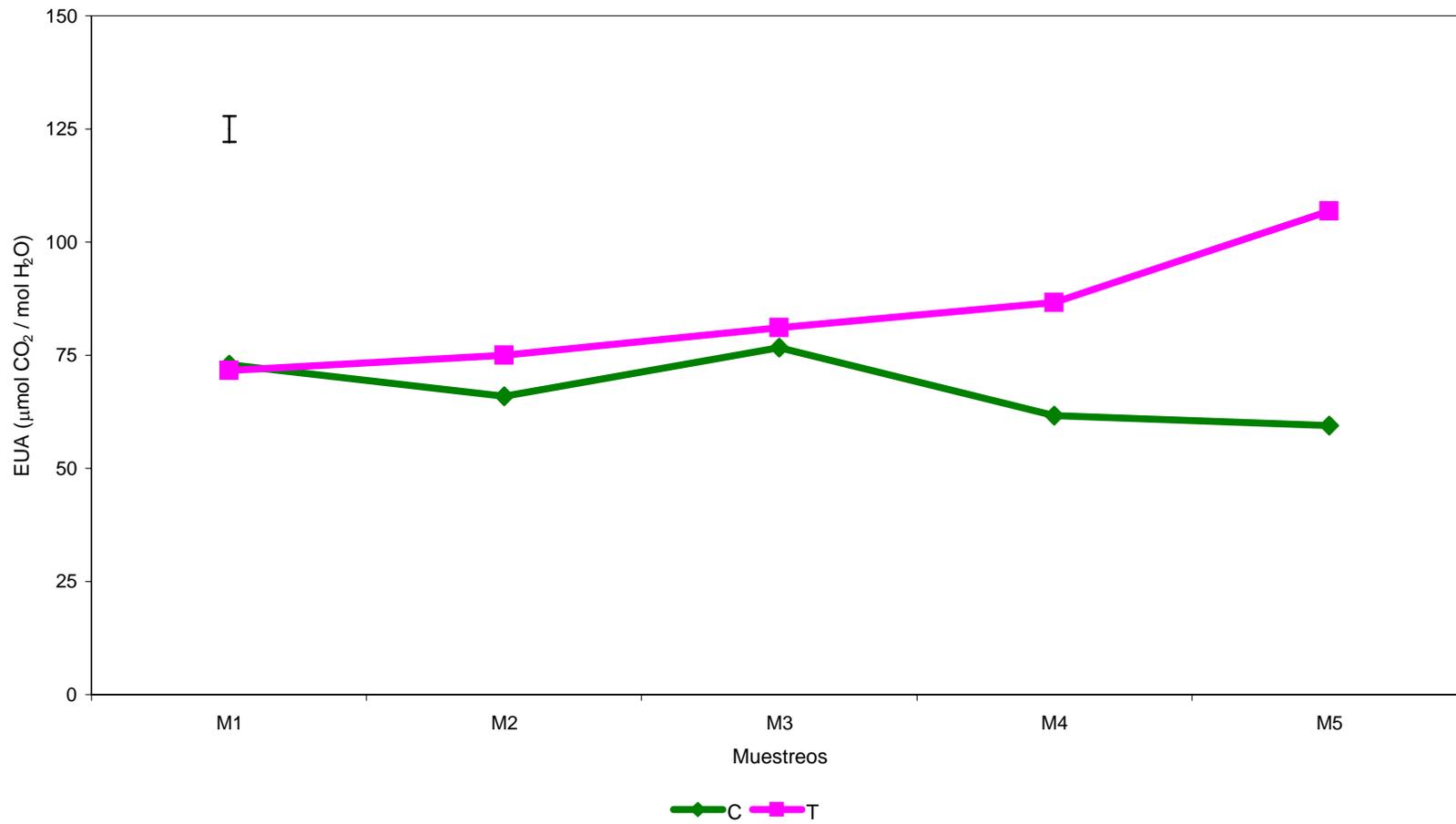


Figura 4.5.8.- Evolución de la eficiencia en el uso del agua (EUA) en condiciones de riego y de estrés hídrico para los doce genotipos de cebada estudiados, cultivados en refugio anti-lluvia y medida en cinco muestreos durante el periodo de estrés hídrico. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción tratamiento por muestreo (TxM) para un nivel de significación del 5%.

Dicha figura nos permite ver también que las diferencias más importantes entre la eficiencia en el uso del agua de los genotipos en control y tratamiento tenía lugar en los dos últimos muestreos.

Los valores LSD contenidos en la Tabla 4.5.4 y representados en la Figura 4.5.7 nos permiten establecer las comparaciones que más se deseen, entre cualquier pareja de valores dentro de la interacción GxTxM.

En la Figura 4.5.8 se representan los valores de la interacción tratamiento por muestreo (TxM). En esta figura se puede ver como la eficiencia en el uso del agua aumenta con el estrés y es mayor en las plantas de las parcelas que han sufrido estrés hídrico que en las del control.

Para ver el efecto del estrés hídrico sobre los materiales estudiados, comentamos a continuación los datos correspondientes a la interacción genotipo por tratamiento (GxT), cuyos valores quedan reflejados en la Tabla 4.5.4, en las columnas correspondientes a media del control (Media C) y media del tratamiento (Media T).

Los valores de eficiencia instantánea en el uso del agua fueron significativamente más altos en el tratamiento de estrés hídrico que en el control para todos los genotipos estudiados, excepto para Albacete y L47 que no presentaron diferencias significativas.

Utilizando el valor LSD 5% podemos decir que en el tratamiento en estrés con un valor de EUA significativamente más alto se encuentran L31 y Viva, que no difiere significativamente de Reinette. A continuación aparece un grupo de genotipos con valores decrecientes pero con escasas diferencias significativas, que incluye a L40, ND66, Plaisant y Tipper. Los valores de EUA más bajos los presentaron L47, Ruth, ND77, Albacete y ND75.

Estudiando el comportamiento de los genotipos al pasar del control regado al tratamiento de estrés podemos decir que Ruth, ND66, L31 y L40 mejoraron claramente su comportamiento, mientras que Albacete, L47, ND77 y ND75 lo empeoraron.

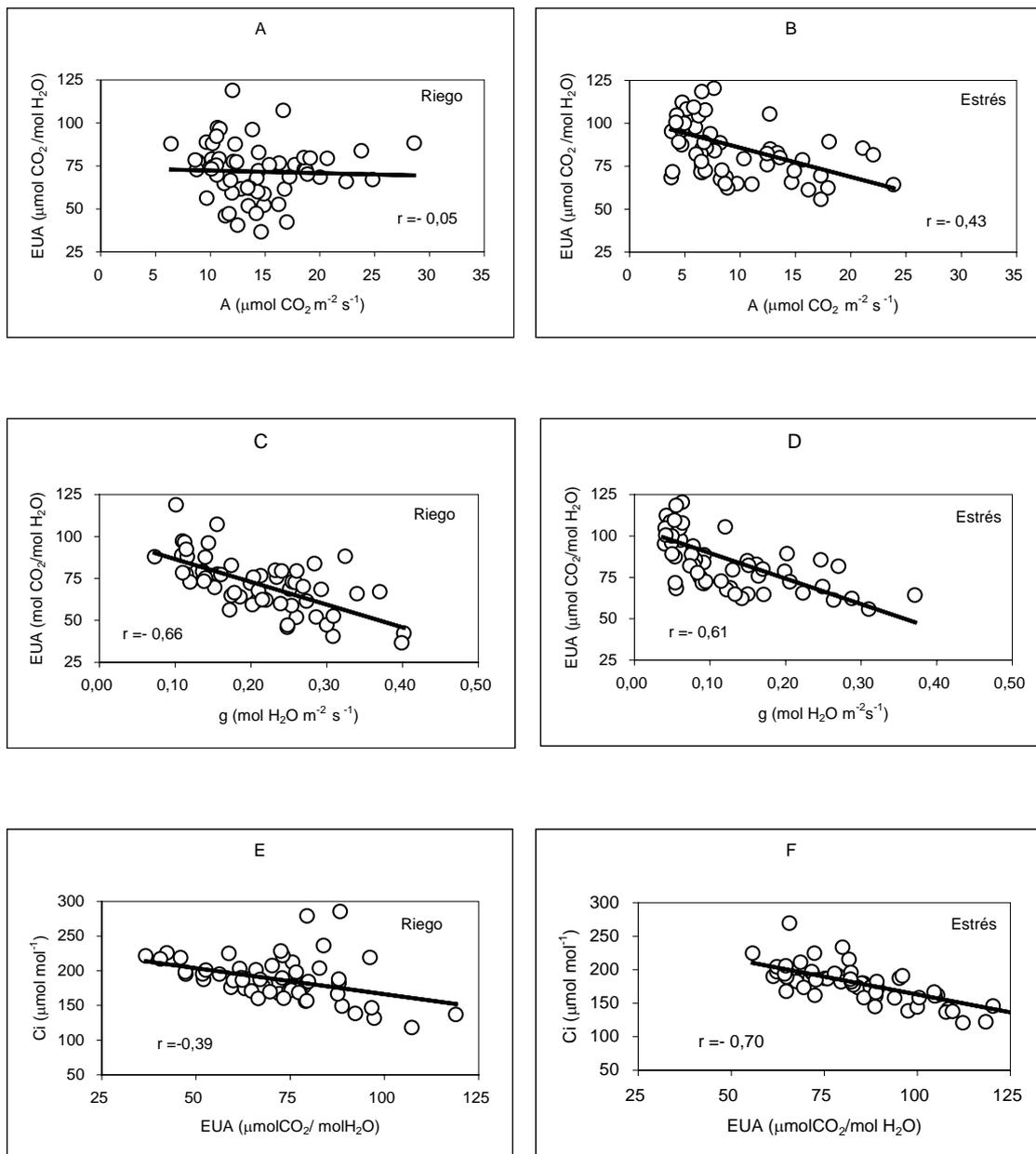


Figura 4.5.9.- Regresiones entre eficiencia en el uso del agua y : Actividad fotosintética (A y B), conductancia estomática (C y D) y concentración de  $\text{CO}_2$  interno (E y F) en condiciones de riego y de estrés hídrico (n=60) para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia.

#### 4.5.1.5 Relación entre los caracteres estudiados

Hemos encontrado correlaciones importantes para la variación genética de los distintos caracteres entre los genotipos estudiados. Así, hemos observado que la actividad fotosintética y la conductancia estomática estaban positivamente correlacionadas (Tabla 4.5.5), con valores del coeficiente de correlación de  $r=0,74$  en el control y  $r=0,96$  en el tratamiento de estrés;  $p= 0,001$ .

La correlación de  $C_i$  con la fotosíntesis y conductancia fue positiva y significativa tanto en el control como en el tratamiento de estrés en todos los casos (Tabla 4.5.5).

**Tabla 4.5.5.- Coeficientes de correlación ( r ) entre medidas de intercambio gaseoso, actividad fotosintética (A), conductancia estomática (g), concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci) y eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico el año 1996.**

Carácter	Riego			Estrés			gl
	A	g	C <sub>i</sub>	A	g	C <sub>i</sub>	
g	0,74***			0,96***			58
C <sub>i</sub>	0,52***	0,60***		0,39**	0,50***		58
EUA	-0,05	-0,66***	-0,39**	-0,43***	-0,61***	-0,70***	58

\*\*, \*\*\*, significativa al nivel de probabilidad del 1% y 0,1% respectivamente

La eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) estuvo negativamente correlacionada con la fotosíntesis (Figura 4.5.9 A y B), conductancia (Figura 4.5.9 C y D) y concentración de CO<sub>2</sub> interno (Figura 4.5.9 E y F). Los valores del coeficiente de correlación entre EUA y fotosíntesis y concentración de CO<sub>2</sub> interno fueron altos en el tratamiento de estrés, con un nivel de significación del 0,1% (Tabla 4.5.5). En el control regado, el nivel de significación para la conductancia fue igual que en el tratamiento de estrés, sin embargo el nivel de significación entre EUA y la concentración de CO<sub>2</sub> interno era más bajo (1%) y entre EUA y fotosíntesis no significativo.

#### 4.5.1.6 Estado hídrico de la planta y actividad fotosintética

Como se deduce de los resultados que se presentan en la Tabla 4.5.6, el comportamiento de los genotipos estudiados en cuanto a la actividad fotosintética y potencial hídrico ( $\Psi$ ) están muy relacionados. Lo mismo ocurre con los otros parámetros indicativos del estado hídrico de la planta: potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) y contenido hídrico relativo (CHR), especialmente en condiciones de estrés hídrico.

Las correlaciones encontradas entre actividad fotosintética y conductancia estomática con el  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR fueron significativas en todos los casos en condiciones de estrés hídrico (Tabla 4.5.6). Estas correlaciones fueron más débiles en riego que en estrés. Los valores de los coeficientes de correlación entre actividad fotosintética y  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR fueron más altos que los de conductancia estomática y  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR en riego. En estrés los valores de los coeficientes de correlación fueron similares para la actividad fotosintética y la conductancia estando comprendidos entre 0,71 y 0,76 para todos los caracteres. Las correlaciones entre fotosíntesis y conductancia con el  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR fueron muy significativas ( $p=0,001$ ) en el tratamiento de estrés lo que indica la importancia del estado hídrico de las plantas para desarrollar su capacidad fotosintética cuando las condiciones no son favorables.

**Tabla 4.5.6.- Coeficientes de correlación (r) entre actividad fotosintética (A), conductancia estomática (g), concentración de CO<sub>2</sub> interno (Ci), eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA), contenido en clorofilas y el potencial hídrico ( $\psi$ ), potencial osmótico ( $\psi_s$ ), potencial de turgencia ( $\psi_t$ ), contenido hídrico relativo (CHR), en el control regado y en el tratamiento de estrés hídrico, para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia. (gl son los grados de libertad).**

Carácter	Riego				Estrés				gl
	$\Psi$	$\Psi_s$	$\Psi_t$	CHR	$\Psi$	$\Psi_s$	$\Psi_t$	CHR	
A	0,50***	0,59***	0,02	0,22	0,75***	0,74***	0,33**	0,71***	58
g	0,31*	0,39**	0,03	0,20	0,76***	0,75***	0,34**	0,72***	58
Ci	0,31*	0,32**	0,1	0,21	0,43***	0,47***	0,13	0,42***	58
EUA	0,01	0,01	-0,08	-0,08	-0,58***	-0,59***	-0,26*	-0,59***	58
Clorofilas	0,10	0,12	0,24 <sup>0</sup>	0,05	0,44***	0,39**	0,31*	0,48***	58

<sup>0</sup>\*, \*\*, \*\*\*, Significativo al nivel de significación del 10%, 5%, 1% y 0,1% respectivamente.

En este sentido cabe destacar las diferencias observadas en los coeficientes de correlación entre actividad fotosintética y conductancia estomática con el potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) en el control y el tratamiento (Tabla 4.5.6). En el control los coeficientes de correlación fueron insignificantes ( $r=0,02$  y  $r=0,03$ ), mientras que en el tratamiento de estrés los valores fueron significativos ( $r=0,33$  y  $r=0,34$ ;  $p=0,05$ ) para la actividad fotosintética y conductancia estomática respectivamente.

En el control la correlación de la eficiencia en el uso del agua con los parámetros indicativos del estado hídrico de la planta fue muy baja, sin embargo estaba correlacionada significativamente ( $p=0,001$ ) con el  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR en el tratamiento de estrés (Tabla 4.5.6). Esta correlación fue negativa, lo que indica que la EUA era mayor cuando el  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR eran más bajos, es decir, cuando el estrés hídrico era más fuerte y las hojas estaban menos hidratadas. También en este caso la correlación con el  $\Psi_t$  fue mucho más alta en estrés ( $r=-0,26$ ) que en riego ( $r=-0,08$ ).

#### **4.5.1.7 Relación de la actividad fotosintética y conductancia estomática con el rendimiento y caracteres relacionados**

En nuestros resultados hemos obtenido una correlación significativa en estrés entre la actividad fotosintética y el rendimiento ( $r=0,30$ ;  $p=0,05$ ) y entre conductancia estomática y rendimiento ( $r=0,31$ ;  $p=0,05$ ) (Tabla 4.5.7). En el control la correlación fue más baja y no significativa al nivel del 5% ( $r=0,26$  y  $r=0,11$ ) para fotosíntesis y conductancia respectivamente.

Un comportamiento similar hemos obtenido para la actividad fotosintética y conductancia estomática con el número de granos por espiga. La correlación fue significativa en condiciones de estrés ( $r=0,32$ ;  $p=0,05$  y  $r=0,30$ ;  $p=0,05$ ) y no significativa en el control regado ( $r=0,05$  y  $r=0,04$ ) para la fotosíntesis y conductancia respectivamente, no existiendo correlación con los otros componentes del rendimiento en condiciones de estrés.

La correlación encontrada con el peso de la paja fue mayor en estrés ( $r=0,27$ ;  $p=0,1$ ) para la fotosíntesis y ( $r=0,32$ ;  $p=0,05$ ) para la conductancia, siendo estas correlaciones muy bajas en riego (Tabla 4.5.7).

También hemos observado una correlación significativa entre actividad fotosintética y conductancia estomática con el periodo de llenado del grano en condiciones de estrés ( $r=0,34$  y  $r=0,30$ ;  $p=0,05$ ). Esta correlación es importante ya que el periodo de llenado del grano es fundamental para conseguir o no mejores rendimientos especialmente en condiciones de estrés hídrico. En el control la correlación con la fotosíntesis fue más baja,  $r=0,22$  y con la conductancia más alta,  $r= 0,38$  (Tabla 4.5.7).

**Tabla 4.5.7.- Coeficientes de correlación (r) entre actividad fotosintética (A), conductancia estomática (g), contenido en clorofilas y otros caracteres fisiológicos y agronómicos de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico. (gl son los grados de libertad).**

Carácter	Tratamiento	A	g	Clorofilas	gl
Ajuste osmótico (b)	Estrés	0,52 <sup>0</sup>	0,44	0,19	10
Rendimiento	Riego	0,26 <sup>0</sup>	0,11	0,17	46
	Estrés	0,30*	0,31*	0,19	46
Número granos/espiga	Riego	0,05	0,04	0,04	46
	Estrés	0,32*	0,30*	0,09	46
P. de llenado del grano	Riego	0,22	0,38**	0,40**	46
	Estrés	0,34*	0,30*	0,18	46
Altura	Riego	0,04	0,11	0,06	46
	Estrés	0,33*	0,38**	0,04	46
Peso de la paja	Riego	0,17	0,06	0,11	46
	Estrés	0,27 <sup>0</sup>	0,32*	0,06	46
Clorofila	Riego	0,21			46
	Estrés	0,38**			46

<sup>0</sup>, \*, \*\*, Significativas al nivel de significación del 10%, 5% y 1% respectivamente.

La altura fue otro carácter asociado a la mayor capacidad fotosintética de las plantas al desarrollarse el estrés, ya que estaban positivamente correlacionadas la actividad fotosintética y la altura en dichas condiciones ( $r=0,33$ ;  $p=0,05$ ) y la conductancia estomática y altura ( $r=0,38$ ;  $p=0,01$ ) (Tabla 4.5.7). En riego estas correlaciones fueron menores, no significativas con valores del coeficiente de correlación de  $r=0,04$  para la fotosíntesis y  $r=0,11$  para la conductancia estomática.

Es importante la correlación encontrada entre ajuste osmótico y actividad fotosintética en condiciones de estrés. La correlación del ajuste osmótico con la fotosíntesis fue mayor,  $r=0,52$ , que con la conductancia estomática,  $r=0,44$ . Aunque el nivel de significación no es muy alto, esta correlación es muy importante si tenemos en cuenta la complejidad de estos mecanismos fisiológicos así como su importancia en el desarrollo y rendimiento final de los cultivos.

## 4.5.2 DISCUSIÓN

### 4.5.2.1 Medidas de intercambio gaseoso

El análisis de varianza de los datos de las medidas de intercambio gaseoso obtenidos reveló un efecto muy importante del genotipo, del tratamiento y del muestreo sobre la actividad fotosintética, conductancia estomática y concentración de CO<sub>2</sub> interno. Las interacciones también fueron significativas, lo que indica que las diferencias entre genotipos estuvieron influenciadas por la intensidad del estrés a que se sometieron los genotipos estudiados.

El comportamiento de los genotipos, globalmente considerados, fue similar para la actividad fotosintética y la conductancia estomática, como se deduce de la correlación encontrada entre fotosíntesis y conductancia que fue muy significativa (0,01%) (Tabla 4.5.5). Una asociación similar han encontrado entre fotosíntesis y conductancia de distintos cultivares de trigo REYNOLDS Y COL (2000).

Si consideramos el comportamiento de los genotipos por separado para la actividad fotosintética y la conductancia estomática se puede apreciar que la disminución de la actividad fotosintética del tratamiento de estrés respecto al control estuvo comprendida entre el 20% de L40 y el 44% de Plaisant. La variación para la conductancia estomática estuvo entre el 38% de L40 y el 59% de Plaisant

De los resultados obtenidos se deduce que la conductancia estomática fue más sensible al estrés que la fotosíntesis, ya que las diferencias entre el control y el tratamiento, considerando el conjunto de los genotipos, fueron mayores para la conductancia (43%) que para la fotosíntesis (34%). La mayor sensibilidad de la conductancia al estrés se ha observado también en otros cultivos como el trigo (RITCHIE Y COL, 1990; MORGAN Y LECAIN, 1991). Por tanto, el aumento de la eficiencia instantánea en el uso del agua (A/g) bajo condiciones de estrés hídrico parece estar más influenciada por la mayor reducción en la conductancia estomática que en la actividad fotosintética.

Las diferencias en la concentración de CO<sub>2</sub> interno entre control y tratamiento fueron pequeñas. Para el conjunto de los genotipos esta concentración fue el 6% más baja en el tratamiento de estrés hídrico respecto al control.

En el tratamiento de estrés hídrico, la concentración de CO<sub>2</sub> interno está más correlacionada con la conductancia estomática que con la asimilación de CO<sub>2</sub>. Esto explica la elevada correlación encontrada entre concentración de CO<sub>2</sub> interno y la eficiencia instantánea en el uso del agua especialmente en el tratamiento de estrés (0,1%) (Figuras 4.5.9 E y F). Estos resultados ponen de manifiesto la influencia de los factores estomáticos sobre la fotosíntesis del conjunto de los genotipos estudiados ya que una mayor conductancia estomática va asociada con una mayor concentración de CO<sub>2</sub> interno y con una baja eficiencia instantánea en el uso del agua (Figuras 4.5.9 C y D). Un efecto similar se ha observado en otros cultivos de cereales como el trigo (JOHNSON Y COL., 1987; READ Y COL., 1991).

La eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA) medida como A/g (RITCHIE Y COL., 1990; MARTÍN Y RUIZ-TORRES, 1992; MORGAN Y COL., 1990 Y 1993; PALTA Y COL., 1994; FRANK Y BERDAHL, 2001) fue el 19% más alta en el tratamiento de estrés que en el control regado para el conjunto de los genotipos de cebada estudiados.

El aumento de la eficiencia instantánea en el uso del agua en el tratamiento, es una respuesta al estrés hídrico observada en la mayoría de los genotipos estudiados. La mayor EUA en el tratamiento de estrés indica una potencial adaptación a condiciones de agua limitantes debido a una menor respuesta fotosintética al estrés hídrico y a baja conductancia estomática.

Como se ha comentado anteriormente, nuestros datos indican que mientras los efectos del genotipo sobre A y g están positivamente correlacionados, el aumento de A/g se ha producido por una mayor reducción de g que de A ya que la correlación entre eficiencia en el uso del agua y conductancia estomática fue mayor  $r = -0,61$  que entre eficiencia en el uso del agua y fotosíntesis  $r = -0,43$  en el tratamiento de estrés (Figuras 4.5.9 A, B, C y D). Estos resultados son similares a los obtenidos en estudios previos realizados en trigo (RITCHIE Y COL., 1990), sugiriendo que la variación en A/g puede tener una relación más estrecha con g que con A.

Sin embargo, teniendo en cuenta nuestros resultados se puede ver que no se cumple esta relación de igual forma en todos los genotipos. Aunque no podemos diferenciar de forma definitiva los efectos estomáticos y no estomáticos sobre la actividad fotosintética de las hojas, puesto que no hemos hecho las curvas de respuesta al  $\text{CO}_2$  interno, sí podemos establecer algunas comparaciones entre genotipos indicativas de la ocurrencia de estos efectos en los materiales estudiados. Así, en nuestros datos podemos observar que en el tratamiento, genotipos como L31 y L40 presentan eficiencia en el uso del agua alta con actividad fotosintética alta y concentración de  $\text{CO}_2$  interno baja (Tablas 4.5.1, 4.5.3 y 4.5.4). Parece que el intercambio gaseoso en estos genotipos está limitado por los estomas. La mayor EUA en estrés parece deberse a una mayor reducción de la conductancia respecto al control. Por otra parte Ruth y ND77 tienen la EUA y la actividad fotosintética bajas mientras que la concentración de  $\text{CO}_2$  interno es alta. Parece que la actividad fotosintética de estos genotipos está limitada por factores metabólicos en mayor medida que por baja conductancia estomática. L31 y L40 tienen una conductancia estomática similar a Ruth y ND77 en el tratamiento, sin embargo, su actividad fotosintética es mayor que la de Ruth y ND77. Como resultado de la menor capacidad fotosintética, el  $\text{CO}_2$  interno de Ruth y ND77 baja menos que el de L31 y L40. Estos resultados parecen indicar que en Ruth y ND77 la fotosíntesis se ve más limitada por la menor capacidad del mesófilo para utilizar el  $\text{CO}_2$ . Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por otros autores para distintos cultivos ya que han comprobado que la actividad fotosintética de las hojas puede verse afectada por la conductancia estomática o por la capacidad del mesófilo para fijar el  $\text{CO}_2$  en trigo (JOHNSON Y COL., 1987; RITCHIE Y COL., 1990; MARTÍN Y RUIZ-TORRES, 1992) y en trigo y tomate (MARTIN Y COL., 1994).

Se ha demostrado que varios procesos involucrados en la fotosíntesis pueden verse alterados por el estrés hídrico como la difusión del  $\text{CO}_2$ , los procesos fotoquímicos dentro del cloroplasto o las reacciones de carboxilación (SEROPIAN Y PLANCHON, 1984). Por tanto, la tasa de intercambio de gases en hojas de cereales está limitada por factores estomáticos y metabólicos (WISE Y COL., 1991), lo que significa que la actividad fotosintética puede estar limitada por la conductancia estomática al  $\text{CO}_2$ , que ayuda a regular la concentración de  $\text{CO}_2$  interno, y por factores metabólicos en las células del mesófilo tales como la actividad ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa (Rubisco) (HEITHOLT Y COL., 1991).

#### 4.5.2.2 Efecto del estrés hídrico sobre la actividad fotosintética

Los genotipos que presentaron mayor capacidad fotosintética en condiciones de estrés fueron: Albacete, L40, ND75, L31 (Tabla 4.5.1). La capacidad fotosintética alta de Albacete se debió, en el tratamiento de estrés, a los tres primeros muestreos, en los dos últimos bajó drásticamente a niveles más bajos que los genotipos anteriores. L47, Plaisant y Viva presentaron los valores de fotosíntesis más bajos.

La mayor actividad fotosintética que presentan L31 y L40 al ir aumentando el estrés hídrico se debió, probablemente, a la mayor capacidad de ajuste osmótico (AO) que presentaron estas líneas de mejora (Tabla 4.4.3), lo que les permitió mantener el estado hídrico y la turgencia de la hoja cuando el estrés llegó a ser más severo, mientras que la disminución de la tasa de fotosíntesis de Albacete cuando los valores de  $\Psi$  fueron inferiores a  $-1,9$  MPa pudo deberse a la menor capacidad de ajuste osmótico de esta variedad. Esta interpretación está avalada por los altos coeficientes de correlación entre las medidas de intercambio gaseoso, A y g, y las medidas que indican el estado hídrico de la planta,  $\Psi$ ,  $\Psi_s$  y CHR (Tabla 4.5.6). La correlación fue más alta en el tratamiento de estrés, en el que el nivel de significación fue del 0,1% en todos los casos.

Por tanto, la variación en la capacidad fotosintética cuando el estrés hídrico severo tuvo lugar, pudo deberse, al menos en parte, a diferencias genotípicas en la capacidad de ajuste osmótico ya que hemos encontrado una correlación significativa entre actividad fotosintética y ajuste osmótico para el conjunto de los genotipos estudiados ( $r=0,52$ ;  $p=0,1$ ) (Tabla 4.5.7). En esta línea están los resultados obtenidos para trigo por distintos autores (SEN GUPTA Y BERKOWITZ, 1987 y 1988 ; SANTAKUMARI Y BERKOWITZ, 1990; GUNASEKERA Y COL., 1994; HAFID Y COL., 1998). Estos autores observaron que las plantas de trigo con ajuste osmótico tenían tasas fotosintéticas más altas a  $\Psi$  bajos que las plantas de trigo que no tenían ajuste osmótico.

Teniendo en cuenta la alta correlación (significativa al 1%) que hemos obtenido entre A y  $\Psi_t$  en condiciones de estrés (Tabla 4.5.6), podemos interpretar que el ajuste osmótico mantuvo el  $\Psi_t$  de las células al aumentar el estrés hídrico, como se ha visto que ocurría en sorgo (GIRMA Y KRIEG, 1992 a y b) y en trigo (GUNASEKERA Y BERKOWITZ, 1992 a). Esto

hizo que las células mantuvieran sus funciones metabólicas en dichas condiciones, posibilitando una mayor actividad fotosintética a las plantas con mayor capacidad de ajuste osmótico.

En nuestros resultados podemos ver que en los genotipos L31 y L40 es en los que mejor se aprecia la relación entre la capacidad de ajuste osmótico y actividad fotosintética, ya que estas dos líneas de mejora presentaron la mayor capacidad de ajuste osmótico (Tabla 4.4.3) y mantuvieron la actividad fotosintética alta (Tabla 4.5.1) en condiciones de estrés hídrico.

#### **4.5.2.3 Relación de la actividad fotosintética con el rendimiento**

La elevada correlación que hemos encontrado entre actividad fotosintética y conductancia estomática con el período de llenado del grano y el rendimiento en condiciones de estrés ( $p=0,05$ ) (Tabla 4.5.7), indican que el mantener la actividad fotosintética en condiciones de estrés hídrico terminal, que en nuestras condiciones incluye el periodo de llenado del grano, mejora el rendimiento en dichas condiciones, ya que el grano se llena mejor y por tanto aumenta el peso y la calidad del mismo.

Por otra parte es importante la correlación encontrada entre fotosíntesis y conductancia y el número de granos por espiga y el peso de la paja en condiciones de estrés (Tabla 4.5.7). Estos resultados indican que la mayor actividad fotosintética en torno a antesis, cuando se determina el número de granos, contribuyó a aumentar el número de granos y a que las plantas pudieran disponer de más fotoasimilados almacenados en el tallo para ser utilizados en la formación del grano. La importancia de la relación entre fotosíntesis y conductancia con el rendimiento y el número de granos por metro cuadrado se ha observado también en trigo (FISCHER Y COL., 1998). Estos autores apuntan la posibilidad de que la conductancia estomática pueda ser utilizada como criterio de selección indirecto para el rendimiento en este cultivo. En esta misma línea están los resultados obtenidos para trigo al encontrar una correlación entre fotosíntesis y conductancia con el rendimiento tanto en cultivares (REYNOLDS Y COL., 2000) como en líneas de mejora (GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ Y COL., 2000).

La relación de la fotosíntesis con el rendimiento ha sido puesta de manifiesto por distintos autores. Así, se ha observado en trigo que los genotipos tolerantes a la sequía tenían mayor capacidad fotosintética y mayor rendimiento que los genotipos sensibles, estas características se acentúan en condiciones de estrés hídrico (GUNMURULO Y COL., 1989a; RITCHIE Y COL., 1990; HAFID Y COL., 1998). Los genotipos tolerantes tenían concentraciones de CO<sub>2</sub> interno más bajas que los genotipos susceptibles en condiciones de estrés. Esto puede ser debido a una eficiente tasa de fijación del CO<sub>2</sub>. Como se puede ver en nuestros materiales, esto ocurre con los genotipos más tolerantes al estrés, L31 y L40, que tenían mayor capacidad fotosintética, menor CO<sub>2</sub> interno y mayor eficiencia en el uso del agua en condiciones de estrés hídrico terminal.

Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de utilizar criterios fisiológicos en la selección de materiales mejor adaptados a condiciones de estrés, como se ha demostrado para soja al estudiar la mejora del rendimiento a lo largo de cincuenta años (MORRISON Y COL., 1999). Estos autores han comprobado que los rendimientos de los mejores cultivares actuales estaban asociados con reducción en el área de la hoja, aumento en las tasas de fotosíntesis y conductancia estomática por área y mayor translocación de fotoasimilados a las semillas antes que al crecimiento vegetativo. Por tanto, aunque los caracteres fisiológicos no se hallan utilizado en la mejora tradicional como criterio de selección para obtener mejores rendimientos en los cultivos, algunos caracteres fisiológicos han sido seleccionados de forma indirecta por los mejoradores. El utilizar criterios fisiológicos en la mejora de los cultivos hace que la selección sea más eficaz, al asegurar que las plantas disponen de los mecanismos que les permiten tolerar mejor las condiciones adversas y por tanto, aumentar la producción del cultivo en esas condiciones.

Por otra parte, la correlación que hemos encontrado, en condiciones de estrés hídrico, entre la altura de la planta y la actividad fotosintética, significativa al 5%, y entre altura y conductancia estomática, significativa al 1% (Tabla 4.5.7), parecen indicar que al ser más altas las plantas disponen de un aparato fotosintético más activo que les permite elaborar más fotoasimilados para enviar al grano durante el periodo de formación y llenado de las semillas. Es posible que la causa más profunda de esto sea que los genotipos más altos tengan también un mayor desarrollo radical que les permite tener acceso en la etapa de estrés terminal a reservas hídricas que otros genotipos con menos profundidad de raíz no pueden alcanzar.

### *Conclusiones*

1. La fotosíntesis fue siempre superior en los controles respecto a las plantas sometidas a estrés hídrico. La actividad fotosintética de las plantas disminuyó a lo largo del proceso de estrés hídrico. En el control se mantuvo bastante estable después del tercer muestreo.
2. La fotosíntesis de los genotipos en estudio se correlacionó lineal y significativamente con el potencial hídrico, disminuyendo a medida que lo hacía éste.
3. Los resultados relativos a conductancia estomática mostraron básicamente un gran paralelismo con los de actividad fotosintética indicando que las limitaciones de ésta última en condiciones de estrés hídrico radican principalmente en el cierre estomático en la mayoría de los genotipos estudiados.
4. La concentración de CO<sub>2</sub> interno se mantuvo estable en las plantas control mientras que descendió en el conjunto de las plantas sometidas a estrés hídrico en casi todos los genotipos estudiados.
5. La eficiencia instantánea en el uso del agua se mantuvo semejante en el control y en el tratamiento de estrés hídrico durante los tres primeros muestreos del proceso de sequía. En el cuarto y quinto muestreo la eficiencia instantánea en el uso del agua fue significativamente superior para el conjunto de las plantas estresadas en comparación con las del control.
6. Se ha observado la existencia de variabilidad en cuanto a la capacidad fotosintética, concentración de CO<sub>2</sub> interno y eficiencia en el uso del agua entre los genotipos estudiados.
7. Las correlaciones establecidas entre actividad fotosintética, conductancia estomática, concentración de CO<sub>2</sub> interno y eficiencia en el uso del agua muestran como el estrés hídrico limita la conductancia estomática, la concentración de CO<sub>2</sub> interno y la fotosíntesis y contribuye a mejorar la eficiencia en el uso del agua.

8. La alta correlación entre fotosíntesis y potencial de turgencia en condiciones de estrés hídrico ( $p=0,01$ ) y la correlación encontrada entre fotosíntesis y ajuste osmótico ( $p=0,1$ ) indican que el ajuste osmótico favoreció la turgencia de las células al aumentar el estrés hídrico. Esto permitió que las células mantuvieran sus funciones metabólicas en dichas condiciones desarrollando una mayor actividad fotosintética las plantas cuya capacidad de ajuste osmótico era mayor.
  
9. En condiciones de estrés hídrico terminal se establecieron correlaciones lineales significativas entre los valores de actividad fotosintética y altura de la planta, el periodo de llenado del grano y el rendimiento en grano, lo que indica que la mayor actividad fotosintética de las plantas cuando hay sequía mejora su crecimiento y el rendimiento final del cultivo.

## **4.6 CLOROFILAS**

### **4.6.1 RESULTADOS**

#### **4.6.1.1 Contenido de clorofilas en hojas de cebada**

En la Tabla 4.6.1 se presentan los valores del contenido en clorofilas en tres muestreos consecutivos con estrés hídrico creciente. Se recogen también los valores LSD para las distintas fuentes de variación consideradas en el análisis de varianza, así como los niveles de significación correspondientes. El resultado del análisis de varianza realizado se muestra en la Tabla 8.4.6.1.

Se observa que, además de ser significativos los genotipos, los tratamientos y los muestreos, también fue significativa la interacción tratamiento por muestreo (TxM) por lo que consideramos esta interacción para el análisis de los resultados. Los valores de dicha interacción se encuentran recogidos en la Tabla 4.6.1, y para una visualización más fácil se han representado también en la Figura 4.6.1.

En esta figura se observa como el contenido en clorofilas fue significativamente más alto en el control que en el tratamiento en todos los muestreos. Estas diferencias fueron más importantes en el tercer muestreo, cuando el estrés fue más severo y la bajada en el contenido en clorofila en el tratamiento de estrés fue mayor que en el control

Como en la interacción TxM siempre se mantuvo la línea correspondiente al control por encima de la del tratamiento y las demás interacciones no fueron significativas, para estudiar el comportamiento de los distintos genotipos consideramos los datos correspondientes a los genotipos cuyos valores aparecen reflejados en la Tabla 4.6.1, en la columna “Media”.

Los genotipos que tuvieron valores de contenido en clorofilas significativamente más altos que todos los demás fueron: ND66, L40 y ND75. A continuación se encuentra un grupo con valores de contenido en clorofilas decrecientes pero que no difieren significativamente,

que incluye: Plaisant, L47, Requette, Tipper, L31, Ruth y ND77. Finalmente, con los valores de contenido en clorofilas más bajos se encuentran Viva y Albacete.

**Tabla 4.6.1.- Contenido en clorofila medida como unidades SPAD durante el periodo de deshidratación, de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de hidratación óptima y de estrés hídrico terminal (M=muestreo, C=control, T=tratamiento de estrés).**

Genotipo	MIC	M2C	M3C	MIT	M2T	M3T	Media *
L31	43,03	47,04	44,89	42,25	45,53	36,42	43,19 bc
L40	46,51	48,58	47,98	44,26	48,50	41,95	46,30 a
L47	44,06	46,20	48,41	42,29	44,55	38,65	44,03 b
Tipper	44,21	46,66	44,46	40,88	42,56	41,21	43,33 bc
Plaisant	44,71	45,66	44,70	41,20	46,04	41,96	44,05 b
Viva	39,71	44,40	45,51	40,79	40,93	39,44	41,80 cd
Requette	43,33	46,75	45,45	41,65	44,05	40,23	43,58 b
Albacete	41,94	46,08	43,50	38,95	39,99	38,03	41,41 d
Ruth	43,54	46,21	45,21	41,35	44,33	38,08	43,12 bc
ND75	45,05	49,65	49,05	43,80	47,11	42,84	46,25 a
ND66	48,33	49,79	46,81	45,65	47,28	42,69	46,76 a
ND77	44,24	46,50	42,53	40,95	44,56	39,70	43,08 bc
Media	44,06	46,96	45,71	42,00	44,62	40,10	
LSD		5%	1%	0,1%			
Genotipo (G)		1,40	1,83	2,34			
Tratamiento (T)		0,57	0,75	0,96			
Muestreo (M)		0,70	0,91	1,17			
GxT		NS					
GxM		NS					
TxM		0,99	1,29	1,66			
GxTxM		NS					

\*Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes al 5% según el valor LSD

Si analizamos el comportamiento de los genotipos al pasar del control regado al tratamiento de estrés podemos decir que L40, Plaisant, ND77 y Viva mejoraron su posición en estrés, mientras que ND75, L47, Tipper, L31 y Albacete ocuparon posiciones inferiores en la escala en condiciones de estrés hídrico.

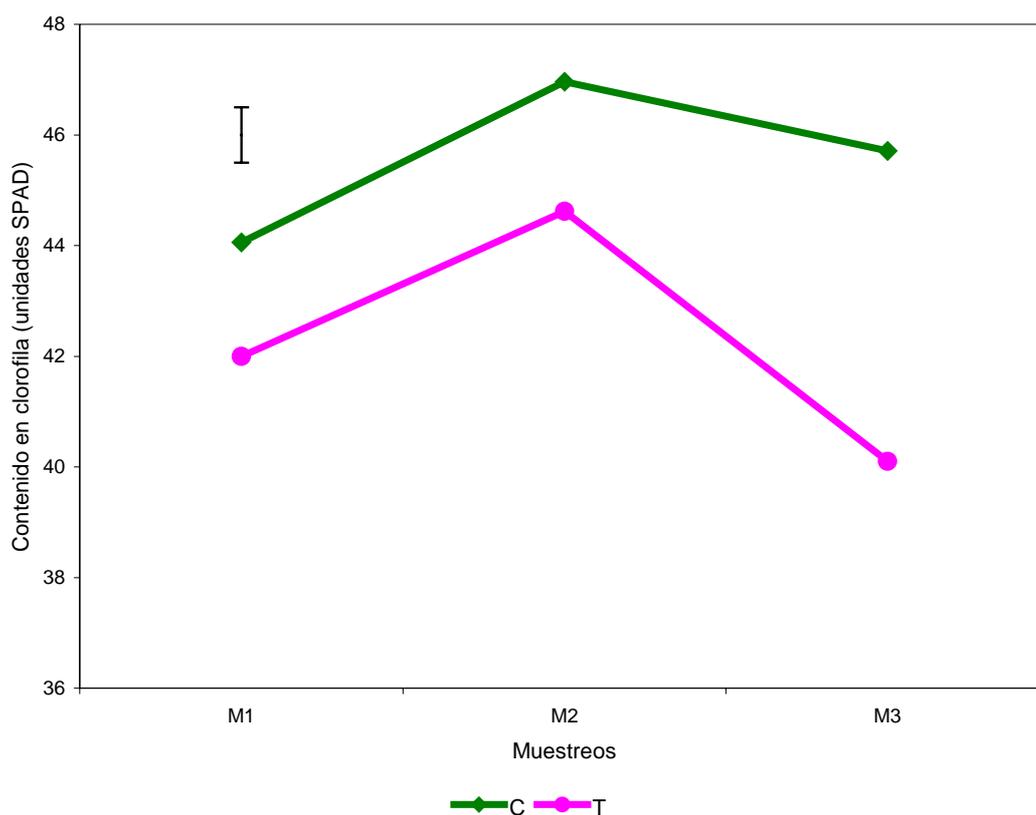


Figura 4.6.1.- Evolución del contenido en clorofilas en condiciones de riego (C) y de estrés hídrico (T) para doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia, medidas en tres muestreos durante el periodo de estrés hídrico. La barra vertical representa el valor LSD para la interacción tratamiento por muestreo (TxM) para un nivel de significación del 5%.

Hemos obtenido correlaciones importantes entre el contenido en clorofilas y los parámetros indicativos del estado hídrico de la planta. Así hemos podido observar que el contenido en clorofilas estaba positivamente correlacionado con el potencial hídrico ( $\Psi$ ), potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) y contenido hídrico relativo (CHR) (Tabla 4.5.6). Esta correlación fue más baja en riego que en condiciones de estrés para todos estos caracteres. En riego los valores de los coeficientes de correlación fueron no significativos para  $p=0,05$  en todos los casos, mientras que en estrés los valores de los coeficientes de correlación fueron  $r=0,44$ ;  $r=0,39$ ;  $r=0,31$  y  $r=0,48$  para  $\Psi$ ,  $\Psi_s$ ,  $\Psi_t$  y CHR respectivamente. En este caso la significación fue alta,  $p=0,001$  para el  $\Psi$  y CHR,  $p=0,01$  para el  $\Psi_s$  y  $p=0,05$  para el  $\Psi_t$ .

El contenido en clorofilas estaba relacionado también con la actividad fotosintética tanto en riego como en estrés (Tabla 4.5.7). Los coeficientes de correlación fueron  $r=0,21$ , no significativa, en riego y en estrés  $r=0,38$ ;  $p=0,01$ . La mayor correlación observada en estrés

indica que este carácter está relacionado con la tolerancia a la sequía de los genotipos estudiados.

#### 4.6.2 DISCUSIÓN

El contenido en clorofilas de las plantas se ha relacionado con la tolerancia a la sequía y fotosíntesis en condiciones de estrés en trigo (HEITHOLT Y COL, 1991). En este cultivo se ha observado también la existencia de variabilidad entre distintos genotipos en cuanto al contenido en clorofilas (MORGAN Y LECAIN, 1991).

En cebada también existe variabilidad para este carácter como se deduce de nuestros resultados. Hemos encontrado que las diferencias en contenido en clorofilas entre riego y estrés para nuestros materiales estaban comprendidas entre el 11% de Albacete que presentó la diferencia más alta y el 4% de Plaisant que presentó la diferencia más baja.

Por otra parte, el contenido en clorofilas de los genotipos estudiados presentaba unos coeficientes de correlación muy bajos con los parámetros indicativos del estado hídrico de las plantas: potencial hídrico ( $\Psi$ ), potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) y contenido hídrico relativo (CHR) en riego, sin embargo esta correlación fue más alta en estrés, siendo significativa al 0,1% la correlación entre contenido en clorofilas y  $\Psi$ , y CHR y al 1% entre contenido en clorofilas y  $\Psi_s$  (Tabla 4.5.6). La correlación entre contenido en clorofila y potencial de turgencia ( $\Psi_t$ ) fue más alta en el tratamiento de estrés, significativa al 5%, que en el control. Estos resultados, junto con la alta correlación encontrada entre actividad fotosintética y contenido en clorofilas (1%) (Tabla 4.5.7), indican que en condiciones de estrés hídrico, los mecanismos que contribuyeron a mantener las células más turgentes, favorecieron la presencia de clorofilas en las hojas y el mantenimiento de una capacidad fotosintética más alta en dichas condiciones.

Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por GUNMURULO Y COL. (1989 a y b) para trigo. En este cultivo se ha comprobado también que el mantenimiento de la clorofila es esencial para la actividad fotosintética en condiciones de estrés (CHANDRASEKAR Y COL., 2000). Por tanto podemos concluir que una mayor cantidad de clorofilas en los genotipos tolerantes a la sequía puede favorecer la capacidad fotosintética en condiciones de estrés asociada al mantenimiento de la turgencia de las células.

### *Conclusiones*

1. El contenido en clorofilas está correlacionado de forma significativa con los parámetros indicativos del estado hídrico de la planta: potencial hídrico, potencial osmótico y contenido hídrico relativo en condiciones de estrés hídrico terminal. La correlación con el potencial de turgencia fue más alta en estrés que en riego.
2. También hemos obtenido una correlación significativa entre contenido en clorofilas y fotosíntesis en condiciones de estrés lo que indica que en condiciones de estrés hídrico, los mecanismos que contribuyeron a mantener las células más turgentes, favorecieron la presencia de clorofilas en las hojas y el mantenimiento de una capacidad fotosintética más alta en dichas condiciones. Por tanto el contenido en clorofilas es un carácter relacionado con la tolerancia a la sequía en cebada y puede ser utilizado como criterio de selección en programas de mejora.

## **4.7. TRANSLOCACIÓN DE FOTOASIMILADOS**

### **4.7.1 RESULTADOS**

#### **4.7.1.1 Translocación de fotoasimilados al grano**

En la Figura 4.7.1 se presenta una estimación de la translocación de fotoasimilados al grano. El resultado del análisis de varianza realizado se muestra en la Tabla 8.4.7.1. La medida se ha obtenido calculando la diferencia entre el peso de mil granos de los genotipos cultivados en condiciones óptimas, considerados como control, y el peso de mil granos de los mismos genotipos sometidos a un tratamiento de desecación química de las plantas cultivadas en el campo. Cuanto menor sea esa diferencia, mayor será la capacidad de translocación de fotoasimilados en condiciones de estrés.

En dicha figura se puede observar que existieron diferencias significativas para la translocación de fotoasimilados al grano entre los genotipos estudiados. Así, la variedad Viva, con 31,34 g, presentó la diferencia significativamente más alta en el peso de mil granos del control respecto al tratamiento de los doce genotipos estudiados. Le siguen ND77 con 28,67 g y Reinette con 24,87 g que difieren significativamente entre ellas y respecto a los demás genotipos. A continuación se encuentran dos grupos de genotipos con valores intermedios y que no presentan diferencias significativas entre ellos. Uno de estos grupos lo forman: Plaisant, L40, y Albacete con 22,43, 25,59 y 21,11 g y el otro Tipper, ND66 y ND75 con diferencias de 17,82, 15,74 y 15,73 g respectivamente.

Los genotipos en que las diferencias en el peso de mil granos entre el control y el tratamiento fueron significativamente más bajas que en los demás fueron: L47, L31 y Ruth con 8,91, 8,15 y 7,00 g respectivamente. Estos genotipos no difirieron entre ellos de forma significativa.

Según nuestros datos, la variedad Viva fue la que presentó una menor capacidad de translocación de fotoasimilados del tallo al grano, seguida de ND77 y Reinette, mientras que la variedad Ruth y las líneas de mejora L31 y L47 tuvieron las capacidades de translocación de fotoasimilados al grano más altas, ocupando los demás genotipos posiciones intermedias.

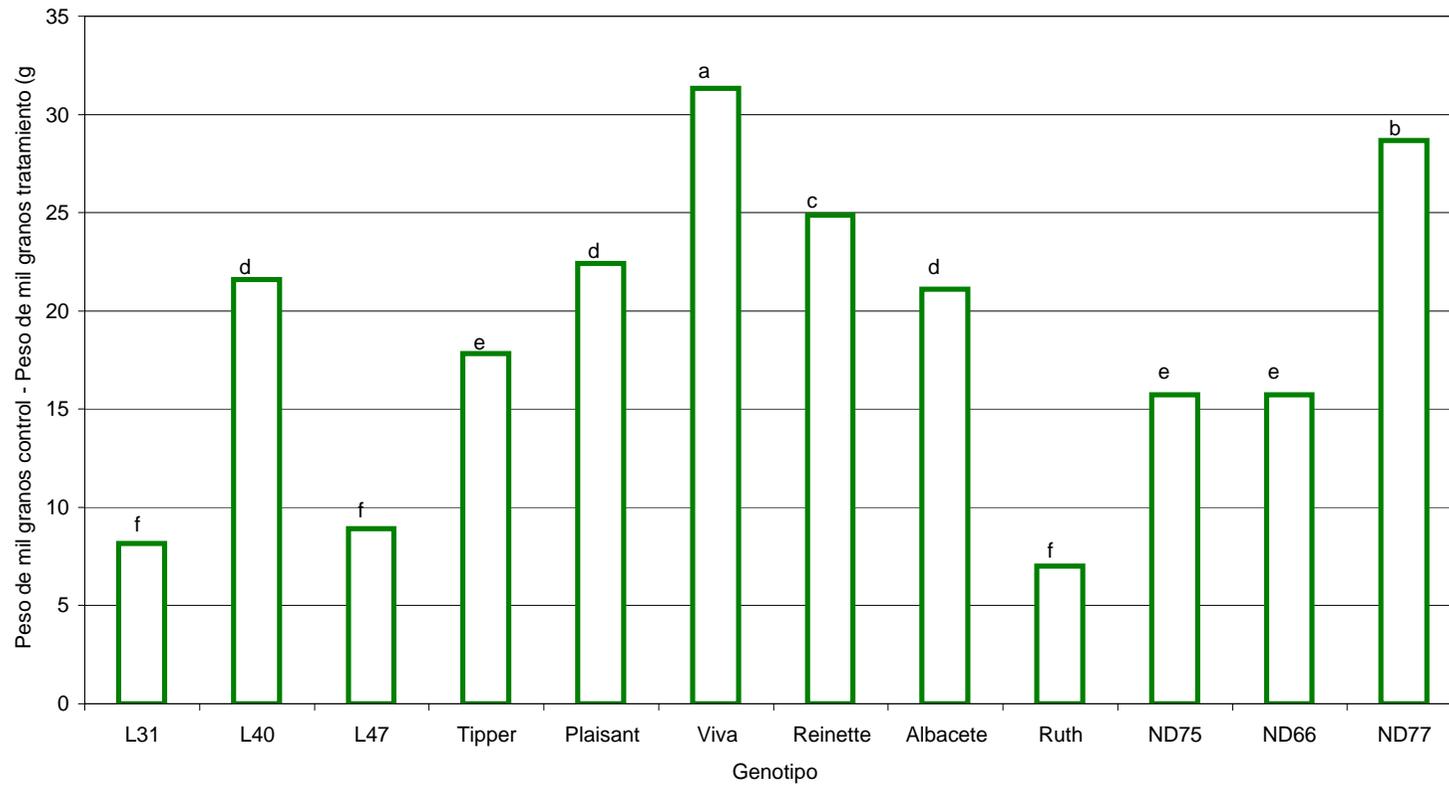


Figura 4.7.1.- Diferencia en el peso de mil granos entre el control y el tratamiento para doce genotipos de cebada cultivados en el campo. Los genotipos con la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de probabilidad del 5% según el test de Duncan.

#### 4.7.2 DISCUSION

En cereales se ha comprobado que el tallo constituye un lugar de almacenamiento temporal de carbohidratos que son enviados a la espiga durante el periodo de llenado del grano. Esta translocación es más importante durante el periodo de llenado del grano (MOGENSEN, 1985) ya que la espiga se convierte en el sumidero de los fotoasimilados que están produciendo las hojas y barbas y de los almacenados previamente en el tallo (MOUTOT Y COL., 1986; DAVIDSON Y CHEVALIER, 1992). El uso del IK como agente desecante se ha demostrado que produce efectos similares a la sequía en cereales como el triticale (ROYO Y BLANCO, 1998). En este cultivo se ha demostrado que los carbohidratos almacenados en pre-antesis son cruciales para el rendimiento del grano en condiciones de tipo Mediterráneo ya que contribuyen hasta un 65% al llenado del grano en genotipos de invierno en dichas condiciones (ROYO Y COL., 1999). En trigo también se ha demostrado que el balance entre fuente y sumidero influye en la movilización de carbohidratos almacenados (CRUZ-AGUADO Y COL., 2000 y 2001).

Nosotros hemos encontrado una variabilidad del 48% para la capacidad de translocación de fotoasimilados al grano entre los genotipos estudiados (Figura 4.7.1). La variedad Ruth fue la que presentó mayor capacidad de translocación de fotoasimilados al grano mientras que para la variedad Viva esa capacidad fue la menor de todos los genotipos estudiados. Por tanto en los genotipos en los que el peso de mil granos del tratamiento disminuyó menos respecto al peso de mil granos del control, hubo una mayor removilización de los asimilados almacenados antes de antesis hacia el grano. Esto contribuyó a que el grano se llenara mejor y consecuentemente el rendimiento fuera más alto. Esto ocurrió en la variedad Ruth y en las líneas de mejora L31 y L47 de forma más clara. Por el contrario, cuanto menor fue la capacidad de translocación de fotoasimilados del tallo al grano, mayor fue la diferencia entre el peso del grano en el control y el tratamiento siendo el caso de la variedad Viva el más extremo ya que la diferencia en el peso del grano fue la más alta y el rendimiento fue el más bajo. Posiblemente la capacidad de sumidero de Ruth, L31 y L47 se estableció antes ya que son más precoces que Viva, y esto dio lugar a una mayor capacidad de translocación de asimilados que se tradujo en mejores rendimientos del grano como se ha observado para otros materiales de cebada cultivados en ambientes de sequía (CANTERO-MARTÍNEZ Y COL., 1995).

La capacidad de translocación de fotoasimilados almacenados en el tallo hacia el grano es muy importante en climas de tipo Mediterráneo para el rendimiento de cereales ya que el periodo de llenado del grano suele coincidir con escasa disponibilidad de agua por el cultivo. Esta escasez de agua hace que el llenado del grano dependa en gran medida de la removilización de fotoasimilados almacenados antes de la antesis en los tallos (ALAOUI Y COL., 1992; KOBATA Y COL., 1992; PALTA Y COL., 1994 ). Además las tasas de translocación de asimilados de los tejidos vegetativos aumentan cuando hay estrés hídrico durante el periodo de llenado del grano (MOGENSEN, 1985; YANG Y COL., 2001). En trigo se ha observado que el déficit hídrico durante el periodo de llenado del grano promueve la translocación de asimilados y la senescencia que son dos procesos que van unidos (YANG Y COL., 2001). En este sentido los datos obtenidos para cebadas son de gran interés ya que indican que se puede utilizar este carácter como criterio de selección en la mejora del cultivo para tolerancia a la sequía, que es el principal factor limitante del rendimiento del cultivo en estas condiciones.

### ***Conclusiones***

1. Existe variabilidad para la translocación de fotoasimilados al grano en cebada, por lo que este carácter se puede utilizar como criterio de selección en programas de mejora del cultivo para tolerancia al estrés hídrico terminal. Además, la tasa de translocación de fotoasimilados aumenta cuando el estrés hídrico tiene lugar durante el periodo de llenado del grano, lo que ocurre normalmente en climas de tipo Mediterráneo.

## **4.8 TRANSPIRACIÓN RESIDUAL Y CERAS EPICUTICULARES**

### **4.8.1 RESULTADOS**

#### **4.8.1.1 Contenido hídrico inicial y área de la hoja**

Los muestreos para calcular el contenido hídrico inicial y el área de la hoja se realizaron cuando las plantas alcanzaban el estado de antesis. Los valores de contenido hídrico inicial (CHI) representan el contenido hídrico de las hojas intactas ya que las hojas se pesaron inmediatamente después de cada muestreo (MCCAIG Y ROMAGOSA, 1991).

En la Tabla 4.8.1 se presentan los datos correspondientes al contenido hídrico inicial y área de la hoja, así como la comparación de medias según el test de Duncan para un nivel de significación del 5%. Se ha considerado la media de los años 1995 y 1996 porque el efecto del año no resultó significativo al realizar el correspondiente análisis de varianza.

En esta tabla se puede ver que el CHI fue mayor en el control, regado que en el 1 tratamiento de estrés hídrico ( $p=0,01$ ). Considerando todos los genotipos, podemos decir que el CHI fue un 7% más alto en condiciones de riego que en el tratamiento de estrés.

Dado que la interacción tratamiento por genotipo no fue significativa para el CHI (Tabla 8.4.8.1), consideramos los valores medios del control y tratamiento para la separación de genotipos.

Teniendo en cuenta los valores medios de CHI mostrados en la Tabla 4.8.1 podemos decir que los genotipos que presentaron valores de CHI más altos fueron Albacete, Ruth, ND77 y Plaisant. En un grupo intermedio se encuentran ND66, Tipper, ReINETTE, ND75, L40 y Viva. Los valores de CHI más bajos los presentaron L47 y L31.

Como ocurría con el CHI, el área de la hoja también fue mayor en el control regado que en estrés ( $p=0,05$ ) (Tabla 4.8.1). Si tenemos en cuenta el conjunto de los genotipos en el control regado el área de la hoja fue el 16% mayor que en estrés.

Consideramos los valores medios de control y tratamiento para la separación entre genotipos, ya que la interacción tratamiento por genotipo tampoco fue significativa para el

**Tabla 4.8.1.- Contenido hídrico inicial (CHI) y área de la hoja de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia, en condiciones de hidratación óptima (riego) y sometidas a estrés hídrico (estrés). Los datos son la media de los años 1995 y 1996.**

Genotipo	CHI (Kg H <sub>2</sub> O Kg <sup>-1</sup> P. seco)			Área de la hoja (cm <sup>2</sup> )		
	Riego	Estrés	Media *	Riego	Estrés	Media *
L31	3,479	3,165	3,32 e	12,95	8,81	10,88 bcde
L40	3,778	3,526	3,65cd	22,57	18,57	20,57 a
L47	3,513	3,489	3,50 de	9,94	8,53	9,24 de
Tipper	3,974	3,539	3,76 bcd	14,87	12,86	13,86 bc
Plaisant	3,948	3,717	3,83 abc	15,01	12,41	13,71 bc
Viva	3,765	3,476	3,62 cd	8,45	5,84	7,14 e
Reinette	3,944	3,566	3,75 bcd	11,15	9,01	10,07 cde
Albacete	4,157	3,969	4,06 a	22,39	20,59	21,49 a
Ruth	4,129	3,939	4,03 ab	15,74	13,99	14,86 b
ND75	3,834	3,495	3,66 cd	20,12	17,34	18,73 a
ND66	3,963	3,586	3,77 bcd	16,51	8,06	12,28 bcd
ND77	4,171	3,606	3,89 abc	14,19	9,90	12,04 bcd
Media **	3,89 a	3,59 b		15,32 a	12,16 b	

\*En las columnas correspondientes a los valores medios los genotipos seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes para p = 0,05, según el test de Duncan.

\*\*Los valores seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes para p=0,05 según el test de Duncan.

área de la hoja (Tabla 8.4.8.1). De los resultados obtenidos, que se presentan en la Tabla 4.8.1, podemos concluir que los genotipos con mayor área de la hoja fueron Albacete, L40 y ND75, que difirieron significativamente de los demás genotipos. Le siguieron un grupo de genotipos formado por Ruth, Tipper, Plaisant, ND66, ND77 con una superficie de la hoja intermedia. El último grupo lo forman L47 y Viva que presentaron el área de la hoja más baja.

#### 4.8.1.2 Transpiración residual

La tasa de pérdida de agua de hojas cortadas se ha llamado transpiración cuticular, sin embargo se ha observado que parte del agua perdida puede ser como consecuencia del cierre incompleto de los estomas. La aportación relativa de los componentes cuticulares y estomáticos no se conoce, por lo que se considera la suma de estos componentes como transpiración residual. Por tanto, la transpiración residual (TR) se define como la tasa de transpiración a mínima apertura estomática, que en hojas cortadas corresponde a la fase lineal de la pérdida de agua (CLARKE Y RICHARDS,1988)

En la Figura. 4.8.1 se puede ver la evolución de la pérdida de agua desde que se corta la hoja, peso fresco (0 minutos), hasta que se seca completamente, después de mantenerla 24 horas en la estufa, peso seco (1440 minutos). El peso de las hojas se obtuvo cada media hora. Cada uno de los puntos que aparecen en el gráfico representa la media de cuatro repeticiones. Las medidas se realizaron el año 1996. En dicha figura se puede ver que entre las 2 y las 6 horas la tasa de pérdida de agua fue prácticamente lineal, por lo que utilizamos este periodo para calcular la transpiración residual de los distintos genotipos.

En la Tabla 4.8.2 se presentan los datos correspondientes a la transpiración residual y al rendimiento obtenidos en riego y estrés, así como la comparación de medias realizada según el test de Duncan para la interacción genotipo por tratamiento que fue significativa (Tabla 8.4.8.2).

En la Tabla 4.8.2 se puede ver que la transpiración residual fue mayor en el control, regado que en el tratamiento de estrés hídrico ( $p=0,05$ ). Considerando el conjunto de los genotipos estudiados, la transpiración residual fue un 15% mayor en el control regado que en el tratamiento de estrés hídrico.

Los genotipos que tuvieron mayor transpiración residual en riego fueron ND77, Ruth y Viva. Esta no difería de Albacete, ReINETTE y L40. ND75 presentó la transpiración residual más baja (Figura 4.8.2 A).

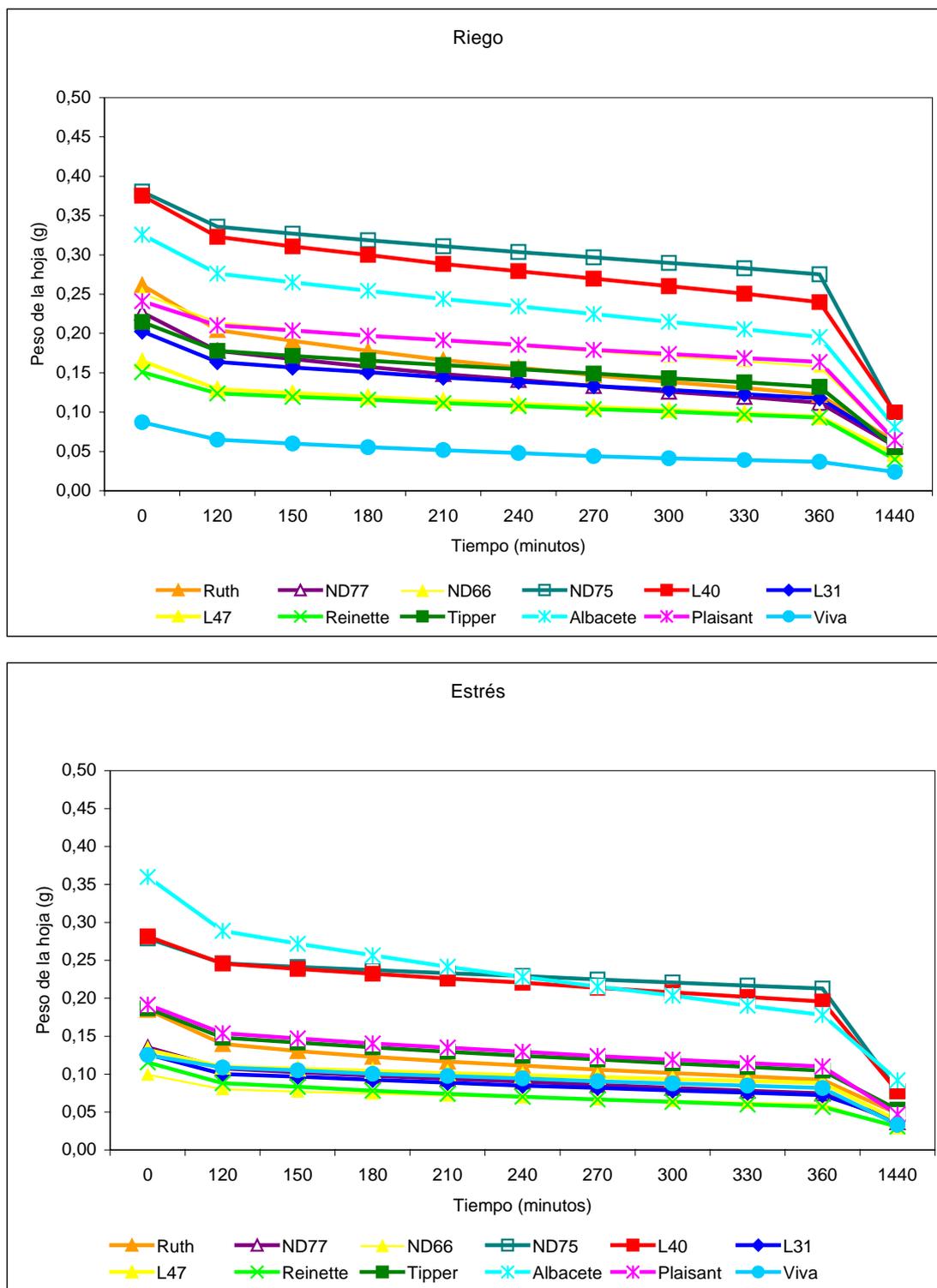


Figura 4.8.1.- Evolución de la pérdida de agua en hojas cortadas de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico.

**Tabla 4.8.2.- Transpiración residual (TR), contenido en ceras epicuticulares y peso del grano de doce genotipos de cebada en condiciones de hidratación óptima (riego) y sometidas a estrés hídrico (estrés) cultivados en el refugio anti-lluvia. Los datos son la media de los años 1995 y 1996.**

Genotipo	<i>TR (g H<sub>2</sub>O Kg<sup>-1</sup> P. seco min<sup>-1</sup>)</i>		<i>Ceras (mg cm<sup>-2</sup>)</i>		<i>Peso grano (g m<sup>-2</sup>)</i>	
	Riego	Estrés	Riego	Estrés	Riego	Estrés
L31	2,590 de	2,586 bcd	0,039 a	0,045 a	282,25 bc	235,25 abc
L40	2,830 bcd	2,358 bcd	0,038 ab	0,040 bcde	444,75 a	274,25 a
L47	2,177 de	2,120 bcd	0,036 abc	0,039 de	295,00 b	230,00 bc
Tipper	2,626 cde	2,087 cde	0,035 c	0,039 de	298,50 b	228,75 bcd
Plaisant	2,739 cd	2,735 abc	0,038 ab	0,042 bcd	298,75 b	176,75 e
Viva	3,457 ab	2,638 bcd	0,036 bc	0,037 e	175,75 d	129,75 f
Reinette	2,881 bcd	2,822 ab	0,036 abc	0,040 cde	277,00 bc	195,00 cde
Albacete	3,369 bc	3,048 a	0,037 abc	0,038 e	246,00 c	185,75 de
Ruth	3,884 a	2,790 abc	0,037 abc	0,043 ab	262,25 bc	214,00 bcde
ND75	1,961 e	1,554 e	0,030 d	0,037 e	287,25 bc	209,75 bcde
ND66	2,463 de	1,950 de	0,035 bc	0,042 bc	273,00 bc	218,50 bcde
ND77	4,028 a	2,438 bcd	0,031 d	0,037 e	280,25 bc	240,25 ab
Media *	2,92 a	2,43 b	0,036 b	0,040 a	284,98 a	211,52 b

Dentro de cada columna los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes para  $p = 0,05$ , según el test de Duncan.

\*Los tratamientos son significativamente diferentes según el test de Duncan.

En el tratamiento de estrés, Albacete tuvo la transpiración residual más alta, seguida de Reinette, Ruth y Plaisant de las que no difería de forma significativa. En un grupo intermedio se encontraban Viva, L31, ND77, L40 L47. Con las transpiraciones residuales más bajas se encontraban Tipper, ND66 y ND75.

Es deseable que los cultivos que tienen que completar su ciclo en condiciones de estrés posean contenido hídrico inicial altos y transpiración residual bajas ya que se adaptarán mejor a dichas condiciones. Según nuestros resultados los genotipos Tipper, ND66 y ND75 son los que mejor cumplen estos requisitos ya que aunque los valores de contenido hídrico inicial

fueron intermedios, presentaron las transpiraciones residuales más bajas de todos los genotipos estudiados.

Como se puede deducir de los datos de la Tabla 4.8.2 y de la Figura 4.8.2 A, la diferencia en la transpiración residual entre riego y estrés fue mayor en ND77 y Ruth, 1,59 y 1,09 g H<sub>2</sub>O kg<sup>-1</sup>P.seco min<sup>-1</sup> respectivamente, y la más baja en Plaisant y L31 que fue de 0,004 g H<sub>2</sub>O kg<sup>-1</sup>P.seco min<sup>-1</sup>.

Hemos encontrado una correlación positiva ( $r=0,24$ ;  $p=0,10$ ) entre el área de la hoja y la transpiración residual en el tratamiento de estrés pero no en el control, para el conjunto de los genotipos estudiados. También hemos encontrado que la correlación entre rendimiento y transpiración residual fue negativa y no significativa en el control ( $r=-0,14$ ) y negativa y significativa ( $r=-0,33$ ;  $p=0,05$ ) en el tratamiento de estrés. Esta asociación confirma que en nuestras condiciones experimentales, la transpiración residual baja favoreció el rendimiento, especialmente en condiciones de estrés.

### 4.8.1.3 Cantidad de ceras epicuticulares en hojas de cebada

Las ceras epicuticulares constituyen la última capa de la cutícula de la hoja, por lo que en ambientes con escasa disponibilidad de agua pueden contribuir de forma importante a mejorar la adaptación de los cultivos cuando hay sequía.

Aunque la interacción genotipo por tratamiento fue significativa (Tabla 8.4.8.2), en nuestros materiales hemos comprobado que la cantidad de ceras en hoja bandera fue mayor en el tratamiento de estrés que en el control regado para todos los genotipos estudiados. El aumento de ceras del estrés respecto al control fue de un 10% para el conjunto de los genotipos (Tabla 4.8.2).

En el control, los genotipos que tuvieron mayor cantidad de ceras fueron L31, L40, Plaisant, Albacete, Ruth, L47 y Reinette, que no diferían significativamente entre ellos. En un grupo intermedio se encontraban Viva, ND66 y Tipper. El grupo con cantidades de ceras significativamente más bajas estuvo formado por ND77 y ND75 (Figura 4.8.2 B).

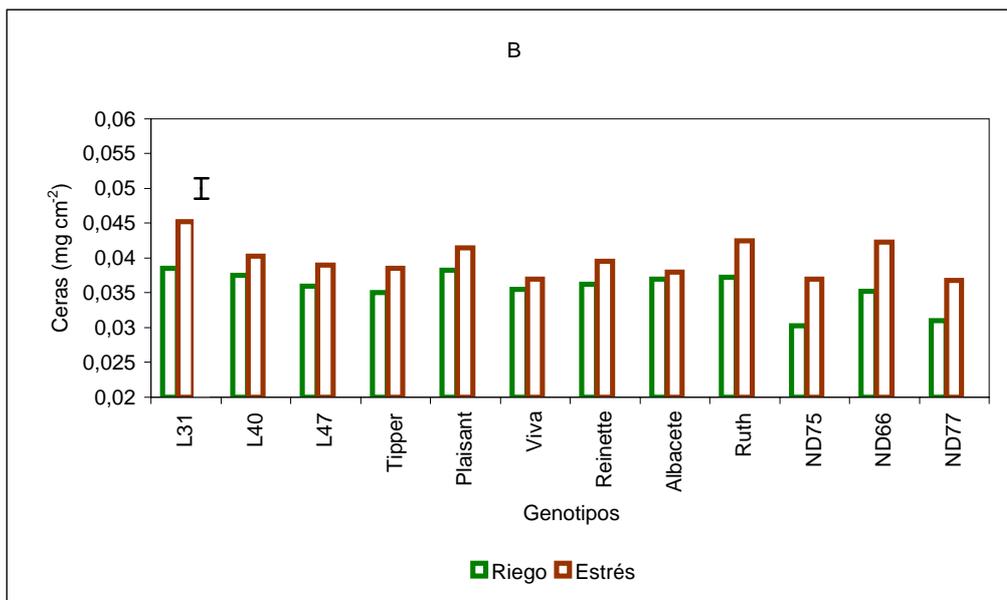
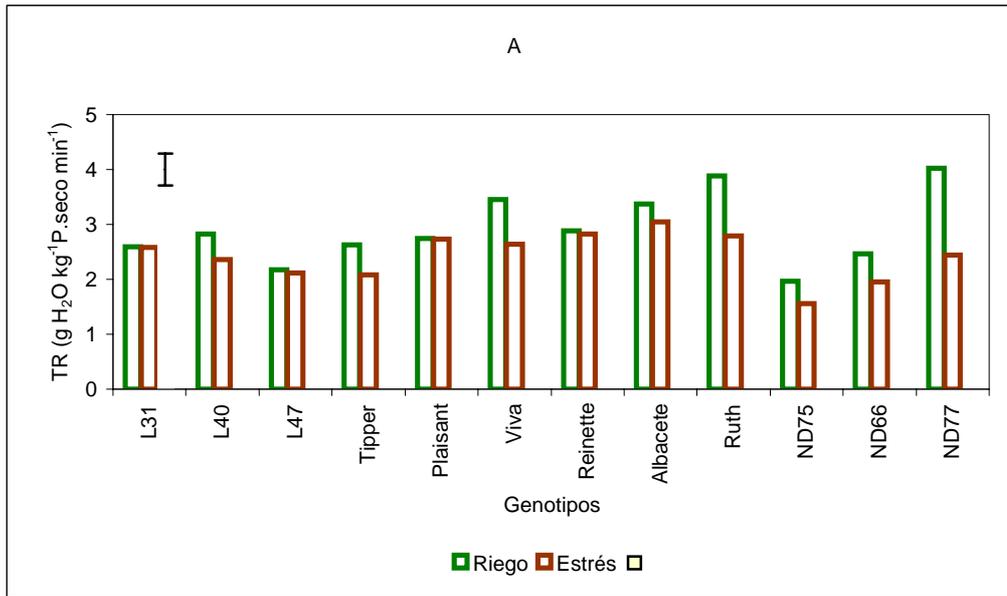


Figura 4.8.2.- Transpiración residual (TR) (A) y contenido en ceras (B) en hojas bandera de doce genotipos de cebada cultivados en refugio anti-lluvia en condiciones de riego y de estrés hídrico. La barra vertical representa el valor LSD correspondiente a la interacción genotipo por tratamiento para el nivel de significación del 5%.

En condiciones de estrés, L31 y Ruth tuvieron las concentraciones de ceras más altas; seguidas de ND66, Plaisant y L40 que no difirieron de Ruth de forma significativa. En un grupo intermedio se encontraban Reinette, L47 y Tipper. Los genotipos con cantidades de ceras más bajas fueron Albacete, Viva, ND75 y ND77.

La línea de mejora L31 fue el genotipo que tuvo mayor cantidad de ceras en riego y estrés, mientras que ND75 y ND77 tuvieron las cantidades de ceras más bajas tanto en el control regado como en el tratamiento de estrés.

De los datos aportados en la Tabla 4.8.2 se deduce que la variabilidad entre los genotipos estudiados en cuanto a la presencia de ceras en las hojas estuvo comprendida entre los  $0,030 \text{ mg cm}^{-2}$  de ND75 y  $0,039 \text{ mg cm}^{-2}$  de L31 en riego y en el tratamiento de estrés entre los  $0,037 \text{ mg cm}^{-2}$  de ND77, ND75, Albacete y Viva y los  $0,045 \text{ mg cm}^{-2}$  de L31.

Por otra parte, si calculamos la diferencia entre la cantidad de ceras presentes en las hojas del control y la cantidad de ceras de las hojas del tratamiento de estrés, se observa que las diferencias mayores en el contenido de ceras entre riego y estrés fueron de  $0,007 \text{ mg cm}^{-2}$  correspondientes a ND75, ND66 y L31. Las diferencias más bajas las presentaron las variedades Albacete y Viva con  $0,001 \text{ mg cm}^{-2}$  seguidas de Plaisant, Reinette, L47 y L40 con  $0,003 \text{ mg cm}^{-2}$ .

La correlación entre rendimiento en grano y cantidad de ceras epicuticulares fue positiva y no significativa en el control ( $r = 0,13$ ) y positiva y significativa en el tratamiento de estrés ( $r = 0,42$ ;  $p=0,01$ ). Esta asociación hace que la cantidad de ceras presentes en las hojas sea un carácter interesante en la selección de genotipos de cebada tolerantes a la sequía ya que mejoran la producción del cultivo en dichas condiciones.

### 4.8.2 DISCUSIÓN

#### 4.8.2.1 Transpiración residual área de la hoja y ceras

Para la comparación de genotipos es necesario tener en cuenta el ambiente en que se desarrolló el cultivo y el estado fenológico de las plantas en el momento de tomar las muestras ya que son dos factores que ejercen gran influencia sobre la transpiración residual, como se ha visto que ocurría en trigo (CLARKE Y RICHARDS, 1988).

Nosotros hemos observado que en los genotipos estudiados, en el mismo estado fenológico, para el contenido hídrico inicial y el área de la hoja el efecto del tratamiento por el genotipo no era significativo y por tanto las diferencias entre nuestros materiales en cuanto al contenido hídrico inicial y al área de la hoja fueron debidas únicamente a los genotipos. Sin embargo en la transpiración residual sí influyó el tratamiento ya que la interacción genotipo por tratamiento fue significativa. Por tanto, en las diferencias entre los materiales estudiados intervinieron el genotipo y el tratamiento de estrés hídrico.

La mayor transpiración residual obtenida en las hojas del control regado que en las hojas del tratamiento de estrés hídrico, pone de manifiesto la influencia que han ejercido las condiciones de crecimiento sobre la transpiración residual de nuestros materiales. Nuestros datos corroboran los obtenidos para trigo al estudiar el efecto del ambiente sobre la transpiración residual, que se encontró que la transpiración residual era más abundante en condiciones de buen suministro hídrico que en condiciones de sequía (CLARKE Y MCCAIG 1982 a). En este cultivo se han observado diferencias entre genotipos tanto en los valores de contenido hídrico inicial como en los de transpiración residual (HALEY Y COL.,1993). Sin embargo estos autores encontraron que la interacción genotipo por tratamiento también era significativa para el contenido hídrico inicial. Es posible que las condiciones ambientales menos extremas en las que se desarrollaron nuestros ensayos hasta la fecha del muestreo, hicieran que el tratamiento tuviera un efecto menor sobre el contenido hídrico inicial de los genotipos estudiados.

Es interesante conocer la relación entre área de la hoja y la transpiración residual de los cultivos especialmente cuando éstos se desarrollan en condiciones de estrés. HALEY Y COL. (1993), encontraron una correlación significativa entre transpiración residual y área de la

hoja en algunos genotipos de trigo pero no en otros. Nosotros hemos encontrado una correlación positiva y significativa al 10% entre área foliar y transpiración residual en el tratamiento de estrés pero no en el control, para el conjunto de los genotipos estudiados. Esta baja correlación confirma que no siempre mayor área foliar se corresponde con mayor tasa de pérdida de agua. Así, en nuestros materiales se observa que la línea ND75, que está en el grupo de genotipos con área foliar más alta, tenía la transpiración residual más baja de todos los genotipos estudiados, mientras que Albacete que también tiene el área foliar elevada, tiene transpiración residual alta. La baja correlación encontrada entre área de la hoja y transpiración residual parece indicar que otros factores como las ceras pueden interferir en la manifestación de éste carácter.

También hemos observado diferencias entre genotipos en cuanto a la presencia de ceras en las hojas tanto en riego como en estrés. En nuestras condiciones la cantidad de ceras presentes en hojas bandera de cebada fue el 10% más alta en condiciones de estrés hídrico que en riego para el conjunto de los genotipos estudiados. La diferencia en la cantidad de ceras entre el control y el tratamiento varió mucho entre genotipos. Esta variación estuvo comprendida entre el 3% de Albacete y Viva y el 19% de ND75. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia del tratamiento de estrés en la producción de ceras, lo que explica que la interacción genotipo por tratamiento fuera muy significativa ( $p=0,001$ ). Coincidiendo con estos resultados NIZAM Y MARSHALL (1988), observaron en trigo que un tratamiento de estrés hídrico es capaz de incrementar la densidad superficial de las ceras epicuticulares. Así mismo JEFFERSON ha descrito en 1994 como un grupo de gramíneas silvestres incrementaron su contenido en ceras epicuticulares en los años secos en comparación con las encontradas en los años húmedos.

Probablemente, el efecto beneficioso de la presencia de este tipo de ceras en las hojas de cebada se deba a que aumenta la reflectancia de la luz en las plantas que las poseen, reducen la temperatura de la hoja y aumenta la eficiencia en el uso del agua, como se ha demostrado para cultivos como el trigo (RICHARDS Y COL., 1986).

#### **4.8.2.2 Relación entre transpiración residual y ceras epicuticulares**

El comportamiento de los genotipos respecto a la transpiración residual y ceras variaba de unos genotipos a otros, no encontrando una correlación significativa entre ambos caracteres en riego ni en estrés para el conjunto de los genotipos estudiados. HALEY Y COL. (1993) tampoco encontraron correlación entre transpiración residual y ceras en trigo, lo que achacaron a las bajas cantidades de ceras presentes en sus materiales. La ausencia de ceras hace que aumente la temperatura de las hojas con lo que puede aumentar la diferencia en la presión de vapor entre la hoja y la atmósfera y consecuentemente aumenta la transpiración cuticular, lo que explica la baja correlación encontrada entre transpiración residual y ceras en trigo (MERAH Y COL., 2000). En nuestros resultados pudo ser debido al comportamiento tan distinto que muestran los materiales estudiados respecto a estos dos caracteres. Si consideramos algunos genotipos por separado, se puede apreciar la influencia de las ceras en la transpiración residual al observar su comportamiento en riego y estrés para los dos caracteres.

Como hemos comentado anteriormente, las diferencias más importantes en cuanto a transpiración residual entre control y tratamiento se observaron en la línea de mejora ND77 y en la variedad Ruth que tuvieron transpiraciones residuales 39% y 28% mayores en el control que en el tratamiento de estrés. En este comportamiento ha podido influir la presencia de ceras en la hoja. En este sentido se puede observar que la diferencia en la cantidad de ceras entre control y tratamiento también fueron de las más importantes para estos genotipos ya que la cantidad de ceras presentes en el tratamiento fue un 16% y 14% mayor que en el control para ND77 y Ruth respectivamente. En Albacete, que la diferencia en transpiración residual entre el control y el tratamiento fue menor, 10% mayor en riego que en estrés, la diferencia en la cantidad de ceras fue también la más baja, 3%. Estos resultados parecen indicar que, en estos genotipos, la presencia de ceras influyó en la tasa de pérdida de agua especialmente en condiciones de estrés ya que es cuando la presencia de ceras en las hojas aumenta. Estos datos están de acuerdo con los obtenidos para trigo comprobando que el aumento de ceras epicuticulares en las hojas estaba asociada con mayor reducción en la transpiración residual (CLARKE Y RICHARDS, 1988; CLARKE Y COL., 1989).

En la línea de mejora L31 no ocurrió lo mismo. La transpiración residual de este genotipo fue prácticamente igual en control que en tratamiento mientras que la presencia de

ceras fue mayor que en los otros genotipos estudiados tanto en el control como en el tratamiento de estrés. Una posible explicación de estos resultados sería la existencia de un valor máximo para las ceras que pudiera ser alcanzado antes de tener efecto sobre la transpiración residual de las hojas en este material. Este efecto se ha observado en otros cultivos como el sorgo (JORDAN Y COL, 1984) y el trigo (HALEY Y COL., 1993).

### **4.8.2.3 Relación de la transpiración residual y el contenido en ceras epicuticulares con el rendimiento.**

Teniendo en cuenta los datos que hemos obtenido, la correlación entre rendimiento y transpiración residual fue negativa y no significativa en el control y negativa y significativa al 5% en el tratamiento de estrés. Estos resultados ponen de manifiesto la ventaja que supone para el rendimiento utilizar genotipos con transpiración residual baja en condiciones de estrés hídrico. Estos resultados son importantes ya que una transpiración residual baja no supone un coste metabólico adicional en condiciones de sequía (CLARKE Y TOWNLEY-SMITH, 1986). Por tanto la presencia de este carácter en variedades comerciales aumentará el rendimiento potencial en ambientes secos y no limitará el rendimiento potencial en ambientes favorables.

Entre la cantidad de ceras y el rendimiento hemos encontrado una correlación positiva y no significativa en el control y positiva y significativa al 1% en el tratamiento de estrés. Nuestros resultados están de acuerdo con los de CLARKE Y RICHARDS (1988) que observaron que la mayor cantidad de ceras estaba asociada con una mayor reducción en transpiración residual y las líneas con menos ceras con una reducción menor. En nuestros resultados ocurrió esto en la línea de mejora ND77 y en la variedad Plaisant de forma más clara que en los demás genotipos. Plaisant tuvo cantidades de ceras muy similares en control y tratamiento y la tasa de transpiración fue similar en control y tratamiento mientras que ND77 tuvo mayor cantidad de ceras en el tratamiento que en el control y la transpiración residual fue menor en el tratamiento que en el control. La diferencia en rendimiento entre control y tratamiento fue mayor en Plaisant (122 g) que en ND77 (40 g) como se puede deducir de los datos de la Tabla 4.8.2.

El efecto positivo de la presencia de ceras y la transpiración residual baja sobre el rendimiento se ha observado también en trigo duro (CLARKE Y COL., 1989; MERAH Y COL.,

2000). Estos autores apuntaron también los problemas que pueden presentarse al relacionar un carácter fisiológico específico con el rendimiento, ya que el efecto de algunos de estos caracteres puede enmascarar la expresión del otro carácter como hemos visto que ocurre con la transpiración residual y la cantidad de ceras presentes en las hojas.

### ***Conclusiones***

1. En las hojas bandera de los genotipos ensayados, el contenido hídrico inicial, área de la hoja y la transpiración residual resultaron significativamente más altas en el control regado que en el tratamiento de estrés hídrico.
2. Por el contrario el contenido en ceras epicuticulares fue más elevado en las hojas de las plantas sometidas a estrés hídrico que en las del control adecuadamente hidratado.
3. El área de las hojas en condiciones de estrés hídrico se asocia de forma positiva con el contenido hídrico inicial, sin embargo la correlación lineal correspondiente no llegó al nivel de significación del 5%.
4. La transpiración residual se correlacionó de forma significativa ( $p=0,05$ ), y negativa con el rendimiento, ambos parámetros medidos en condiciones de estrés.
5. Los genotipos ND75, ND66 y Tipper presentaron los valores de transpiración residual más bajos en condiciones de estrés hídrico, por lo que desde el punto de vista de este carácter se pueden considerar los más tolerantes a la sequía entre los materiales estudiados.
6. Se encontró una correlación lineal significativa ( $p=0,01$ ) y positiva entre el contenido en ceras epicuticulares y el rendimiento en grano en condiciones de estrés hídrico.
7. Los genotipos: L31, Ruth, ND66, Plaisant y L40 fueron, al presentar el contenido en ceras más alto en condiciones de estrés hídrico, los más tolerantes a la sequía desde el punto de vista de la posesión de este carácter.
8. No encontramos una correlación significativa entre el contenido en ceras epicuticulares en las hojas y la transpiración residual para el conjunto de los genotipos estudiados. Sin embargo, en algunos genotipos como Ruth y ND77 sí se apreció un efecto de las ceras sobre la transpiración residual ya que las mayores diferencias encontradas entre la cantidad de ceras presentes en las hojas entre el control y el tratamiento de estos genotipos se tradujo en mayores diferencias en la transpiración residual.

## **4.9 ESTABILIDAD DE MEMBRANA**

### **4.9.1 RESULTADOS**

La estabilidad de las membranas celulares se puede utilizar como medida de la tolerancia de las plantas al calor y a la sequía utilizando temperaturas elevadas o Polietilén glicol (PEG) como agente desecante, realizando los test correspondientes.

#### **4.9.1.1 Test de tolerancia al calor**

Para ver la tolerancia al calor de la cebada, se sometieron distintos materiales de este cultivo a seis tratamientos de temperatura, observando la respuesta de cada genotipo a dichos tratamientos, con el fin de conocer la temperatura idónea para la separación de genotipos.

Como se detalla en material y métodos, el daño producido en las hojas se evaluó midiendo la conductividad eléctrica para determinar la termoestabilidad de cada genotipo.

En la Figura 4.9.1 se representa el daño producido por los distintos tratamientos de temperatura en las membranas celulares de hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo el año 1990. En esta figura se observa que la relación entre el daño producido en porciones de hoja de cebada y el tratamiento de temperatura que indujo ese daño fue de tipo sigmoidal y las diferencias entre genotipos fueron distintas según el tratamiento utilizado. Para una temperatura de 35 °C las diferencias entre genotipos fueron mínimas, aumentando esas diferencias al someter el material vegetal a 45 y 50 °C. Cuando se aplicaron tratamientos de 51 y 53 °C se observaron las mayores diferencias entre genotipos. Para 55°C los daños producidos en las membranas celulares de la hoja fueron los más elevados, sin embargo las diferencias entre genotipos fueron mínimas para la mayoría de los genotipos estudiados.

Puesto que el efecto del tratamiento fue muy significativo, se estudió el efecto de cada tratamiento (Tabla 8.4.9.1) sobre los catorce genotipos estudiados con el fin de conocer cual producía una separación mejor entre nuestros materiales. En la Tabla 4.9.1 se presentan los valores medios del daño producido por los distintos tratamientos de estrés por temperaturas

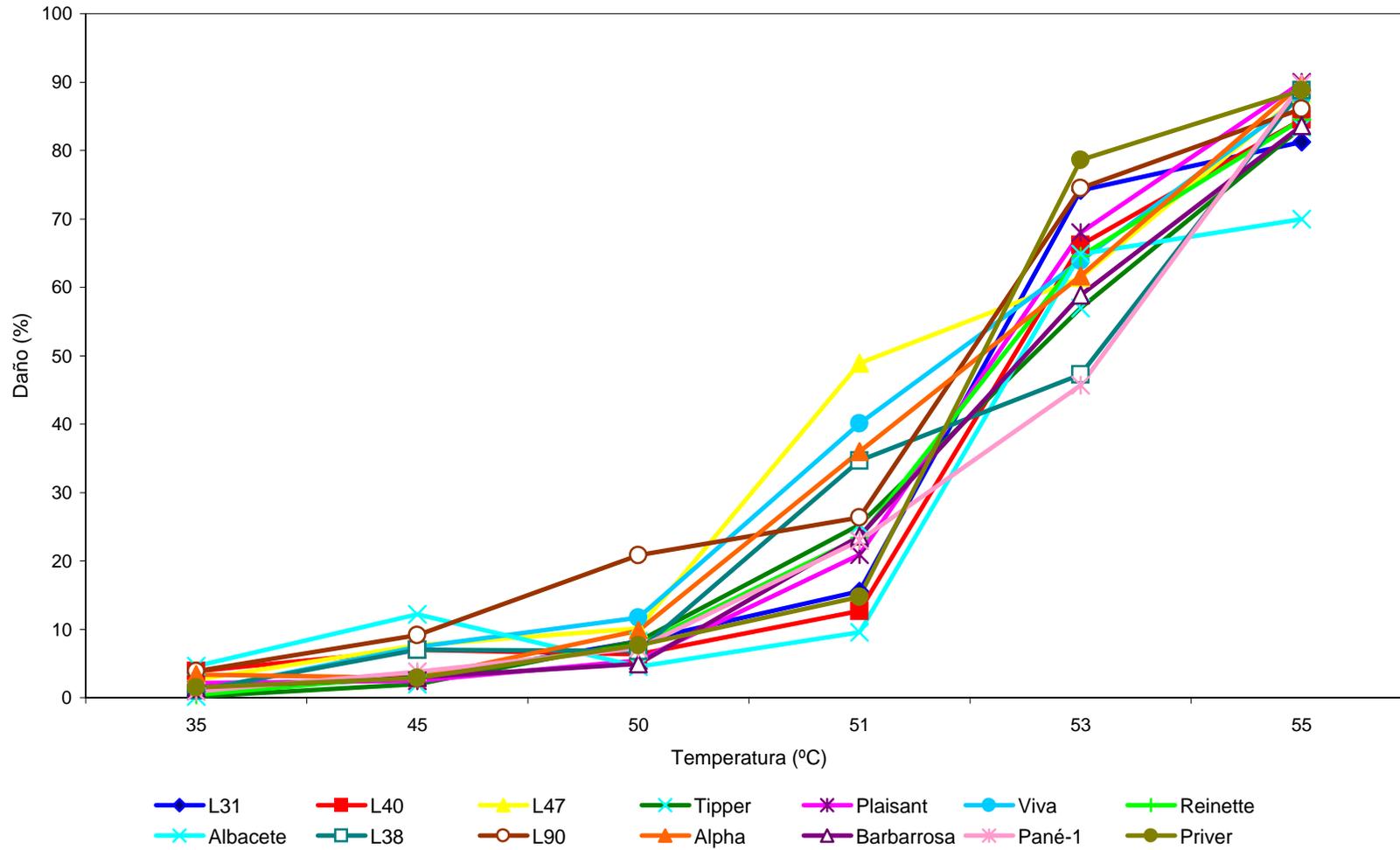


Figura 4.9.1.- Daño producido por distintos tratamientos de temperatura en las membranas celulares de hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo.

**Tabla 4.9.1.-Valores medios del daño producido por seis tratamientos de temperatura en hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo el año 1990.**

	35°C	45°C	50°C	51°C	53°C	55°C
Genotipo*	Daño (%)	Daño (%)	Daño (%)	Daño (%)	Daño (%)	Daño (%)
L31	1,54 abcd	2,69 def	8,24 bcd	15,56 efg	74,17 ab	81,25 a
L40	3,87 ab	7,03 bcde	6,31 cd	12,67 fg	66,14 abc	84,55 a
L47	2,75 abcd	7,67 bc	10,13 bc	48,91 a	61,38 bcd	88,33 a
Tipper	0,13 d	1,96 f	8,22 bcd	25,27 cdef	56,93 cde	83,41 a
Plaisant	2,17 abcd	2,46 ef	5,44 d	20,93 efg	68,01 abc	89,97 a
Viva	0,98 bcd	7,37 bcd	11,72 b	40,05 ab	63,88 abc	87,75 a
Reinette	0,44 cd	3,27 cdef	7,68 bcd	23,41 cdef	64,52 abc	84,56 a
Albacete	4,59 a	12,14 a	4,55 d	9,52 g	64,83 abc	69,96 b
L38	1,07 abcd	6,99 bcde	6,85 cd	34,66 bcd	47,26 de	88,82 a
L90	3,83 abc	9,14 ab	20,81 a	26,35 cde	74,50 ab	86,11 a
Alpha	3,38 abcd	2,90 def	9,79 bc	35,95 bc	61,66 bcd	89,72 a
Barbarrosa	1,36 abcd	2,93 def	4,97 d	23,61 cdef	58,85 bcde	83,64 a
Pané-1	0,90 abcd	3,81 cdef	7,22 cd	22,97 def	45,72 e	89,70 a
Priver	1,52 abcd	2,90 def	7,64 cd	14,71 efg	78,64 a	88,82 a
Medias	2,03	5,23	8,54	25,33	63,32	85,47

\*Dentro de cada columna los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de probabilidad del 5% según el test de Duncan

elevadas para evaluar el comportamiento de los genotipos en cada tratamiento de temperatura por separado. En dicha tabla se observa que el daño inducido por los tratamientos de temperatura comprendidos entre 35, 45 y 50 °C fue muy bajo, con medias de 2,03, 5,23 y 8,54% respectivamente. Las diferencias entre genotipos fueron aumentando al aumentar la temperatura aplicada. Para el tratamiento de 55°C el daño inducido fue muy alto, 85,47% de media, pero las diferencias entre genotipos fueron mínimas, apreciándose diferencias significativas sólo para la variedad Albacete. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.9.1

De los datos obtenidos podemos deducir que los tratamientos de temperatura más indicados para conseguir una buena separación entre genotipos fueron los de 51 y 53°C (Figura 4.9.1 y Tabla 4.9.1). A 51°C el daño medio alcanzado para el conjunto de los genotipos fue notablemente más bajo (25,33 %) que para 53°C (63,32 %). Este último tratamiento produjo un daño demasiado elevado en algunos genotipos como Priver, 78,64%, por lo que consideramos el tratamiento de 51 °C el más adecuado para la separación de genotipos en nuestras condiciones.

La línea de mejora L47 sufrió el mayor porcentaje de daño, seguida de Viva de la que no difería de forma significativa. Estos dos genotipos sufrieron un daño superior al 40%. En un grupo intermedio, entre el 20 y el 40%, se encontraban Alpha, L38, L90, Tipper, Barbarrosa, Reinette, Pané-1y Plaisant. Con los valores de daño más bajos, menores del 20% se encontraban L31, Priver, L40 y Albacete.

Teniendo en cuenta el daño inducido por el tratamiento de 51°C, podemos decir que los genotipos L47 y Albacete presentaron los valores extremos entre los genotipos estudiados, con un 48,91 y un 9,52% de daño respectivamente, es decir, la línea de mejora L47 tenía las membranas celulares más termolábiles y la variedad Albacete es la que presentó mayor termoestabilidad de las membranas de todos los genotipos estudiados.

### **4.9.1.2 Test de tolerancia a la sequía.**

En la Figura 4.9.2 se muestra el daño sufrido por los distintos genotipos incluidos en el experimento al someterlos a un proceso de deshidratación producida por tres tratamientos de PEG-6000 al 30, 40 y 50% (p/v). En dicha figura se observa que para todos los genotipos estudiados el daño ocasionado fue mayor al aumentar la concentración del agente desecante (excepto para la variedad Plaisant que para el tratamiento del 50% se mantuvo prácticamente al mismo nivel que para el tratamiento del 40%). Este aumento fue prácticamente lineal, dándose una mejor separación entre genotipos para la concentración de PEG más alta, 50%.

En la Tabla 4.9.2 se presentan los valores medios del daño inducido por los distintos tratamientos de estrés utilizando tres concentraciones de PEG para evaluar el comportamiento de los genotipos en cada tratamiento por separado. En esta tabla se presentan los valores medios del daño producido por cada uno de los tratamientos de PEG en los catorce genotipos estudiados. En primer lugar se observa que en los tratamientos de PEG el daño medio inducido en las membranas celulares de los distintos genotipos para los tratamientos de 30, 40 y 50% de PEG fue del 5,71, 14,89 y 22,79% respectivamente. Estos daños fueron más bajos que los inducidos por los tratamientos de las temperaturas más elevadas de 51, 53 y 55 °C (Figura 4.9.1 y Tabla 4.9.1).

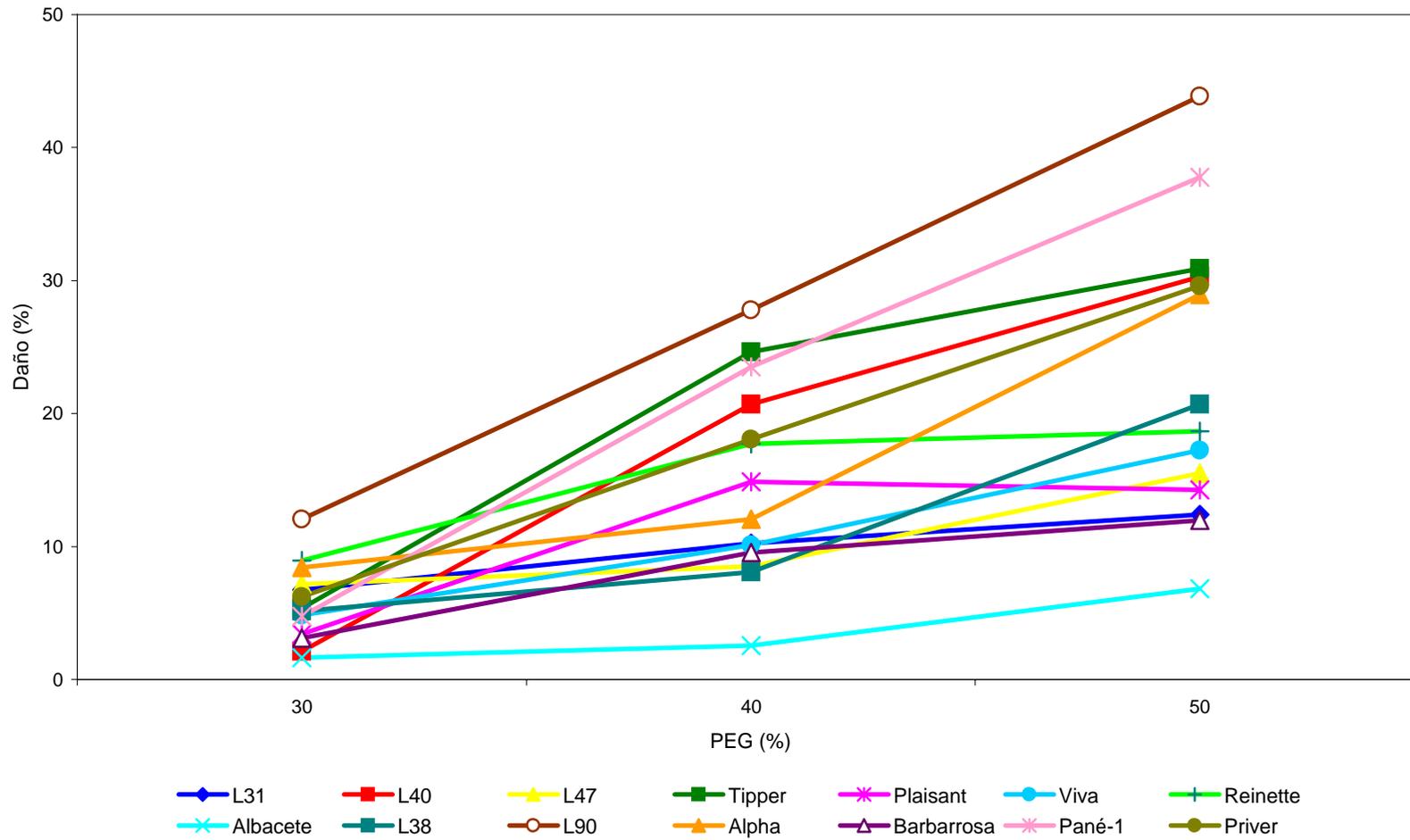


Figura 4.9.2.- Daño producido por distintos tratamientos con Polietilén glicol-6000 (PEG) en las membranas celulares de hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo.

**Tabla 4.9.2.-Valores medios del daño producido por tres tratamientos con Polietilén glicol-6000 al 30, 40 y 50% (p/v) en hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo el año 1990.**

	30%	40%	50%
Genotipo*	Daño (%)	Daño (%)	Daño (%)
L31	6,72 abc	10,23 cde	12,40 de
L40	2,25 c	20,75 abc	30,25 abcd
L47	7,18 abc	8,50 de	15,53 cde
Tipper	5,34 bc	24,63 ab	30,98 abc
Plaisant	3,42 bc	14,88 bcd	14,28 cde
Viva	4,84 bc	10,12 cde	17,26 cde
Reinette	8,95 ab	17,71 abcd	18,68 cde
Albacete	1,64 c	2,57 e	6,81 e
L38	5,16 bc	8,10 de	20,69 bcde
L90	12,0 a	27,75 a	43,75 a
Alpha	8,43 ab	12,05 cde	28,94 abcd
Barbarrosa	3,11 bc	9,57 cde	11,98 de
Pané-1	4,75 bc	23,51 ab	37,78 ab
Priver	6,21 abc	18,08 abcd	29,59 abcd
Medias	5,71	14,89	22,79

\*Dentro de cada columna los genotipos seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes al nivel de probabilidad del 5% según el test de Duncan.

La separación mejor entre genotipos tuvo lugar para concentraciones del 50% de PEG, ya que las diferencias entre genotipos fueron más importantes y el daño producido en el material vegetal fue el más cercano al producido por el tratamiento de 51°C, por lo que consideramos este tratamiento para la separación de genotipos. El resultado del análisis de varianza se muestra en la Tabla 8.4.9.2

Los genotipos con un porcentaje de daño más alto fueron L90, que era mayor del 40%. en un grupo intermedio se encontraban Pané-1, Tipper, L40, Priver, Alpha y L38, con un porcentaje de daño comprendido entre el 20 y el 40%. El grupo con valores de daño menores del 20% lo formaban Reinette, Viva, L47 y Plaisant junto con L31, Barbarrosa y Albacete que mostraron los valores de daño más bajos. Los valores extremos de daño inducido en los distintos genotipos por este tratamiento fueron del 43,75% para L90 y del 6,81% para Albacete (Tabla 4.9.2).

No hemos encontrado una correlación significativa entre el daño producido por temperatura y el daño producido por el PEG, sin embargo algunos genotipos han mostrado un comportamiento similar en ambos tratamientos como Alpha, que está entre los genotipos que han sufrido un porcentaje de daño más alto a 51°C y al 50% de PEG. Plaisant, L31 y Albacete están entre los genotipos con porcentajes de daño más bajos para los dos tratamientos.



#### **4.9.2 DISCUSIÓN**

En los materiales de cebada utilizados para estudiar la estabilidad de la membrana celular como medida de tolerancia al calor y a la sequía, se ha observado un efecto del genotipo muy importante para los tratamientos que producían diferencias entre genotipos ( $p=0,001$ ), lo que indica que existe variabilidad para este carácter entre los genotipos estudiados y por tanto se puede utilizar como criterio de selección en programas de mejora.

La variabilidad genética para la estabilidad de membrana se ha puesto de manifiesto en otros cultivos como en soja (MARTINEAU Y COL., 1979 b), en trigo (BLUM Y EBERCON, 1981; PREMACHANDRA Y SHIMADA 1987 y 1988; CHANDRASEKAR Y COL., 2000) y en caupí (ISMAIL Y HALL, 1999).

De los seis tratamientos de temperatura utilizados para el test de tolerancia al calor se deduce que, en nuestros materiales, el tratamiento de 51°C fue el que proporcionó mejor separación entre genotipos ya que causó un rango de daño comprendido entre un 48,91% en la línea de mejora L47 y el 9,52% en la variedad Albacete. Esta temperatura fue más elevada que la requerida para conseguir una buena separación entre genotipos en otros cultivos como en soja que se alcanzó a 48,5°C (MARTINEAU Y COL., 1979 a) y en trigo se obtuvo la mejor separación entre genotipos a 44°C y 40°C (BLUM Y EBERCON, 1981; CHANDRASEKAR Y COL., 2000). Posiblemente la mayor temperaturas requerida por nuestros materiales se debió a que son más tolerantes al calor ya que la cebada, generalmente, se adapta mejor a condiciones de estrés y por tanto necesita temperaturas más altas para producir un daño similar al del trigo.

En el test de tolerancia a la sequía fue el tratamiento de PEG al 50% el que dio lugar a una separación mejor entre los genotipos estudiados. El daño inducido por este tratamiento varió entre el 43,75% de L90 y el 6,81% de Albacete. En trigo la concentración de PEG requerida fue del 40% (BLUM Y EBERCON, 1981). La mayor concentración del agente desecante requerida por nuestros materiales puede ser debida a la mayor adaptación de la cebada a la sequía, como ocurría para el test de tolerancia al calor.

Llama la atención el comportamiento de la variedad Albacete que tanto para el

tratamiento de 51°C como para el de 50% de PEG presentó el menor porcentaje de daño inducido por estos tratamientos. Es posible que ese daño tan bajo estuviese influenciado por las condiciones ambientales que tuvieron lugar en el momento de tomar las muestras. Esta variedad es más tardía, por tanto alcanzó el estado de hoja bandera, establecido para tomar las muestras, más tarde que los demás genotipos, el 28 de abril. En esta fecha las temperaturas eran más altas, lo que pudo afectar a las plantas produciéndose un fenómeno de ajuste de la membrana celular al estrés. Algunos autores han observado un efecto parecido ya que el someter las plantas a un tratamiento previo de estrés por temperatura o sequía afectaba a la estabilidad de las membranas celulares (BLUM Y EBERCON, 1981)

Aunque hay una correspondencia en algunos genotipos como Alpha, Plaisant, L31 o Albacete, no se ha encontrado una correlación significativa entre el test de tolerancia al calor y el test de tolerancia a la sequía para el conjunto de los genotipos estudiados. Esto hace que, a pesar de ser más rápido y más barato, el test de tolerancia al calor, no pueda utilizarse también para estimar la tolerancia a sequía en cebada. En trigo tampoco se encontró correlación entre los resultados de los dos tests (BLUM Y EBERCON, 1981).

De los datos obtenidos podemos concluir que esta técnica permite la separación de genotipos de cebada, pero no se puede utilizar como criterio único en la selección de genotipos de cebada tolerantes a sequía ya que es muy sensible a las condiciones ambientales y al estado de desarrollo de la planta como se ha demostrado en cultivos como el trigo (PREMACHANDRA Y SHIMADA 1988; BLUM Y EBERCON, 1981 Y SHANAHAN Y COL. 1990). Es posible que en plantas crecidas en condiciones controladas y con tiempos de incubación más largos los resultados de los test de estabilidad de membrana sean más concluyentes como se han observado para caupí (ISMAIL Y HALL, 1999). En este cultivo se ha comprobado que la liberación de electrolitos de las líneas más tolerantes al calor en el estado reproductivo era más lenta que la de las líneas susceptibles al calor y además, las líneas tolerantes tenían rendimientos más altos que las susceptibles. En esta línea están los resultados obtenidos por CHANDRASEKAR Y COL.(2000) ya que los trigos con mejor comportamiento en cuanto al test de estabilidad de membrana se adaptaban mejor a condiciones adversas.

### *Conclusiones*

1. La temperatura de 51° C parece la más adecuada entre las ensayadas para determinar la sensibilidad de la cebada al estrés por alta temperatura.
2. Se pudo comprobar la existencia de variabilidad entre los genotipos estudiados en la respuesta al estrés por alta temperatura. L47 resultó ser el genotipo más sensible con un 48,91% de daño, mientras que Albacete fue el más resistente mostrando sólo un 9,52 % de daño.
3. La solución de concentración de PEG-6000 del 50% (p/v) resultó ser la más eficaz para separar los genotipos en estudio por su sensibilidad al estrés osmótico.
4. Se encontró una amplia variabilidad entre los materiales ensayados en su respuesta al choque osmótico. Se situaron en las posiciones extremas los genotipos L90 y Albacete con 43,75 y 6,81% de daño respectivamente.
5. No se encontró asociación entre resistencia a alta temperatura y a estrés osmótico. Sin embargo en ambas pruebas los genotipos Plaisant, L31 y Albacete se encuentran entre los que sufrieron menos daño. Por el contrario la variedad Alpha se mostró especialmente sensible en ambas pruebas.

## *5. CONCLUSIONES GENERALES*



1. Los genotipos más precoces no sólo alcanzan antes el estado de maduración sino que además tienen un periodo de llenado del grano más largo. Estos resultados indican que los genotipos más precoces tienen un desarrollo fenológico más rápido que les permite aprovechar el agua disponible en el suelo antes de que escasee y antes de que las temperaturas sean demasiado elevadas. Este comportamiento hace que los rendimientos en grano sean mayores para dichos genotipos.
2. La altura de la planta y peso de la paja son mayores en riego que en estrés, aunque esas diferencias no siempre son significativas. Esta escasa diferencia se debe al avanzado estado de crecimiento de las plantas cuando se inició el tratamiento de estrés que hizo que la falta de agua afectara menos a estos caracteres. Lo mismo ocurre con los componentes del rendimiento: número de espigas por metro cuadrado y número de granos por espiga. Estos dos caracteres ya estaban determinados cuando el tratamiento de estrés fue intenso, lo que explica que su influencia sobre el rendimiento en condiciones de estrés sea menor que la del peso de mil granos. Este componente del rendimiento y el índice de cosecha presentan la correlación más alta con el rendimiento en condiciones de estrés.
3. La reducción en el rendimiento del grano en condiciones de estrés respecto al control es importante, del 41% para el bienio 1991-92 y del 30% para el cuatrienio 1993-96, exhibiendo más variabilidad los genotipos estudiados en condiciones de estrés que en condiciones de riego. Los caracteres fenológicos y agronómicos que más influyen en la mejora del rendimiento en condiciones de estrés son: la precocidad, duración del llenado del grano, el peso de mil granos y el índice de cosecha. Por tanto estos son los caracteres más interesantes a tener en cuenta en un programa de selección para mejorar el rendimiento en condiciones de sequía en cebada.
4. El contenido hídrico relativo de las plantas al final del ciclo del cultivo es un criterio de selección muy útil en programas de mejora de cebada para tolerancia a la sequía, ya que es fácil de medir y está estrechamente relacionado con el rendimiento en condiciones de estrés

hídrico terminal. El potencial hídrico también está relacionado con el rendimiento, pero su medida es más laboriosa y cara.

5. El ajuste osmótico es un carácter fisiológico de gran interés en la mejora de cebada para tolerancia a la sequía pues contribuye a mantener la turgencia de las células al disminuir el potencial hídrico. Esto permite a las plantas que poseen este carácter mejorar el rendimiento cuando están sometidas a estrés hídrico terminal como se deduce de la alta correlación que hemos encontrado entre ajuste osmótico y rendimiento en condiciones de estrés.
6. El estrés hídrico limita la actividad fotosintética, la conductancia estomática y la concentración de CO<sub>2</sub> interno y contribuye a mejorar la eficiencia en el uso del agua de los genotipos de cebada estudiados.
7. La fotosíntesis y conductancia estomática están relacionadas de forma significativa con los parámetros indicativos del estado hídrico de la planta: potencial hídrico, potencial osmótico y contenido hídrico relativo, especialmente en condiciones de estrés. En estas condiciones, la correlación con el potencial de turgencia y el ajuste osmótico también es positiva y significativa, lo que indica que el ajuste osmótico favorece la turgencia de las células al aumentar el estrés hídrico. Esto permite que las células mantengan sus funciones metabólicas en dichas condiciones y, consecuentemente, que se vea favorecida la actividad fotosintética de los genotipos con mayor capacidad de ajuste osmótico.
8. La correlación significativa encontrada entre fotosíntesis y rendimiento en condiciones de estrés hídrico parece indicar que la mayor turgencia de las células le permite a las plantas mantener la actividad fotosintética en condiciones de estrés. Esto hace que la planta disponga de más fotoasimilados durante el llenado del grano y consecuentemente obtener rendimientos en grano más altos en condiciones de estrés hídrico terminal.
9. El contenido en clorofilas está relacionado de forma significativa con el potencial hídrico, potencial osmótico, potencial de turgencia y contenido hídrico relativo en condiciones de estrés. Estos resultados junto con la correlación encontrada entre la actividad fotosintética y el

contenido en clorofilas indican que una mayor cantidad de clorofilas en los genotipos tolerantes a la sequía está asociada con la actividad fotosintética en condiciones de estrés.

10. La variabilidad observada entre los genotipos estudiados para la translocación de fotoasimilados al grano en condiciones simuladas de sequía es importante, por lo que estimamos que se puede utilizar este carácter como criterio de selección en programas de mejora para tolerancia al estrés hídrico propio de final del ciclo del cultivo.
11. Tasas de transpiración residual bajas y la presencia de ceras en las hojas de cebada son deseables en condiciones de sequía, como se deduce de la correlación encontradas entre estos dos caracteres y el rendimiento. La correlación es significativa y negativa entre rendimiento y transpiración residual y positiva y significativa entre cantidad de ceras epicuticulares de las hojas y rendimiento en condiciones de estrés. Por tanto, la presencia de estos caracteres está asociada a la tolerancia a la sequía de los genotipos que los poseen.
12. De los caracteres estudiados, los que más han influido en la mejora del rendimiento del grano en condiciones de déficit hídrico han sido, por una parte, la precocidad, la duración del llenado del grano y el peso de mil granos, y por otra el ajuste osmótico y la actividad fotosintética de las plantas en dichas condiciones. Estos resultados parecen indicar que el ajuste osmótico permite mantener la actividad fotosintética al ir aumentando el estrés durante el llenado del grano, lo que contribuye a que el peso unitario de las semillas sea mayor y consecuentemente el rendimiento en grano sea más alto en dichas condiciones. Entre los genotipos estudiados, la línea de mejora L40 es la que posee de forma más clara todos estos caracteres.

## *6. BIBLIOGRAFÍA*



ACEVEDO, E. (1987). Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water-limited Mediterranean environments. En: Srivastava, J.P., Porceddu, E., Acevedo, E. y Varma, S. (eds.) Drought Tolerance in Winter Cereals, 303-320.

ACEVEDO, E. (1989). Improvement of winter cereal crops in Mediterranean environments. Use of yield, morphological and physiological traits. En: Acevedo, E., Conesa, A.P., Monneveux, P. y Srivastva, J.P. (eds.) Physiology-Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments, 273-305.

ACEVEDO, E. Y CECCARELLI, S. (1989). Role of the physiologist-breeder in a breeding program for drought resistance conditions. En: Baker, F.W.G. (ed.) Drought resistance in cereals, 117-138.

ACEVEDO, E., CRAUFURD, P.Q., AUSTIN, R.B. Y PÉREZ-MARCO, P. (1991). Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *Journal of Agricultural Science*, 116: 23-36.

ACEVEDO, E., PÉREZ-MARCO, P. Y VAN OOSTEROM, E. (1988). Physiology of yield of wheat and barley in stressed rainfed Mediterranean environments. *Proceedings of the International Congress of Plant Physiology, New Delhi, India*, 117-126.

ACKERSON, R.C., KRIEG, D.R. Y SUNG, F.J. (1980). Leaf conductance and osmoregulation of field-grown sorghum genotypes. *Crop Sci.*, 20: 10-14.

ALAOUI, A.CH., SIMMONS, S.R. Y CROOKSTON, R.K. (1992). Allocation of photoassimilate by main shoots and nonsurviving tillers in barley. *Crop Sci.*, 32: 1233-1237.

ALI, M., JENSEN, C.R., MOGENSEN, V.O., ANDERSEN, M.N. Y HENSON, I.E. (1999). Root signalling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat. *Field Crops Research*, 62: 35-52

AMIN, M.R. Y THOMAS, H. (1996). Growth and water relations of diverse populations of *Lolium perenne* exposed to drought in field, glasshouse and controlled environment. *Journal of Agricultural Science*, 126: 15-23.

ANNICCHIARICO, P. Y PECETTI, L. (1995). Morpho-physiological traits to complement grain yield selection under semi-arid Mediterranean conditions in each of the durum wheat types *mediterraneum typicum* and *syriacum*. *Euphytica*, 86: 191-198.

ANUARIO DE ESTADÍSTICA AGRARIA (1997). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

ARAUS, J.L. Y TAPIA, L. (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.

AUSTIN, R.B., MORGAN, C.L., FORD, M.A. Y BLACKWELL, R.D. (1980). Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany*, 45: 309-319.

BAKER, J.R. Y GEBEYEHOU, G. (1982). Comparative growth analysis of two spring wheats and one spring barley. *Crop Sci.*, 22: 1225-1229.

BARTELS, D. Y NELSON, D. (1994). Approaches to improve stress tolerance using molecular genetics. *Plant, Cell and Environment*, 17: 659-667.

BASNAYAKE, J., COOPER, M., HENZELL, R.G. Y LUDLOW, M.M. (1996). Influence of rate of development of water deficit on the expression of maximum osmotic adjustment and desiccation tolerance in three grain sorghum lines. *Field Crops Research*, 49: 65-76.

BENBELKACEM, A. (1996). Adaptation of cereal cultivars to extreme agroecologic environments of North Africa. *Field Crops Research*, 45: 49-55.

BENNETT, J.M., SINCLAIR, T.R., MUCHOW, R.C. Y COSTELLO, S.R. (1987). Dependence of stomatal conductance on leaf water potential, turgor potential, and relative water content in field-grown soybean and maize. *Crop Sci.*, 27: 984-990.

BEWLEY, J.D. (1979). Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 30: 195-238.

BINDRABAN, P.S., SAYRE, K.D. Y SOLIS-MOYA, E. (1998). Identifying factors that determine kernel number in wheat. *Field Crops Research*, 58: 223-234.

BLANCO, I.A., RAJARAM, S. Y KRONSTAD, W.E. (2001). Agronomic potential of synthetic hexaploid wheat-derived populations. *Crop Sci.*, 41: 670-676.

BLUM, A. (1988). Drought resistance. En: *Plant breeding for stress environments*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida : 43-77.

BLUM, A. (1989). Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Sci.*, 29: 230-233.

BLUM, A. Y EBERCON, A. (1981). Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci.*, 21: 43-47.

BLUM, A., GOLAN, G., MAYER, J., SINMENA, B., SHPILER, L. Y BURRA, J. (1989). The drought response of landraces of wheat from the northern Negev Desert in Israel. *Euphytica*, 43: 87-96.

BLUM, A., MAYER, J. Y GOZLAN, G. (1983). Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant, Cell and Environment* 6: 219-225.

BLUM, A., ZHANG, J. Y NGUYEN, H.T. (1999). Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research*, 64: 287-291.

- BOTHMER, R. VON Y JACOBSEN, N. (1985). Origin, Taxonomy and related species. En: Rasmusson, D.C. (ed.). Barley, 19-53.
- BOHNERT, H.J., NELSON, D.E. Y JENSEN, R.G. (1995). Adaptations to environmental stresses. The Plant Cell, 7: 1099-1111.
- BOUZERZOUR, H. Y DEKHILI, M. (1995). Heritabilities, gains from selection and genetic correlations for grain yield of barley grown in two contrasting environments. Field Crops Research, 41: 173-178.
- BOYER, J.S. (1971). Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. Plant Physiol., 48: 532-536.
- BOYER, J.S. (1996). Advances in drought tolerance in plants. Advances in Agronomy, 56: 187-218.
- BOYER, J.S. Y MCPHERSON, H.G. (1975). Physiology of water deficits in cereal crops. Advances in Agronomy, 27: 1-23.
- BRUCKNER, P.L. Y FROHBERG, R.C. (1987). Rate and duration of grain fill in spring wheat. Crop Sci., 27: 451-455.
- BUNCE, J.A. (1986). Volume and osmotic potential changes in relation to inhibition of photosynthesis by water stress in intact leaves. Can. J. Bot., 64: 557-560.
- CANTERO-MARTÍNEZ, C., VILLAR, J.M., ROMAGOSA, I. Y FERERES, E. (1995). Growth and yield responses of two contrasting barley cultivars in a Mediterranean environment. Eur. J. Agron., 4: 317-326.
- CECCARELLI, S. (1984). Plant responses to water stress: A review. Genet. Agr., 38: 43-74.
- CHANDRASEKAR, V., SAIRAM, R.K. Y SRIVASTAVA, G.C. (2000). Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. J. Agronomy & Crop Science, 185: 219-227.
- CHIMENTI, C.A. Y HALL, A.J. (1993). Genetic variation and changes with ontogeny of osmotic adjustment in sunflower (*Helianthus annuus*. L.). Euphytica, 71: 201-210.
- CHRISTEN, O., SIELING, K., RICHTER-HARDER, H. Y HANUS, H. (1995). Effects of temporary water stress before anthesis on growth, development and grain yield of spring wheat. Eur. J. Agron., 4: 27-36.
- CLARCKE, J.M. Y MCCAIG, T.N. (1982 a). Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. Crop Sci., 22: 503-506).
- CLARCKE, J.M. Y MCCAIG, T.N. (1982 b). Excised-leaf water retention capability as an indicator of drought resistance of *triticum* genotypes. Can. J. Plant Sci., 62: 571-578.

CLARKE, J.M., MCCAIG, T.N. Y DEPAUW, R.M. (1994). Inheritance of glaucousness and epicuticular wax in durum wheat. *Crop Sci.*, 34: 327-330.

CLARKE, J.M., DEPAUW, R.M. Y TOWNLEY-SMITH, T.F. (1992). Evaluation of methods for quantification of drought tolerance in wheat. *Crop Sci.*, 32: 723-728.

CLARKE, J.M. Y RICHARDS, R.A. (1988). The effects of glaucousness, epicuticular wax, leaf age, plant height, and growth environment on water loss rates of excised wheat leaves. *Can.J. Plant Sci.*, 68: 975-982.

CLARKE, J.M., ROMAGOSA, I., JANA, S., SRIVASTAVA, J.P. Y MCCAIG, T.N. (1989). Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environments. *Can. J. Plant Sci.*, 69: 1075-1081.

CLARKE, J.M. Y TOWNLEY-SMITH, T.F. (1986). Heritability and relationship to yield of excised-leaf water retention in durum wheat. *Crop Sci.*, 26: 289-292.

CONRY, M.J. (1994). Comparative effect of six cultivars at four rates of nitrogen on the grain yield and grain quality of spring-sown malting barley in Ireland. *Journal of Agricultural Science*, 122: 343-350.

COOPER, M., BYTH, D.E. Y WOODRUFF, D.R. (1994). An investigation of the grain yield adaptation of advanced CIMMYT wheat lines to water stress environments in Queensland. I. Crop physiological analysis. *Aust. J.Agric. Res.*, 45: 965-984.

CRUZ-AGUADO, J.A., RODÉS, R., PÉREZ, I.P. Y DORADO, M. (2000). Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crops Research*, 66: 129-139.

CRUZ-AGUADO, J.A., RODÉS, R., ORTEGA, E., PÉREZ, I.P. Y DORADO, M. (2001). Partitioning and conversion of <sup>14</sup>C-photoassimilates in developing grains of wheat plants grown under field conditions in Cuba. *Field Crops Research*, 69: 191-199.

CUTLER, J.M., SHAHAN, K.W. Y STEPONKUS, P.L. (1980 a). Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. *Crop Sci.*, 20: 307-310.

CUTLER, J.M., SHAHAN, K.W. Y STEPONKUS, P.L. (1980 b). Dynamics of osmotic adjustment in rice. *Crop Sci.*, 20: 310-314.

CUTLER, J.M., SHAHAN, K.W. Y STEPONKUS, P.L. (1980 c). Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice. *Crop Sci.*, 20: 314-318

CHANDRASEKAR, V., SAIRAM, R.K. Y SRIVASTAVA, G.C. (2000). Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. *J. Agronomy & Crop Science*, 185: 219-227.

DAVIDSON, D.J. Y CHEVALIER, P.M. (1992). Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Sci.*, 32: 186-190.

- DEDIO, W. (1975). Water relations in wheat leaves as screening tests for drought resistance. *Can. J. Plant Sci.*, 55: 369-378.
- DELAUNEY, A.J. Y VERMA, D.P.S. (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, 4: 215-223.
- EARL, H.J. Y TOLLENAAR, M. (1997). Maize leaf absorptance of photosynthetically active radiation and its estimation using a chlorophyll meter. *Crop Sci.* 37: 436-440.
- EBERCON, A., BLUM, A. Y JORDAN, W.R. (1977). A rapid colorimetric method for epicuticular wax content of sorghum leaves. *Crop Sci.* 17: 179-180.
- EDMEADES, G.O., BOLAÑOS, J., CHAPMAN, S.C., LAFITTE, H.R. Y BÄNZIGER, M. (1999). Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Sci.* 39: 1306-1315.
- EL ENCIN: SUELO Y CLIMA. (1977). Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, 213 pp.
- ENTZ, M.H. Y FOWLER, D.B. (1990). Differential agronomic response of winter wheat cultivars to preanthesis environmental stress. *Crop Sci.*, 30: 1119-1123.
- FEDAK, G. (1985). Wide crosses in *Hordeum*. En: Rasmusson, D.C. (ed.). *Barley*, 156-180.
- FISCHER, R.A. (1979). Growth and water limitations to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 45: 83-95.
- FISCHER, R.A., REES, D., SAYRE, K.D., LU, Z.-M., CONDON, A.G. Y LARQUE-SAAVEDRA, A. (1998). Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Sci.*, 38: 1467-1475.
- FOWLER, C.W. Y RASMUSSON, D.C. (1969). Leaf area relationships and inheritance in barley. *Crop Sci.*, 9: 729-731.
- FRANK, A.B. Y BERDAHL, J.D. (2001). Gas exchange and water relations in diploid and tetraploid russian wildrye. *Crop Sci.*, 41: 87-92.
- FUCAI, S. Y COOPER, M. (1995). Development of drought-resistant cultivars using physiological traits in rice. *Field Crops Research*, 40: 67-86.
- GALLARDO, M. Y FERERES, E. (1989). Resistencia a la sequía del tritordeo (*hordeum chilense* x *triticum turgidum*) en relación a la del trigo, cebada y triticale. *Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg.*, 4: 361-375.
- GARCÍA DEL MORAL, L.F., RAMOS, J.M., GARCÍA DEL MORAL, M.B. Y JIMÉNEZ-TEJADA, M.P. (1991). Ontogenetic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. *Crop Sci.*, 31: 1179-1185.
- GIBSON, L.R. Y PAULSEN, G.M. (1999). Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Sci.*, 39: 1841-1846.

- GIRMA, F.S. Y KRIEG, D.R. (1992 a). Osmotic adjustment in sorghum. I. Mechanisms of diurnal osmotic potential changes. *Plant Physiol.*, 99: 577-582.
- GIRMA, F.S. Y KRIEG, D.R. (1992 b). Osmotic adjustment in sorghum. II. Relationship to gas exchange rates. *Plant Physiol.*, 99: 583-588.
- GIUNTA, F, MOTZO, R Y DEIDDA, M. (1993). Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*, 33: 399-409.
- GIUNTA, F, MOTZO, R Y DEIDDA, M. (1995). Effects of drought on leaf area development, biomass production and nitrogen uptake of durum wheat grown in a Mediterranean environment. *Aust. J. Agric. Res.*, 46: 99-111.
- GUMMULURU, S., HOBBS, S.L.A. Y JANA, S. (1989 a). Physiological responses of drought tolerant and drought susceptible durum wheat genotypes. *PHOTOSYNTHETICA*, 23: 479-485.
- GUMMULURU, S., HOBBS, S.L.A. Y JANA, S. (1989 b). Genotypic variability in physiological characters and its relationship to drought tolerance in durum wheat. *Can. J. Plant Sci.*, 69: 703-711.
- GUNASEKERA, D. Y BERKOWITZ, G.A. (1992 a). Evaluation of contrasting cellular-level acclimation responses to leaf water deficits in three wheat genotypes. *Plant Science*, 86: 1-12.
- GUNASEKERA, D. Y BERKOWITZ, G.A. (1992 b). Heterogenous stomatal closure in response to leaf water deficits is not a universal phenomenon. *Plant Physiol.*, 98: 660-665.
- GUNASEKERA, D., SANTAKUMARI, M., GLINKA, Z. Y BERKOWITZ, G.A. (1994). Wild and cultivated barley genotypes demonstrate varying ability to acclimate to plant water deficits. *Plant Science*, 99: 125-134.
- GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, M., REYNOLDS, M.P., Y LARQUE-SAAVEDRA, A. (2000). Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment. II. Traits associated with genetic gains in yield. *Field Crops Research*, 66: 51-62.
- HAFID, R., SMITH, H., KARROU, M. Y SAMIR, K. (1998). Physiological attributes associated with early-season drought resistance in spring durum wheat cultivars. *Can. J. Plant Sci.*, 78: 227-237.
- HALEY, S.D., QUICK, J.S. Y MORGAN, J.A. (1993). Excised-leaf water status evaluation and associations in field-grown winter wheat. *Can. J. Plant Sci.*, 73: 55-63.
- HEITHOLT, J.J., JOHNSON, R.C. Y FERRIS, D.M. (1991). Stomatal limitation to carbon dioxide assimilation in nitrogen and drought-stressed wheat. *Crop Sci.*, 31: 135-139.
- HINCHA, D.K., HÖFNER, R., SCHWAB, K.B., HEBER, U. Y SCHMITT, J. M. (1987). Membrane rupture is the common cause of damage to chloroplast membranes in leaves injured by freezing or excessive wilting. *Plant Physiol.*, 83: 251-253.
- HSIAO, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24: 519-570.

- HSIAO, T.C., ACEVEDO, E., FERERES, E. Y HENDERSON, D.W. (1976). Stress metabolism. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273: 479-500.
- HUTMACHER, R.B. Y KRIEG, D.R. (1983). Photosynthetic rate control in cotton. Stomatal and nonstomatal factors. *Plant Physiol.*, 73: 658-661.
- ISMAIL, A.M. Y HALL, A.E. (1999). Reproductive-stage heat tolerance, leaf membrane thermostability and plant morphology in cowpea. *Crop Sci.* 39: 1762-1768.
- JAMIESON, P.D, MARTIN, R.J., FRANCIS, G.S. Y WILSON, D.R. (1995). Drought effects on biomass production and radiation-use efficiency in barley. *Field Crops Research*, 43: 77-86.
- JEFFERSON, P.G. (1994). Genetic variation for epicuticular wax production in Altai wildrye populations that differ in glaucousness. *Crop Sci.* 34: 367-371.
- JEFFERSON, P.G., JOHNSON, D.A. Y ASAY, K.H. (1989). Epicuticular wax production, water status and leaf temperature in triticeae range grasses of contrasting visible glaucousness. *Can. J. Plant Sci.*, 69: 513-519.
- JOHNSON, R.C., MORNHINWEG, D.W., FERRIS, D.M. Y HEITHOLT, J.J. (1987). Leaf photosynthesis and conductance of selected *Triticum* species at different water potentials. *Plant Physiol.*, 83: 1014-1017.
- JOHNSON, R.C., NGUYEN, H.T. Y CROY, L.I. (1984). Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci.* 24: 957-962.
- JORDAN, W.R., SHOUSE, P.J., BLUM, A., MILLER, F.R. Y MONK, R.L. (1984). Environmental physiology of sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration. *Crop Sci.*, 24: 1168-1173.
- KIRBY, E.J.M. Y RIGGS, T.J. (1978). Developmental consequences of two-row and six-row ear type in spring barley. 2. Shoot apex, leaf and tiller development. *J. of Agricultural Science*, 91: 207-216.
- KOBATA, T., PALTA, J.A. Y TURNER, N.C. (1992). Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Sci.*, 32: 1238-1242.
- KUMUDINI, S., HUME, D.J. Y CHU, G. (2001). Genetic improvement in short season soybeans: I. Dry matter accumulation, partitioning, and leaf area duration. *Crop Sci.* 41: 391-398.
- LÓPEZ BELLIDO, L. (1991). Cultivos herbáceos. CEREALES. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, 539 pp.
- LÓPEZ-CASTAÑEDA, C. Y RICHARDS, R.A. (1994). Variation in temperate cereals in rainfed environments. I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Research*, 37: 51-62.
- LUDLOW, M.M., CHU, A.C.P., CLEMENTS, R.J. Y KERSLAKE, R.G. (1983). Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 10: 119-130.

LUDLOW, M.M. Y MUCHOW, R.C. (1988). Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. En : Bridinger, F.R. y Johansen, C. (eds.). Drought Research Priorities for the Dryland Tropics, 179-221.

LUDLOW, M.M. Y MUCHOW, R.C. (1990). A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 43: 107-153.

LUDLOW, M.M., SANTAMARIA, J.M. Y FUKAI, S. (1990). Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Water stress after anthesis. *Aust. J. Agric. Res.*, 41: 67-78.

MARQUARD, R.D. Y TIPTON, J.L. (1987). Relationship between extractable chlorophyll and an in situ method to estimate leaf greenness. *HORTSCIENCE*, 22: 1327

MARTIN, B. Y RUIZ-TORRES, N.A. (1992). Effects of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol.*, 100: 733-739.

MARTIN, B., KEBEDE, H. Y RILLING, C. (1994). Photosynthetic differences among *Lycopersicon* species and *Triticum aestivum* cultivars. *Crop Sci.*, 34: 113-118.

MARTÍN, I., RODRÍGUEZ-MARIBONA, B., MANZANARES, M. Y ALLERBE, L. (1995). Construcción de psicrómetros de termopar para la medida de potenciales hídricos. *Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg.*, 10: 429-440.

MARTINEAU, J.R., SPECHT, J.E., WILLIAMS, J.H. Y SULLIVAN, C.Y. (1979 a). Temperature tolerance in soybeans. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Sci.*, 19: 75-78.

MARTINEAU, J.R., WILLIAMS, J.H. Y SPECHT, J.E., (1979 b). Temperature tolerance in soybeans. II. Evaluation of segregating populations for membrane thermostability. *Crop Sci.*, 19: 79-81.

MATIN, M.A., BROWN, J.H. Y FERGUSON, H. (1989). Leaf water potential, relative water content, and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. *Agron. J.*, 81: 100-105.

MCCAIG, T.N. Y ROMAGOSA, I. (1989). Measurement and use of excised-leaf water status in wheat. *Crop Sci.*, 29: 1140-1145.

MCCAIG, T.N. Y ROMAGOSA, I. (1991). Water status measurements of excised wheat leaves: position and age effects. *Crop Sci.*, 31: 1583-1588.

MCMASTER, G.S., WILHELM, W.W. Y BARTLING, P.N.S. (1994). Irrigation and culm contribution to yield and yield components of winter wheat. *Agron. J.*, 86: 1123-1127.

MERAH, O., MONNEVEUX, P. Y DELÉENS, E. (2000). Relationships between flag leaf carbon isotope discrimination and several morpho-physiological traits in durum wheat genotypes under Mediterranean conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 45: 63-71.

- MERAH, O., Y DELÉENS, E., SOUYRIS, I. Y MONNEVEUX, P. (2000). Effect of glaucousness on carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. *J. Agronomy & Crop Science*, 185: 259-265.
- MITCHELL, J. H., FUKAI, S. Y COOPER, M. (1996). Influence of phenology on grain yield variation among barley cultivars grown under terminal drought. *Aust. J. Agric. Res.*, 47: 757-774.
- MOGENSEN, V.O. (1985). Growth rate of grains and grain yield of wheat in relation to drought. *Acta Agric. Scand.*, 35: 353-360.
- MOGENSEN, V.O., JENSEN, H.E. Y RAB, A. (1985). Grain yield, yield components, drought sensitivity and water use efficiency of spring wheat subjected to water stress at various growth stages. *Irrigation Science*. 6: 131-140.
- MOJAYAD, F. Y PLANCHON, C. (1994) . Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop. Sci.*, 34: 103-107.
- MOLINA CANO, J.L. (1989). LA CEBADA. Morfología, fisiología, genética, agronomía y usos industriales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Servicio de Extensión Agraria. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, 252 pp.
- MORGAN, J.M. (1977). Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature*, 270: 234-235.
- MORGAN, J.M. (1980). Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. *Journal of Experimental Botany*, 31: 655-665.
- MORGAN, J.M. (1983). Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat., *Aust. J. Agric. Res.*, 34: 607-614.
- MORGAN, J.M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- MORGAN, J.M. (1988). The use of coleoptile responses to water stress to differentiate wheat genotypes for osmoregulation, growth and yield. *Annals of Botany*, 62: 193-198.
- MORGAN, J.M. (1989). Physiological traits for drought resistance. En: Baker, F.W.G. (ed.). *Drought resistance in cereals*. 53-64.
- MORGAN, J.M. (1991). A gene controlling differences in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 18: 249-257.
- MORGAN, J.M. (1992). Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 19: 67-76.
- MORGAN, J.M. (1995). Growth and yield of wheat lines with differing osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Research*, 40: 143-152.

MORGAN, J.M. Y CONDON, A.G. (1986). Water use, grain yield, and osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 523-532.

MORGAN, J.M., HARE, R.A. Y FLETCHER, R.J. (1986). Genetic variation in osmoregulation in bread and durum wheats and its relationship to grain yield in a range of field environments. *Aust. J. Agric. Res.*, 37: 449-457.

MORGAN, J.A. Y LECAIN, D.R. (1991). Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes. *Crop Sci.*, 31: 443-448.

MORGAN, A.J., LECAIN, D.R., MCCAIG, T.N. Y QUICK, J.S. (1993). Gas exchange, carbon isotope discrimination, and productivity in winter wheat. *Crop Sci.*, 33: 178-186.

MORGAN, J.A., LECAIN, D.R. Y WELLS, R. (1990). Semidwarfing genes concentrate photosynthetic machinery and affect leaf gas exchange of wheat. *Crop Sci.*, 30: 602-608.

MORGAN, J.M., RODRÍGUEZ-MARIBONA, B. Y KNIGHTS, E.J. (1991). Adaptation to water-deficit in chickpea breeding lines by osmoregulation: relationship to grain-yields in the field. *Field Crops Research*, 27: 61-70.

MORRISON, M.J., VOLDENG, H.D. Y COBER, E.R. (1999). Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.*, 91: 685-689.

MOUSTAFA, M.A., BOERSMA, L. Y KRONSTAD, W.E. (1996). Response of four spring wheat cultivars to drought stress. *Crop Sci.*, 36: 982-986.

MOUTOT, F., HUET, J-C., MOROT-GAUDRY, J-F. Y PERNOLLET, J-C. (1986). Relationship between photosynthesis and protein synthesis in maize. I. Kinetics of translocation of the photoassimilated carbon from the ear leaf to the seed. *Plant Physiol.*, 80: 211-215.

NIZAM UDDIN, M. Y MARSHALL, D.R. (1988). Variation in epicuticular wax content in wheat. *Euphytica*, 38: 3-9.

OMARA, M.K. (1987). Selection of early maturing barley with improved response to drought stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 38: 835-845.

OOSTEROM, E.J. VAN Y ACEVEDO, E. (1992 a). Adaptation of barley (*Hordeum vulgare* L.) to harsh Mediterranean environments. I. Morphological traits. *Euphytica*, 62: 1-14.

OOSTEROM, E.J. VAN Y ACEVEDO, E. (1992 b). Adaptation of barley (*Hordeum vulgare* L.) to harsh Mediterranean environments. II. Apical development, leaf, and tiller appearance. *Euphytica*, 62: 15-27.

OOSTEROM, E.J. VAN Y ACEVEDO, E. (1992 c). Adaptation of barley (*Hordeum vulgare* L.) to harsh Mediterranean environments. III. Plant ideotype and grain yield. *Euphytica*, 62: 29-38.

OOSTEROM, E.J. VAN Y CECCARELLI, S. (1993). Indirect selection for grain yield of barley in harsh Mediterranean environments. *Crop Sci.*, 33: 1127-1131.

- PALTA, J.A., KOBATA, T., TURNER, N.C. Y FILLERY, I.R. (1994). Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Sci.*, 34: 118-124.
- PREMACHANDRA, G.S., SANEOKA, H. Y OGATA, S. (1989). Nutrio-Physiological evaluation of the Polyethylene glycol test of cell membrane stability in maize. *Crop Sci.*, 29: 1287-1292.
- PREMACHANDRA, G.S., Y SHIMADA, T. (1987). The measurement of cell membrane stability using polyethylene glycol as a drought tolerance test in wheat. *Japanese Journal of Crop Science*, 56: 92-98.
- PREMACHANDRA, G.S., Y SHIMADA, T. (1988). Evaluation of polyethylene glycol test of measuring cell membrane stability as a drought tolerance test in wheat. *J. Agric. Sci.*, 110: 0001-0005.
- QUISENBERRY, J.E., WENDT, C.W., BERLIN, J.D., Y MCMICHAEL, B.L. (1985). Potential for using leaf turgidity to select drought tolerance in cotton. *Crop Sci.*, 25: 294-299
- READ, J.J, JOHNSON, R.C., CARVER, B.F. Y QUARRIE, S.A. (1991). Carbon isotope discrimination, gas exchange, and yield of spring wheat selected for abscisic acid content. *Crop Sci.*, 31: 139-146.
- REYNOLDS, M.P., DELGADO, M.I., GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, M. Y LARQUE-SAAVEDRA, A. (2000). Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment. I. Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Research*, 66: 37-50.
- RICHARDS, R.A., RAWSON, H.M. Y JOHNSON, D.A. (1986). Glauconsness in wheat: Its development and effect on water-use efficiency, gas exchange and photosynthetic tissue temperatures. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 465-473.
- RICHARDS, R.A. Y TOWNLEY-SMITH, T.F. (1987). Variation in leaf area development and its effect on water use, yield and harvest index of droughted wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 38: 983-992.
- RITCHIE, S.W., NGUYEN, H.T. Y HOLADAY, A.S. (1990). Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci.*, 30: 105-111.
- RODRÍGUEZ-MARIBONA, B., TENORIO, J.L, CONDE, J.R. Y AYERBE, L. (1992). Correlation between yield and osmotic adjustment of peas (*Pisum sativum* L.) under drought stress. *Field Crops Research*, 29: 15-22.
- ROYO, C. Y BLANCO, R. (1998). Use of potassium iodide to mimic drought stress in triticale. *Field Crops Research*, 59: 201-212.
- ROYO, C., VOLTAS, J. Y ROMAGOSA, I. (1999). Remobilization of pre-anthesis assimilates to the grain for grain only and dual-purpose (forage and grain) triticale. *Agron. J.*, 91: 312-316.
- SAINI, H.S., Y WESTGATE M.E. (2000). Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy*, 68: 59-96.

SÁNCHEZ, F.J., MANZANARES, M., DE ANDRÉS, E.F., TENORIO, J.L. Y AYERBE, L. (1998). Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crops Research*, 59: 225-235.

SANTAKUMARI, M. Y BERKOWITZ, G.A. (1990). Correlation between the maintenance of photosynthesis and *in situ* protoplast volume at low water potentials in droughted wheat. *Plant Physiol.*, 92: 733-739.

SANTAMARIA, J.M., LUDLOW, M.M. Y FUKAI, S. (1990 a). Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. I. Water stress before anthesis. *Aust. J. Agric. Res.*, 41: 51-65.

SANTAMARIA, J.M., LUDLOW, M.M. Y FUKAI, S. (1990 b). Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Water stress after anthesis. *Aust. J. Agric. Res.*, 41: 67-78.

SCHONFELD, M.A., JOHNSON, R.C., CARVER, B.F. Y MORNHINWEG, D.W. (1988). Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci.*, 28: 526-531.

SCHULTZ, H.R. Y MATTHEWS, M.A. (1993). Growth, osmotic adjustment, and cell-wall mechanics of expanding grape leaves during water deficits. *Crop Sci.*, 33: 287-294.

SEN GUPTA, A.S. Y BERKOWITZ, G.A. (1987). Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. *Plant Physiol.*, 85: 1040-1047.

SEN GUPTA, A.S. Y BERKOWITZ, G.A. (1988). Chloroplast osmotic adjustment and water stress effects on photosynthesis. *Plant Physiol.*, 88: 200-206.

SEROPIAN, C. Y PLANCHON, C. (1984). Physiological responses of six bread wheat and durum wheat genotypes to water stress. *Euphytica*, 33: 757-767.

SHANAHAN, J.F., EDWARDS, I.B., QUICK, J.S. Y FENWICK, J.R. (1990). Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Sci.*, 30: 247-251.

SHEEHY, J.E., DIONORA, M.J.A. Y MITCHELL, P.L. (2001). Spikelet numbers, sink size and potential yield in rice. *Field Crops Research*, 71: 77-85.

SNEDECOR, G.W. Y COCHRAN, W.G. (1967). *Statistical Methods*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa.

STEINMÜLLER, D. Y TEVINI, M. (1985). Action of ultraviolet radiation (UV-B) upon cuticular waxes in some crop plants. *Planta*, 164: 557-564.

SULLIVAN, C.Y. (1972). Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. En: Rao, N.G.P. and House, L.R. (eds.). *Sorghum in the seventies*. 249-264.

- SULLIVAN, C.Y. Y ROSS, W.M. (1979). Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum. En : Hüssel, H. y Staples, R. (eds.). Stress physiology in crop plants, sorghum. 263-281.
- TANGPREMSRI, T., FUKAI, S. Y FISCHER, K.S. (1995). Growth and yield of sorghum lines extracted from a population for differences in osmotic adjustment. *Aust. J. Agric. Res.*, 46: 61-74.
- TANGPREMSRI, T., FUKAI, S., FISCHER, K.S. Y HENZELL, R.G. (1991 a). Genotypic variation in osmotic adjustment in grain sorghum. I. Development of variation in osmotic adjustment under water-limited conditions. *Aust. J. Agric. Res.*, 42: 747-757.
- TANGPREMSRI, T., FUKAI, S., FISCHER, K.S. Y HENZELL, R.G. (1991 b). Genotypic variation in osmotic adjustment in grain sorghum. II. Relation with some growth attributes. *Aust. J. Agric. Res.*, 42: 759-767.
- TENGA, A.Z., MARIE, B.A. Y ORMROD, P.D. (1989). Leaf greenness meter to assess ozone injury to tomato leaves. *HORTSCIENCE*, 24: 514.
- TENGA, A.Z. Y ORMROD, D.P. (1990). Diminished greenness of tomato leaves exposed to ozone and post-exposure recovery of greenness. *Environmental Pollution*, 64: 29-41.
- TEULAT, B., MONNEVEUX, P., WERY, J., BORRIES, C., SOUYRIS, I., CHARRIER, A. Y THIS, D. (1997). Relationships between relative water content and growth parameters under water stress in barley: a QTL study. *New Phytol.*, 137: 99-107.
- THOMAS, FUKAI, S. Y HAMMER, G.L. (1995). Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in Southeast Queensland. II. Root growth and soil water extraction pattern. *Aust. J. Agric. Res.*, 46: 35-48.
- TISCHLER, C.R. Y VOIGT, P.W. (1990). Variability in leaf characteristics and water loss in the weeping lovegrass complex. *Crop Sci.*, 30: 111-117.
- TOWNLEY-SMITH, T.F. Y HURD, E.A. (1979). Testing and selecting for drought resistance in wheat. En: Mossell, H. y Staples, R.C. (eds.). *Stress Physiology in Crop Plants*. 447-464.
- TURNER, N.C. (1979). Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. En: Mussell, H. y Staples, R.C. (eds.). *Stress physiology in crop plants*, 343-372.
- TURNER, N.C. (1986 a). Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 175-190.
- TURNER, N.C. (1986 b). Crop water deficits: A decade of progress. *Advances in Agronomy*, 39: 1-51.
- TURNER, N.C. (1997). Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy*, 58: 293-338.

TURNER, N.C. Y JONES, M.M. (1980). Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. En : Turner, N. C. y Kramer, P. J. (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress, 87-103

TURNER, N.C., O'TOOLE, J.C., CRUZ, R.T., YAMBAO, E.B., AHMAD, S., NAMUCO, O.S. Y DINGKUHN, M (1986). Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. II. Osmotic adjustment, leaf elasticity, leaf extension, leaf death, stomatal conductance and photosynthesis. *Field Crops Research*, 13: 273-286.

VOLTAS, J., ROMAGOSA, I., Y ARAUS, J.L. (1997). Grain size and nitrogen accumulation in sink-reduced barley under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 52: 117-126.

VOLTAS, J., ROMAGOSA, I., Y ARAUS, J.L. (1998). Growth and final weight of central and lateral barley grains under Mediterranean conditions as influenced by sink strength. *Crop Sci.*, 38:84-89.

VOLTAS, J., VAN EEUWIJK, F.A., SOMBRERO, A., LAFARGA, A., IGARTUA, E. Y ROMAGOSA, I (1999 a). Integrating statistical and ecophysiological analyses of genotype by environment interaction for grain filling of barley I. Individual grain weight. *Field Crops Research*, 62: 63-74.

VOLTAS, J., VAN EEUWIJK, F.A., ARAUS, J.L. Y ROMAGOSA, I (1999 b). Integrating statistical and ecophysiological analyses of genotype by environment interaction for grain filling of barley II. Grain growth. *Field Crops Research*, 62: 75-84.

WESTGATE, M.E. Y BOYER, J.S. (1985). Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta*, 164: 540-549.

WEYHRICH, R.A., CARVER, B.F. Y MARTIN B.C. (1995). Photosynthesis and water-use efficiency of awned and awnleted near-isogenic lines of hard red winter wheat. *Crop Sci.*, 35: 172-176.

WISE, R.R., SPARROW, D.H., ORTIZ-LOPEZ, A. Y ORT, D.R. (1991). Biochemical regulation during the mid-day decline of photosynthesis in field-grown sunflower. *Plant Science*, 74: 45-52.

WRIGHT, G.C., Y SMITH, R.C.G. (1983). Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. II. Root water uptake and water use. *Austr. J. Agric. Res.*, 34: 627-636.

WRIGHT, G.C., SMITH, R.C.G. Y MCWILLIAM, J.R. (1983 a). Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. I. Crop growth and yield responses. *Austr. J. Agric. Res.*, 34: 615-626.

WRIGHT, G.C., SMITH, R.C.G. Y MORGAN J.M. (1983 b). Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. III. Physiological responses. *Austr. J. Agric. Res.*, 34: 637-651.

- WRIGHT, P.R., MORGAN, J.M. Y JESSOP, R.S. (1996). Comparative adaptation of canola (*Brassica napus*) and Indian mustard (*B. juncea*) to soil water deficits: Plant water relations and growth. *Field Crops Research*, 49: 51-64.
- WRIGHT, P.R., MORGAN, J.M., JESSOP, R.S. Y CASS, A. (1995). Comparative adaptation of canola (*Brassica napus*) and Indian mustard (*B. juncea*) to soil water deficits: yield and yield components. *Field Crops Research*, 42: 1-13.
- YADAVA, U.L. (1986). A rapid and nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves. *HORTSCIENCE*, 21: 1449-50.
- YANG, J., ZHANG, J., WANG, Z., ZHU, Q. Y LIU, L. (2001). Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agronomy J.*, 93: 196-206.
- YANG, J., ZHANG, J., WANG, Z., ZHU, Q. Y WANG, W. (2001). Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Research*, 71: 47-55.
- ZADOKS, J.C., CHANG, T.T. Y KOZANK, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14: 415-421.
- ZIEGLER-JÖNS, A. (1989). Gas exchange of ears of cereals in response to carbon dioxide and light. I. Relative contributions of parts of the ears of wheat, oat, and barley to the gas exchange of the whole organ. *Planta*, 178: 84-91.
- ZILLINSKY, F.J. (1984). Enfermedades comunes de los cereales de grano pequeño: Una guía para su identificación. Centro Internacional de Mejora de Maíz y Trigo, CIMMYT. El Batán, Méjico, 141 pp.

## *7. RESUMEN*



La agricultura española es eminentemente cerealista, siendo el trigo el cereal más cultivado hasta la década de los sesenta en que se inició un rápido descenso en la superficie dedicada a su cultivo, siendo sustituida por la cebada. A partir de los años setenta, la cebada supera en superficie dedicada a su cultivo ocupando actualmente el primer puesto en la producción cerealista española.

El interés creciente de este cereal hace necesaria la mejora de su producción por unidad de superficie, que es inferior a la de la mayoría de los países de la Comunidad Económica Europea, debido, principalmente, a nuestras condiciones climatológicas. En la mayoría de las regiones españolas las lluvias son escasas al final del ciclo del cultivo, lo que hace que el agua sea el principal factor limitante para su desarrollo y producción. Por tanto, el conocimiento de los caracteres relacionados con la tolerancia al estrés hídrico terminal es un objetivo prioritario en la mejora del cultivo.

Con el fin de estudiar algunos caracteres que contribuyen a mejorar el rendimiento en condiciones de estrés hídrico terminal, se realizaron unos ensayos en condiciones controladas en cuanto al aporte de agua, utilizando un refugio anti-lluvia en el que se cultivaron los distintos genotipos de cebada en condiciones de riego, que se utilizaron como control, y sometidos a estrés hídrico terminal que consideramos como tratamiento.

Todos los años se obtuvieron el rendimiento y sus componentes, en el control y el tratamiento, siendo el peso de mil granos el componente del rendimiento que se vio más afectado por el estrés hídrico terminal. La reducción en el número de espigas por metro cuadrado y número de granos por espiga fue menor debido a que el estrés comenzó en un estado de desarrollo de la planta bastante avanzado para la determinación de estos caracteres.

Se comprobó que la precocidad es uno de los caracteres que más había influido en el rendimiento, especialmente en condiciones de estrés. Los genotipos más precoces tenían el periodo de llenado del grano más largo y los rendimientos más altos en condiciones de estrés.

La precocidad estaba relacionada también con el índice de cosecha, de modo que los genotipos más precoces tenían índices de cosecha más altos, lo que les hizo más eficientes en la translocación de fotoasimilados al grano que los genotipos más tardíos.

Entre los caracteres fisiológicos, la mayor capacidad de ajuste osmótico y actividad fotosintética alta, tenían una gran repercusión en el rendimiento de los genotipos que los poseían, especialmente en condiciones de estrés hídrico terminal. Se observó una correlación muy importante entre la capacidad de ajuste osmótico y el rendimiento en esas condiciones. La mayor capacidad de ajuste osmótico favorecía la fotosíntesis de las plantas cuando disminuía el potencial hídrico y la actividad fotosintética de las plantas con mayor capacidad de ajuste osmótico era mayor durante el periodo de llenado del grano. Esto hizo que su rendimiento en grano fuera más alto en condiciones de estrés. En estas condiciones, el contenido en clorofilas estaba correlacionado con la fotosíntesis.

En condiciones simuladas de sequía, se ha comprobado que la capacidad de translocación de asimilados del tallo al grano variaba mucho entre los genotipos estudiados. Los genotipos con mayor capacidad de traslocación de fotoasimilados al grano eran más precoces, mientras que en los más tardíos la capacidad de translocación era menor.

Otros caracteres que afectaban al rendimiento cuando la disponibilidad de agua era escasa fueron la transpiración residual y la cantidad de ceras presentes en las hojas. Las tasas de transpiración residual bajas se asociaron a mayor rendimiento en condiciones de estrés. En estas condiciones se incrementó el contenido en ceras epicuticulares y mejoró el rendimiento en grano de los genotipos con mayor cantidad de ceras presentes en las hojas.

Los tests de tolerancia al calor y a la sequía resultaron útiles para la separación de genotipos pero no se pueden utilizar como criterio único en la selección de genotipos tolerantes a sequía en nuestras condiciones experimentales.

La variabilidad encontrada para los caracteres estudiados, junto con las correlaciones que presentan con el rendimiento del grano, hace que los caracteres fenológicos, agronómicos, morfológicos y fisiológicos, sean de gran interés en la mejora de cebada para tolerancia a la sequía, ya que contribuyen a que los rendimientos sean más altos y estables cuando la disponibilidad de agua por el cultivo es escasa, lo que ocurre, normalmente, al final del ciclo.

## 8. ANEJOS



## RESUMEN DE LOS ANÁLISIS DE VARIANZA

### *Caracteres fenológicos*

**Tabla 8.4.1.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992 .**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	7	351	50,14	13,50	0,0014
Año	1	289	289	77,81	0,0001

**Tabla 8.4.1.2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	11	2194,50	199,50	61,53	0,0001
Año	3	40,50	13,50	4,16	0,0132

**Tabla 8.4.1.3 y 4.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a los días necesarios para alcanzar la maduración de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	318,78	318,78	198,91	0,0001
Genotipo	7	265,97	37,99	23,71	0,0002
Año	1	1,53	1,53	0,96	0,3609
TxG	7	17,97	2,57	1,60	0,2747
TxA	1	101,53	101,53	63,35	0,0001
GxA	7	14,22	2,03	1,27	0,3813

**Tabla 8.4.1.5 y 6.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a los días necesarios para alcanzar la maduración de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	1708,59	1708,59	1162,3	0,0001
Genotipo	11	1123,61	102,15	69,49	0,0001
Año	3	68,78	22,93	15,60	0,0001
TxG	11	144,53	13,14	8,94	0,0001
TxA	3	126,86	42,29	28,77	0,0001
GxA	33	289,09	8,76	5,96	0,0001

**Tabla 8.4.1.7 y 8.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al periodo de llenado del grano de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	318,78	318,78	198,91	0,0001
Genotipo	7	157,97	22,57	14,08	0,0012
Año	1	520,03	520,03	324,48	0,0001
TxG	7	17,97	2,57	1,60	0,2747
TxA	1	101,53	101,53	63,35	0,0001
GxA	7	41,72	5,96	3,72	0,0522

**Tabla 8.4.1.9 y 10.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al periodo de llenado del grano de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	2281,50	2281,50	488,63	0,0001
Genotipo	11	1053,96	95,81	20,52	0,0001
Año	3	334,21	111,40	23,86	0,0001
TxG	11	89,50	8,14	1,74	0,1068
TxA	3	52,92	17,64	3,78	0,0196
GxA	33	380,79	11,54	2,47	0,0056

*Caracteres agronómicos***Tabla 8.4.2.1 y 2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la altura de la planta de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	1371,57	1371,57	64,39	0,0001
Genotipo	7	4409,74	629,96	29,58	0,0001
Año	1	5551,94	5551,94	60,06	0,0001
TxG	7	354,49	50,64	2,38	0,0276
TxA	1	138,19	138,19	6,49	0,0124
GxA	7	647,12	92,44	4,34	0,0003
TxGxA	7	498,87	71,27	3,35	0,0031

**Tabla 8.4.2.3 y 4.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la altura de la planta de ocho genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	5665,69	5665,69	158,95	0,0001
Genotipo	11	22462,15	2042,01	57,29	0,0001
Año	3	20750,69	6916,90	35,46	0,0001
TxG	11	1108,28	100,75	2,83	0,0016
TxA	3	1292,40	430,80	12,09	0,0001
GxA	33	6437,58	195,08	5,47	0,0001
TxGxA	33	2988,00	90,54	2,54	0,0001

**Tabla 8.4.2.5 y 6.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al peso de la paja de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	265157,65	265157,64	19,53	0,0001
Genotipo	7	310170,22	44310,03	3,26	0,0037
Año	1	2387041,49	2387041,49	197,62	0,0001
TxG	7	198446,66	28349,52	2,09	0,0520
TxA	1	176193,84	176193,84	12,98	0,0005
GxA	7	84551,83	12078,83	0,89	0,5177
TxGxA	7	85609,36	12229,91	0,90	0,5091

**Tabla 8.4.2.7 y 8.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al peso de la paja de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	388682,58	388682,58	88,32	0,0001
Genotipo	11	910879,01	82807,18	18,82	0,0001
Año	3	338569,01	112856,34	4,07	0,0144
TxG	11	76535,73	6957,79	1,58	0,1036
TxA	3	99757,25	33252,42	7,56	0,0001
GxA	33	914050,92	27698,51	6,29	0,0001
TxGxA	33	282092,38	8548,25	1,94	0,0022

**Tabla 8.4.2.9 y 10.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al índice de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	0,279	0,279	97,33	0,0001
Genotipo	7	0,321	0,046	15,99	0,0001
Año	1	0,257	0,257	54,61	0,0002
TxG	7	0,055	0,008	2,72	0,0129
TxA	1	0,012	0,012	4,32	0,0403
GxA	7	0,032	0,005	1,64	0,1328
TxGxA	7	0,011	0,002	0,57	0,7798

**Tabla 8.4.2.11 y 12.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al índice de cosecha de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	0,279	0,279	214,46	0,0001
Genotipo	11	0,816	0,074	57,06	0,0001
Año	3	0,481	0,160	24,10	0,0001
TxG	11	0,044	0,004	3,06	0,0007
TxA	3	0,004	0,001	0,96	0,4130
GxA	33	0,219	0,007	5,11	0,0001
TxGxA	33	0,067	0,002	1,56	0,0308

*Rendimiento y rendimiento relativo***Tabla 8.4.3.1 y 2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al rendimiento de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	563019,66	563019,66	372,47	0,0001
Genotipo	7	336638,41	48090,77	31,81	0,0001
Año	1	1516,63	1516,63	0,22	0,6524
TxG	7	37527,78	5361,11	3,55	0,0020
TxA	1	6362,77	6362,77	4,21	0,0429
GxA	7	47974,09	6853,44	4,53	0,0002
TxGxA	7	28329,33	4047,05	2,68	0,0141

**Tabla 8.4.3.3 y 4.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al rendimiento de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	753867,30	753867,30	614,79	0,0001
Genotipo	11	722782,41	65707,49	53,59	0,0001
Año	3	113078,95	37692,98	6,97	0,0009
TxG	11	93948,29	8540,48	6,96	0,0001
TxA	3	31363,04	10454,35	8,53	0,0001
GxA	33	178506,73	5409,29	4,41	0,0001
TxGxA	33	80508,23	2439,64	1,99	0,0015

**Tabla 8.4.3.5.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al rendimiento relativo de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	11	0,268	0,024	3,21	0,005
Año	3	0,122	0,041	8,36	0,004

*Componentes del rendimiento***Tabla 8.4.3.6 y 7.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al número de espigas por m<sup>2</sup> de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	70876,12	70876,12	44,16	0,0001
Genotipo	7	480027,75	68575,39	42,73	0,0001
Año	1	252227,53	252227,53	157,15	0,0068
TxG	7	96398,50	13771,21	8,58	0,0001
TxA	1	25256,28	25256,28	15,74	0,0001
GxA	7	122559,34	17508,48	10,91	0,0001
TxGxA	7	43131,84	6161,69	3,84	0,001

**Tabla 8.4.3.8 y 9.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al número de espigas por m<sup>2</sup> de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	119003,81	119003,81	70,91	0,0001
Genotipo	11	473614,32	43055,85	25,65	0,0001
Año	3	78542,47	26180,82	15,60	0,0029
TxG	11	19807,92	1800,72	1,07	0,3830
TxA	3	3688,48	1229,49	0,73	0,5333
GxA	33	150908,75	4572,99	2,72	0,0001
TxGxA	33	44972,03	1362,79	0,81	0,7607

**Tabla 8.4.3.10 y 11.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al número de granos por espiga de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	453,76	453,76	73,00	0,0001
Genotipo	7	5644,87	806,41	129,73	0,0001
Año	1	53,82	53,82	8,66	0,0785
TxG	7	132,93	18,99	3,05	0,0060
TxA	1	18,76	18,76	3,02	0,0856
GxA	7	88,87	12,69	2,04	0,0574
TxGxA	7	61,93	8,85	1,42	0,2049

**Tabla 8.4.3.12 y 13- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al número de granos por espiga de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	102,09	102,09	10,38	0,0014
Genotipo	11	20438,80	1858,07	188,82	0,0001
Año	3	766,93	255,64	25,98	0,0001
TxG	11	226,97	20,63	2,10	0,0206
TxA	3	235,93	78,64	7,99	0,0001
GxA	33	683,26	20,70	2,10	0,0006
TxGxA	33	377,51	11,44	1,16	0,2551

**Tabla 8.4.3.14 y 15.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al peso de mil granos de ocho genotipos de cebada los años 1991 y 1992**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	2238,31	2238,31	198,52	0,0001
Genotipo	7	1774,99	253,57	22,49	0,0001
Año	1	1561,85	1561,85	138,52	0,0001
TxG	7	213,62	30,52	2,71	0,0132
TxA	1	17,80	17,80	1,58	0,2119
GxA	7	90,15	12,88	1,14	0,3436
TxGxA	7	77,88	11,13	0,99	0,4456

**Tabla 8.4.3.16 y 17.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al peso de mil granos de doce genotipos de cebada los años 1993, 1994, 1995 y 1996**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	4245,89	2445,89	509,33	0,0001
Genotipo	11	7327,78	666,16	79,91	0,0001
Año	3	4194,38	1398,13	167,72	0,0001
TxG	11	750,52	68,23	8,18	0,0001
TxA	3	47,30	15,77	1,89	0,1311
GxA	33	2971,80	90,05	10,80	0,0001
TxGxA	33	1145,20	34,70	4,16	0,0001

*Ajuste osmótico***Tabla 8.4.4.6.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al crecimiento relativo de coleoptilos en los ensayos con PEG de ocho genotipos de cebada.**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	1,17	1,17	16,89	0,05
Genotipo	7	5,17	0,74	10,65	0,0001
TxG	7	0,83	0,12	1,71	0,14

**Tabla 8.4.4.7.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al crecimiento relativo de coleoptilos en los ensayos permitiendo la evaporación del agua de las placas petri de ocho genotipos de cebada.**

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	33,91	33,91	491,63	0,0001
Genotipo	7	3,08	0,44	6,39	0,0001
TxG	7	1,84	0,26	3,81	0,01

*Medidas de intercambio gaseoso***Tabla 8.4.5.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la actividad fotosintética de doce genotipos de cebada cultivados el año 1996.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	8137,52	8137,52	249,09	0,0001
Genotipo	11	6702,09	609,28	67,30	0,0001
Muestreo	4	15603,61	3900,90	430,90	0,0001
TxG	11	359,36	32,67	3,61	0,0001
TxM	4	724,22	181,06	20,00	0,0001
GxM	44	5778,43	131,33	14,51	0,0001
TxGxM	44	1788,31	40,64	4,49	0,0001

**Tabla 8.4.5.2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la conductancia estomática de doce genotipos de cebada cultivados el año 1996.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	2,95	2,95	161,56	0,0001
Genotipo	11	1,81	0,16	41,29	0,0001
Muestreo	4	3,02	0,75	189,74	0,0001
TxG	11	0,20	0,02	4,58	0,0001
TxM	4	0,67	0,17	41,99	0,0001
GxM	44	2,04	0,05	11,67	0,0001
TxGxM	44	1,12	0,02	6,37	0,0001

**Tabla 8.4.5.3.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la concentración de CO<sub>2</sub> interno de doce genotipos de cebada cultivados el año 1996.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	38869,30	38869,30	4,29	0,0001
Genotipo	11	90967,71	8269,79	5,72	0,0001
Muestreo	4	342179,68	85544,92	59,17	0,0001
TxG	11	99565,81	9051,44	6,26	0,0001
TxM	4	89926,91	22481,73	15,55	0,0001
GxM	44	370633,98	8423,50	5,83	0,0001
TxGxM	44	330937,50	7521,31	5,20	0,0001

**Tabla 8.4.5.4.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la eficiencia en el uso del agua de doce genotipos de cebada cultivados el año 1996.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	87403,80	87403,80	18,52	0,0001
Genotipo	11	42284,65	3844,06	6,22	0,0001
Muestreo	4	42151,12	10537,78	17,04	0,0001
TxG	11	51922,93	4720,27	7,63	0,0001
TxM	4	102485,19	25621,30	41,43	0,0001
GxM	44	140805,64	3200,13	5,17	0,0001
TxGxM	44	131409,33	2986,58	4,83	0,0001

*Clorofilas***Tabla 8.4.6.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al contenido en clorofilas de doce genotipos de cebada.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	800,47	800,47	220,68	0,0001
Genotipo	11	774,88	70,44	11,59	0,0001
Muestreo	2	510,94	255,47	42,01	0,0001
TxG	11	39,90	3,63	0,60	0,8306
TxM	2	187,16	93,58	15,39	0,0001
GxM	22	124,11	5,64	0,93	0,5586
TxGxM	22	168,00	7,64	1,26	0,2044

*Translocación de fotoasimilados al grano***Tabla 8.4.7.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la translocación de fotoasimilados al grano de doce genotipos de cebada.**

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	11	2750,00	250,00	123,98	0,0001
Repetición	3	4,47	1,49	0,74	0,5367

*Transpiración residual y ceras epicuticulares***Tabla 8.4.8.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes al contenido hídrico inicial y área de la hoja de doce genotipos de cebada cultivados los años 1995 y 1996.**

## Contenido hídrico inicial

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	1,51	1,51	15,70	0,01
Genotipo	11	3,86	0,35	5,16	0,0001
TxG	11	1,05	0,10	1,41	0,1877

## Área de la hoja

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	141,72	141,72	8,63	0,05
Genotipo	11	1786,97	162,45	11,40	0,0001
TxG	11	180,59	16,42	1,15	0,3359

**Tabla 8.4.8.2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a la transpiración residual, contenido en ceras epicuticulares y rendimiento de doce genotipos de cebada cultivados los años 1995 y 1996.**

## Transpiración residual

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	4,57	4,57	7,95	0,05
Genotipo	11	21,30	1,94	11,23	0,0001
TxG	11	6,32	0,57	3,33	0,001

## Ceras

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	0,00036	0,00036	27,84	0,001
Genotipo	11	0,00054	0,00005	12,17	0,0001
TxG	11	0,00014	0,000013	3,33	0,001

## Rendimiento

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Tratamiento	1	129515,86	129515,86	45,30	0,0001
Genotipo	11	188990,96	17180,99	23,35	0,0001
TxG	11	31446,83	2858,80	3,89	0,0002

*Estabilidad de membrana***Tabla 8.4.9.1.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a seis tratamientos de temperatura en hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo.**

35°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	108,73	8,36	1,89	0,0632
Repetición	3	19,34	6,45	1,45	0,2420

45°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	497,43	38,26	4,93	0,0001
Repetición	3	57,00	19,00	2,45	0,0783

50°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	879,93	67,87	9,04	0,0001
Repetición	3	5,93	1,98	0,26	0,8510

51°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	6526,93	502,07	7,67	0,0001
Repetición	3	25,43	8,48	0,13	0,9420

53°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	4608,36	354,49	3,88	0,0005
Repetición	3	117,36	39,12	0,43	0,7338

55°C

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	1468,59	112,97	2,77	0,0069
Repetición	3	119,62	39,87	0,98	0,4128

**Tabla 8.4.9.2.- Resumen de los análisis de varianza correspondientes a tres tratamientos de Polietilén-glicol-6000 en hojas de catorce genotipos de cebada cultivados en el campo.**

30%

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	415,43	31,96	2,37	0,0191
Repetición	3	23,14	7,71	0,57	0,6374

40%

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	2814,87	216,53	4,55	0,0001
Repetición	3	100,77	33,59	0,71	0,5545

50%

Fuentes de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Genotipo	13	6109,09	469,93	3,85	0,0005
Repetición	3	557,91	185,97	1,52	0,2239