

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 24 ABR. 1992
ENTRADA NUM. 803

FISIOLOGIA DEL CRECIMIENTO, DESARROLLO Y PRODUCTIVIDAD
DE CEBADAS DE INVIERNO Y DE PRIMAVERA
EN AMBIENTE MEDITERRANEO

T
15
15

TESIS DOCTORAL

MARIA BELEN GARCIA DEL MORAL GARRIDO

Dpto. Biología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

BIBLIOTECA	UNIVERSITARIA
GRANADA	
Nº Documento	<u>519665775</u>
Nº Copia	<u>21216368</u>

1992

Memoria presentada por la Licenciada
Dña. María Belén García del Moral Garrido
para aspirar al grado de
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Granada, Abril de 1992

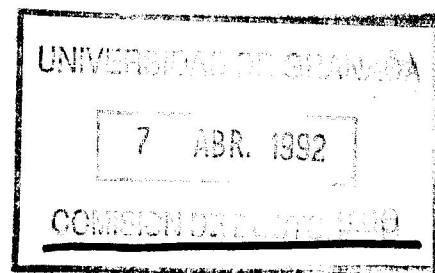


Fdo. María Belén García del Moral Garrido

Vº. Bº
EL DIRECTOR DEL TRABAJO



Fdo. Luis F. García del Moral Garrido
Prof. Titular de Fisiología Vegetal
Dpto. Biología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Granada.



Este trabajo ha sido realizado dentro de las actividades científicas que el grupo de investigación de *Fisiología de los cereales* de la Universidad de Granada mantiene con la empresa La Cruz del Campo S.A., a través de un contrato de investigación.

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a mi hermano Luis, infatigable maestro y director de esta Tesis, su forma de ser y su constante apoyo han supuesto para mí un constante estímulo como ejemplo de trabajo a imitar.

Al Dr. D. José Maria Ramos Clavero, maestro y amigo, que ha contribuido a mi formación con sus conocimientos y experiencia.

Al Dr. D. Felipe Roca de Togores, a D. Jerónimo Cejudo y a D. José Manuel Asensio, del Dpto. de Genética y Mejora de Cruzcampo, quienes han aportado el material vegetal y la infraestructura necesaria para realizar este trabajo, agradecimiento que hago extensivo a la empresa La Cruz del Campo que siempre ha apoyado estas investigaciones sobre la fisiología de la cebada.

A D. José Marinetto Quiles, por su buena disposición y colaboración en la realización de los ensayos.

A mis compañeros del grupo de investigación Fisiología de los cereales, y en especial a Pilar, M^a Angeles y Asma, por su ayuda en el trabajo de laboratorio.

A D. Luis Ibañez y D. Manuel Peláez, por su colaboración en los trabajos de campo.

A mi hermana Maria Luisa, por su inestimable ayuda en la elaboración y corrección de esta Memoria. A Marisa, quien de alguna manera también la ha hecho posible.

Finalmente, a Trini y a todos mis compañeros del Departamento de Fisiología Vegetal, que con su apoyo y amistad han contribuido a la conclusión de esta Tesis Doctoral.

A mi madre y mi hermana María Luisa,
A mi padre y mi tío Antonio,

1.- OBJETIVOS.....	15
2.- INTRODUCCION.....	18
2.1.- ORIGEN Y CLASIFICACION BOTANICA DE LA CEBADA.....	18
2.2.- DESCRIPCION DE LA PLANTA DE CEBADA.....	19
2.3.- DESARROLLO DE LA PLANTA DE CEBADA.....	20
2.3.1.- PERIODO VEGETATIVO.....	22
2.3.1.1.- Germinación y establecimiento del cultivo.....	22
2.3.1.2.- Ahijamiento.....	22
2.3.2.- PERIODO REPRODUCTIVO.....	26
2.3.2.1.-Encañado y desarrollo del dosel foliar.....	26
2.3.2.2.- Espigado y floración.....	28
2.3.3.- PERIODO DE MADURACION.....	29
2.3.4.- DESARROLLO APICAL.....	30
2.3.4.1.- Inducción y desarrollo de la inflorescencia....	31
2.3.4.2.- Control del tamaño de la espiga.....	36
2.3.4.3.- Pérdida de primordios de espiguilla.....	37
2.4.- FACTORES QUE REGULAN EL DESARROLLO DE LA CEBADA....	38
2.4.1.- Fotoperiodo.....	38
2.4.2. Temperatura.....	40
2.4.3.- Interacción fotoperiodo-temperatura.....	41
2.4.4.- Humedad.....	42
2.4.5.- Condiciones de siembra.....	44
2.4.6.- Fertilización nitrogenada.....	45
2.4.7.- Reguladores del crecimiento.....	46
2.5.- RENDIMIENTO Y COMPONENTES.....	48
2.5.1.- Componentes del rendimiento.....	50
2.5.2.- Fuentes de carbohidratos para el grano.....	53
2.5.3.- Factores que controlan el llenado de los granos..	56
2.5.4.- Procesos que limitan el rendimiento.....	58
3.- METODOS Y TECNICAS EXPERIMENTALES.....	63
3.1.-DESCRIPCION GENERAL DE LOS ENSAYOS.....	63
3.1.1.- Ensayo 1988/89 (Montes'89).....	68
3.1.2.- Ensayos 1989/90 (Montes'90 y Aeropuerto'90).....	68
3.1.3.- Ensayos 1990/91 (Montes'91 y Aeropuerto'91).....	71
3.2.- TOMA DE MUESTRAS.....	73

3.3.- PROCEDIMIENTO EN EL LABORATORIO.....	77
3.3.1.- Obtención de valores primarios.....	77
3.3.2.- Determinación de los componentes del rendimiento.	78
3.3.3.- Disección del material vegetal.....	78
3.4.- CALCULO DE LOS INDICES DE CRECIMIENTO.....	80
3.4.1.- Período vegetativo.....	81
3.4.1.1.- Valores instantáneos.....	81
A) Índice de área foliar (Leaf Area Index, LAI).....	81
B) Unidad de asimilación neta (Inverse of Leaf Area Ratio, 1/LAR).....	81
C) Biomasa o peso seco del cultivo (Crop Dry Weight, CDW).....	82
3.4.1.2.- Valores medios en un intervalo de tiempo.....	83
A) Nivel de crecimiento del cultivo (Crop growth rate, CGR).....	83
B) Índice medio de área foliar (Mean leaf area index, LAI).....	83
C) Tasa de asimilación neta (Net assimilation rate, NAR).....	83
D) Nivel de crecimiento relativo del ápice (Relative Growth Rate, RGR).....	84
3.4.2.- Período de maduración.....	85
A) Duración del área foliar (Leaf Area Duration, LAD).....	85
B) Eficiencia asimiladora durante la maduración (Grain: Leaf Ratio, G).....	86
3.5.- CALCULO DEL INDICE DE COSECHA.....	86
3.6.- CALCULO DE LOS COEFICIENTES DE SENDERO.....	87
3.7.- ESTUDIO ESTADISTICO.....	89
4.-RESULTADOS.....	91
4.1.-RENDIMIENTO Y COMPONENTES.....	95
4.1.1- COSECHA GRANO.....	95
4.1.2.- PESO DE GRANO POR PLANTA.....	99.
4.1.3.- COMPONENTES DEL RENDIMIENTO.....	104
4.1.3.1.- Número de espigas por m ²	104
4.1.3.2.- Número de espigas por planta.....	107
4.1.3.3.- Número de granos por espiga.....	110

4.1.3.4-	Peso de mil granos.....	113
4.1.3.5.-	Número de plantas por m ²	116
4.1.4.-	PESO ESPECIFICO.....	118
4.1.5.-	INDICE DE COSECHA.....	121
4.1.6.-	COMPACIDAD DE LA ESPIGA.....	123
4.1.7.-	ALTURA DE LA PLANTA.....	125
4.1.8.-	COMPARACION ENTRE LOS CINCO ENSAYOS.....	128
4.1.9.-	RELACIONES ENTRE LA PRODUCCION DE GRANO Y SUS COMPONENTES.....	134
4.1.9.1.-	Análisis por correlación.....	134
4.1.9.2.-	Análisis mediante coeficientes de sendero.....	135
4.2.-	OTRAS CARACTERISTICAS FISIOLÓGICAS.....	141
4.3.-	ESTUDIO DEL DESARROLLO DEL MERISTEMO DEL APICE DEL TALLO PRINCIPAL.....	147
4.3.1.-	Duración de los estadios de desarrollo del ápice.....	148
4.3.2.-	Estudio de la producción de primordios.....	153
4.3.3.-	Tasa de producción y porcentaje de pérdidas.....	156
4.3.4.-	Correlaciones con la producción de primordios...	163
3.4.3.-	Estudio del crecimiento del meristemo apical y de la espiga del tallo principal.....	166
3.5.-	Evolución del ahijado durante el desarrollo del cultivo.....	178
3.6.-	Análisis del crecimiento del cultivo durante las fases vegetativa y de maduración.....	188
3.6.1.-	Fase de preantesis.....	189
	A) Indices instantáneos de crecimiento.....	189
	B) Indices medios de crecimiento.....	194
3.6.2.-	Fase de postantesis.....	198
3.6.3.-	Relaciones de los índices de crecimiento con la producción de grano.....	202
3.6.7.-	Análisis de los componentes del área foliar.....	204
3.6.7.1.-	Area foliar en antesis.....	204
3.6.7.2.-	Area foliar en madurez.....	207
4.-	DISCUSION.....	211
4.1.-	Rendimiento y componentes.....	211
4.2.-	Epoca de antesis y maduración.....	219

4.3.- Desarrollo del ápice y producción de primordios...	221
4.4.- Crecimiento del meristemo apical.....	229
4.5.- Ahijamiento.....	232
4.6.- Crecimiento del cultivo.....	234
4.7.- Componentes del área foliar.....	239
5.- CONCLUSIONES.....	244
6.- BIBLIOGRAFIA.....	249

OBJETIVOS

1.- OBJETIVOS.-

Estudios comparativos del crecimiento y desarrollo de cebadas con hábito de invierno y de primavera no son abundantes en la bibliografía, debido a la dificultad de trabajar con diferente época de siembra y variedades con distinto ciclo de desarrollo. Las cebadas de invierno producen una gran cantidad de biomasa, y suelen ser de mayor rendimiento que las de primavera, debido a su ciclo más largo. El objetivo general de este trabajo ha consistido en el estudio comparativo del crecimiento y desarrollo, así como de los factores que regulan la producción de grano, de una serie de cebadas de invierno, tanto de dos como de seis carreras, en relación con cebadas de primavera. Para extraer la máxima cantidad de información y ampliar el rango de aplicabilidad de nuestros resultados, hemos realizado 5 ensayos en dos ambientes muy distintos en cuanto a su climatología, con los siguientes objetivos específicos:

1) Establecer las causas de las diferencias de productividad entre las cebadas de invierno y las de primavera, así como entre las de seis y las de dos carreras.

2) Caracterizar el crecimiento y desarrollo de los distintos tipos de cebadas, incluyendo modelos de ahijado, producción de área foliar, niveles de crecimiento, desarrollo de los componentes del rendimiento y fenología.

3) Estudiar en términos cuantitativos el crecimiento del meristemo apical en los dos ambientes, con el propósito de averiguar la influencia del genotipo y del ambiente sobre la producción y pérdida de primordios de espiguilla y su repercusión sobre el número final de granos por espiga, así como contrastar el comportamiento de los genotipos bajo diferentes condiciones ambientales y de cultivo.

4) Finalmente, el cuarto objetivo ha consistido en averiguar el comportamiento de las variedades de invierno cuando se acorta su ciclo sembrándolas como de primavera, y el de las de primavera cuando se alarga su ciclo mediante siembra otoñal, lo que posibilita extraer resultados más comparativos entre variedades y profundizar en el conocimiento de las relaciones entre el genotipo y el ambiente.

ABREVIATURAS

ABREVIATURAS

A= Area foliar por planta (cm^2)
Ah= Ahijamientos.
Ant= Antesis.
ATr= Estadío de anteras translúcidas.
AVe= Estadío de anteras verdes.
CDW= Peso seco o biomasa del cultivo (g/m^2).
CDWa= Peso seco o biomasa del cultivo en antesis (g/m^2).
CGR= Nivel de crecimiento del cultivo (g/m^2 .semana).
COMP= Compacidad de la espiga (granos/cm).
DA= Estadío de doble arruga.
DAIar= Duración del período de iniciación de primordios (días).
DAM= Días desde antesis a madurez.
DANT= Días sobre la variedad más precoz en antesis.
DMAD= Días sobre la variedad más precoz en madurez.
DSA= Días desde siembra a antesis.
DSM= días desde siembra a madurez.
EF= Estadío fenológico.
G= Proporción grano:hoja (g/m^2 .semana).
GEN= Genotipo.
IAR= Estadío de inicio de aristas.
IC= Índice de cosecha.
IE= Estadío de inicio de estambres.
IG= Estadío de inicio de glumas.
IL= Estadío de inicio de lemas.
L= Longitud meristemo apical (mm.)
LAD= Duración del área foliar (semanas).
LAI= Índice de área foliar (m^2/m^2).
LAIa= Índice de área foliar en antesis (m^2/m^2).
LAI m= Índice de área foliar en madurez (m^2/m^2).
LAIM= Índice medio de área foliar (m^2/m^2).
LRE= Longitud del raquis de la espiga (cm).
LTP= Longitud del tallo principal (cm).
Mad= Madurez.
MDS= Mínimas diferencias significativas.
MNP= Máximo número de primordios.
N= Número plantas/ m^2 .
NAh= Número de ahijamientos.
NAh1= Número de ahijamientos en el primer muestreo.
NAha= Número de ahijamientos en antesis.
NAhm= Número de ahijamientos en madurez.
NAhmax= Máximo número de ahijamientos.
NAhr= Número de ahijamientos en recolección.
NAR= Tasa de asimilación neta (g/m^2 .semana).
NE= Número de espigas.
NEP= Número de espigas por planta.
NES= Número de espigas por metro cuadrado.
NGE= Número de granos por espiga.
NH= Número de hojas.
NHPa= Número de hojas por planta en antesis.
NHPm= Número de hojas por planta en madurez.

NHTa= Número de hojas por tallo en antesis.
NHTm= Número de hojas por tallo en madurez.
NHTP= Número de hojas del tallo principal.
NHVTP= Número de hojas verdes tallo principal.
NP= Nivel de probabilidad.
NPS= Número de plantas por metro cuadrado.
NPSa= Número de plantas por metro cuadrado en antesis.
NPSm= Número de plantas por metro cuadrado en madurez.
NPr= Número de primordios en recolección.
NTa= Número de tallos en antesis.
NTm= Número de tallos en madurez.
PE= Peso específico (Kg/Hl).
PMG= Peso de mil granos (g).
PerdA= Pérdida desde máximo número de primordios a antesis.
PerdM= Pérdida de primordios desde antesis a madurez.
PerdR= Pérdida de granos desde madurez a recolección.
PerdT= Pérdida desde máximo número de primordios a recolección.
PSE= Peso seco de espigas (g).
PSH= Peso seco de hojas (g).
PSTa= Peso seco de tallos (g).
PSTo= Peso seco total (g).
PTPr= Pérdida total de primordios.
Pxx= Coeficiente de sendero.
r= Coeficiente de correlación.
Recol= Recolección.
SF= Superficie foliar (cm²).
SFHa= Superficie foliar por hoja en antesis (cm²).
SFHm= Superficie foliar por hoja en madurez (cm²).
SFHBa= Superficie foliar de la hoja bandera en antesis (cm²).
SFHBM= Superficie foliar de la hoja bandera en madurez (cm²).
SFPa= Superficie foliar por planta en antesis (cm²).
SFPm= Superficie foliar por planta en madurez (cm²).
SFTa= Superficie foliar por tallo en antesis (cm²).
SFTm= Superficie foliar por tallo en madurez (cm²).
SUP= Supervivencia de espigas (%).
TIP= Tipo de cebada.
TIPr= Tasa de iniciación de primordios.
TL= Estadío de tres lóbulos.
V= Variación estadística.
VEG= Estadío vegetativo del ápice.
W= Peso seco por planta (g).
Wm= Peso seco meristemo apical (mg).
Y= Cosecha grano (Kg/Ha).
YHa= Cosecha por hectárea (Kg/Ha).
YP= Cosecha planta (g/planta).
1/LAR= Unidad de asimilación neta (g/m²).
1/LARa= Unidad de asimilación neta en antesis (g/m²).
%Sup= Porcentaje de supervivencia de los ahijamientos.
* = Probabilidad estadística igual o inferior al 0.05
** = Probabilidad estadística igual o inferior al 0.01
*** = Probabilidad estadística igual o inferior al 0.001

INTRODUCCION

2.- INTRODUCCION

2.1.- ORIGEN Y CLASIFICACION BOTANICA DE LA CEBADA

Todas las especies cultivadas de cebada pertenecen a la especie *Hordeum vulgare* L., miembro de la tribu *Triceae* de la familia *Gramineae*.

Según las últimas opiniones (Rasmusson, 1985) la especie *Hordeum vulgare* L. consta de dos subespecies: *vulgare*, a la que pertenecen las cebadas cultivadas, y que a su vez se divide en: *H. hexastichum* L. (cebadas hexásticas o de seis carreras), y *H. distichum*, (cebadas dísticas o de dos carreras); y *spontaneum*, en la que se incluyen las cebadas silvestres, de dos carreras y de raquis frágil, que dispersan sus semillas una vez maduras. Esta última, *H. vulgare* subespecie *spontaneum*, es considerada como la progenitora de las especies cultivadas de dos y seis carreras, la cual durante el proceso de domesticación adquirió una mayor consistencia del raquis lo que impide la disgregación de la espiga en la madurez, y le permite soportar granos más gruesos, al mismo tiempo que experimentó un progresivo aumento en el número de espigas por planta y del peso de mil granos, que como veremos más adelante, son dos componentes determinantes de la cosecha en cebada.

La zona geográfica donde tuvo lugar esta domesticación se ha identificado con la región conocida como Creciente Fértil, franja situada entre los valles de los ríos Éufrates y Tigris, en Mesopotamia. No obstante, investigaciones posteriores han establecido que esta domesticación de la cebada se extendió por una inmensa zona con límite occidental en Marruecos y oriental en las altiplanicies situadas entre China, Nepal e India (Molina-Cano *et al.*, 1987). Por tanto podemos considerar que la cebada no tiene un único centro de origen, sino un conjunto de ellos.

En lo que se refiere a las cebadas españolas, existen una serie de trabajos que apoyan la hipótesis acerca de que las

cebadas de seis carreras llegaron a la península procedentes del norte de Africa (Molina-Cano et al, 1987), siendo un enigma aún por aclarar, el origen de las cebadas españolas de dos carreras, si bien existe la teoría de que podrían haber llegado desde Mesopotamia, durante el cuarto milenio a. de C., a través de Europa por vía terrestre, o bien antes por vía marítima.

2.2.- DESCRIPCION DE LA PLANTA DE CEBADA

La cebada es una planta anual de tallo hueco, cilíndrico y nudoso, con hojas envainadoras, de disposición dística en cada nudo. Su sistema radicular es fasciculado y más bien superficial, localizándose aproximadamente el 60% del peso de las raíces en los primeros 25 cm. del suelo y no superando, por lo general, los 120 cm. de profundidad.

Hasta la fase de encañado no presenta verdaderos tallos, sino pseudotallos formados por las vainas de las hojas, las cuales recubren las yemas terminales. Las hojas, de color verde oscuro, son paralelinervias y tienen de 16 a 24 nerviaciones que se anastomosan en el ápice. Están formadas por dos partes: la vaina basal, enrollada alrededor del tallo, y el limbo. Entre ambas hay una corta lígula dentada, de consistencia membranosa cuya misión es impedir que la lluvia o los insectos lleguen a los tejidos meristemáticos de la base de la vaina. A ambos lados de la lígula se desarrollan dos estípulas, las aurículas, que se entrecruzan por delante del tallo. Estas son de menor tamaño en la primera hoja que presenta un ápice obtuso y difiere morfológicamente de la última, u hoja bandera, que tiene un limbo más pequeño y una vaina bien desarrollada para proteger a la espiga antes de su emergencia.

Las flores de la cebada forman una inflorescencia parcial o espiguilla que se inserta en un eje articulado, el raquis, compuesto de una serie de entrenudos, cada uno de los cuales porta una triada de espiguillas unifloras y constituyen una espiga. La espiguilla está protegida por las glumas, que son dos bracteólas estrechas, unidas directamente al raquis. La flor, muy

reducida, consta de tres estambres y un pistilo con dos estigmas plumosos; también posee dos lodículas que se interpretan como restos del verticilo periántico interno. Este conjunto está protegido en la parte superior por la pálea y en la inferior por la lema, la cual se prolonga en una larga arista. Este apéndice es muy áspero por presentar numerosos dientecillos curvados, y posee una función protectora, asimiladora y de excreción de agua durante la maduración del grano.

Atendiendo a la fertilidad de las espiguillas laterales de la cebada, podemos distinguir dos grupos de variedades:

- variedades hexásticas o de seis carreras, cuando las tres flores que constituyen la triada son fértiles y,

- variedades dísticas o de dos carreras, si la flor central de la triada es completamente fértil, y las dos laterales son de menor tamaño y estériles.

El grano es un fruto monospermo, seco e indehiscente, denominado cariósido. Cuando las paredes del ovario se funden íntimamente con la superficie interior de las páleas, dan lugar a un grano vestido, en cuya base está el embrión que, mediante el escutelo, actúa de haustorio de un endospermo amiláceo bien desarrollado, en el que también hay proteínas solubles. En las variedades de seis carreras, los granos procedentes de las espiguillas laterales son, en general, de tamaño algo más pequeño y de forma alabeada.

2.3.- DESARROLLO DE LA PLANTA DE CEBADA

Resulta de especial importancia caracterizar el desarrollo del cultivo, ya que los cambios ontogénicos tienen efectos importantes sobre el crecimiento (Kirby et al., 1989) y explican el efecto de las condiciones ambientales sobre los componentes del rendimiento (Appleyard et al., 1982).

El tiempo transcurrido desde la emergencia de la planta de cebada hasta su madurez en las condiciones de la Península Iberica es variable. Así, en las cebadas de primavera de siembra primaveral puede ser de 130 a 180 días, si estas se siembran en otoño de 180 a 210 días, y en las cebadas típicamente invernales es de 240 a 270 días (Molina-Cano, 1989).

El desarrollo de la cebada es un proceso continuo que puede ser dividido en una serie de etapas que se suceden cronológicamente, donde cada una de ellas condiciona a las siguientes, y se caracteriza por el crecimiento de unos determinados órganos. Así, en el periodo vegetativo se produce el crecimiento de raíces y hojas junto con el ahijamiento y la organización del meristemo apical, fenómenos cuya intensidad se encuentra regulada por la distribución de asimilados dentro de la planta. El periodo reproductivo recoge la diferenciación de la inflorescencia y la rápida elongación de los tallos que se convierten en los principales competidores por los asimilados, aunque el crecimiento radical aún continúa y se completa la expansión de las hojas superiores. El crecimiento de los tallos cesa pronto tras la antesis y, en el periodo de maduración, los únicos órganos que se desarrollan son los granos, hacia los que se dirigen los carbohidratos fotosintetizados y los procedentes de las reservas almacenadas en los tallos y vainas foliares. A lo largo de estas etapas se producen una serie de cambios fisiológicos y morfológicos que conducen a la sucesiva aparición de los distintos componentes del rendimiento: número de tallos fértiles por planta, número de granos formados por espiga y peso medio de los granos (García del Moral y Ramos, 1989).

Las diferentes tasas de desarrollo entre cebadas de primavera e invierno son debidas principalmente a la sensibilidad al fotoperiodo y a la temperatura, aunque el estrés hídrico puede alterar la respuesta ante estos factores (Ellis y Russell, 1984).

2.3.1.- PERIODO VEGETATIVO

2.3.1.1.- Germinación y establecimiento del cultivo

Periodo comprendido entre la germinación de las semillas y la formación de las plántulas con tres hojas hasta que empiezan a ahijar.

La germinación es el paso de vida latente a vida activa. En esta etapa las semillas sufren un proceso de imbibición, lo que provoca un aumento de tamaño del embrión y que éste se vuelva turgente (Briggs, 1978). El primer indicio de la germinación es la emergencia de la coleoriza, seguida rápidamente por la aparición de la radícula. A continuación tiene lugar una fase de modificación e hidrólisis de los componentes almacenados en la semilla, cuya mayor parte se localiza en el endospermo, si bien pequeñas cantidades de sacarosa y rafinosa se encuentran en el embrión. Estos azúcares se consumen durante las primeras 24-48 horas del inicio de la germinación (Briggs, 1978).

Una vez que se han desarrollado las jóvenes raíces primarias, la planta puede alimentarse del suelo por sí misma, ya agotadas las reservas del grano. Esto ocurre en la nascencia, cuando la primera hoja atraviesa el coleóptilo siendo visible a nivel del suelo recubriendo la plúmula y crecen las raíces primarias.

2.3.1.2.- Ahijamiento

Esta fase comienza cuando la primera hoja, aún enrollada atraviesa el coleóptilo, y finaliza cuando los pseudotallos formados por las vainas de las hojas se encuentran totalmente erguidos. Esta etapa es de especial importancia para el desarrollo del cultivo, puesto que la capacidad de ahijamiento va a determinar, en los cereales, el número final de espigas (Kirby y Faris, 1972; Ramos *et al.*, 1982; García del Moral *et al.*, 1991). Durante esta fase también se va determinar otro de los componentes de la cosecha, el número de granos por espiga, al coincidir el

final de la misma con el estadio de desarrollo del meristemo apical en el que se alcanza el máximo número de primordios florales (Kirby y Appleyard, 1986).

Cuando la siembra es superficial es el propio coleóptilo el que perfora el suelo, permitiendo que salga la primera hoja. En siembras más profundas emerge del coleóptilo, cuando aún está situado bajo tierra, un tallo rizomatoso, que es el que saldrá a la superficie, y del cual emergerán las hojas consecutivamente. Se considera que una hoja está completamente desplegada cuando la lígula ha emergido de la vaina de la hoja precedente, o bien es visible la siguiente hoja todavía enrollada (Tottman y Makepeace, 1979).

Gradualmente se forma a nivel del suelo un engrosamiento del pseudotallo llamado nudo de ahijamiento, formado por un número variable de yemas axilares, a partir de las cuales se van a producir los tallos y las hojas. A partir de este nudo de ahijamiento comenzarán a surgir, dirigiéndose hacia abajo, las raíces adventicias que constituyen el sistema radicular verdadero de la planta.

En la cebada existe una secuencia característica de producción y ordenación de los tallos debido a que estos se originan a partir de las yemas situadas en la axila de cada hoja, incluyendo el coleóptilo (Kirby y Appleyard, 1984, 1986). Estas yemas no se forman en las hojas situadas en la base de aquellos entrenudos que elongarán durante el encañado, con excepción de la hoja del entrenudo más bajo y, ocasionalmente de la situada por encima de ella (Kirby y Appleyard, 1984, 1986). Esta es la razón de que las cebadas de invierno ahijen más que las de primavera, ya que para un mismo número de entrenudos poseen una mayor cantidad de hojas. En efecto, mientras en las cebadas de primavera se forman de 2 a 5 tallos, en las de invierno normalmente aparecen entre 5 y 10 (Wych *et al.*, 1985; Kirby y Appleyard, 1986). Análogamente y dentro de una misma forma, las variedades de 2 carreras ahijan más que las de 6 (Kirby y Riggs, 1978).

Los tallos formados en la axila de las hojas del tallo principal se denominan tallos primarios. En la axila de su primera hoja (denominada profilo) pueden originarse, a su vez, yemas que darán lugar a nuevos tallos hijos, llamados secundarios, y que normalmente sólo originaran brotes herbáceos débiles o terminados por una pequeña espiga tardía (Briggs, 1978; Kirby y Appleyard, 1986). Eventualmente y en plantas muy espaciadas, sobre los tallos secundarios pueden desarrollarse incluso pequeños brotes terciarios.

Los tallos hijos normalmente producen menor cantidad de hojas que el tallo principal, posiblemente porque poseen menor periodo de iniciación de hojas al diferenciarse más tarde. Así Cannell (1969) señala solamente cinco hojas en cada tallo hijo primario, comparado con las nueve que posee el tallo principal de la misma planta.

El porte de la planta durante la fase de ahijamiento varía, según la variedad y las condiciones de cultivo, desde completamente rastrero a completamente erecto, siendo bastante típico el porte rastrero en las cebadas de invierno, que suelen tener en esta fase, además, las hojas estrechas y rizadas (Molina-Cano, 1984).

El número de tallos formados en un cultivo de cebada es un factor de especial importancia para la obtención de una buena cosecha. En los cultivos de cebada en nuestra región, el número de tallos hijos producidos por planta aumenta rápidamente poco después del establecimiento del cultivo, alcanzando un máximo justo al finalizar el encañado, y disminuyendo posteriormente hasta la antesis, estabilizándose desde este momento hasta la recolección (García del Moral *et al.*, 1984).

El desarrollo de los brotes hijos parece estar regulado por el equilibrio hormonal de la planta y por el suministro de asimilados (Sharif y Dale, 1980). Cuando los tallos hijos alcanzan un peso entre 4 y 7 μg entran en una fase de rápido crecimiento, sustentado por las hojas y raíces del tallo principal (Fletcher y

Dale, 1974), ya que los hijos no se independizan de éste hasta desarrollar tres hojas maduras, encontrándose envueltos por las vainas foliares hasta que superan los 40 cm de longitud. Sin embargo, la emergencia de los tallos hijos no asegura su supervivencia, ya que después de formados, una gran cantidad de ellos mueren frecuentemente en condiciones de campo (Simmons et al., 1982; García del Moral et al., 1984; Davidson y Chevalier, 1990). Para la cebada existe un periodo crítico en el que se decide el porcentaje de tallos que van a producir espiga. Bajo las condiciones de los secanos de Andalucía, los tallos hijos deben presentar al final del encañado un tamaño superior a la tercera parte del tallo principal, ya que en caso contrario no son lo suficientemente competitivos frente a otros órganos en crecimiento y mueren sin diferenciar espigas (García del Moral et al., 1984). Este fenómeno parece depender de que los tallos formados sean capaces de situar sus hojas en las capas superiores mejor iluminadas del dosel foliar, para captar la suficiente cantidad de luz que asegure su crecimiento (Biscoe et al., 1975).

La magnitud del ahijamiento depende de la variedad de cebada y está fuertemente influenciada por las condiciones ambientales durante el crecimiento, así como por el estado hídrico, N, y densidad de siembra (Thorne, 1962; Cannell, 1969; Clement Grandcourt y Prats, 1969; Willey y Holliday, 1971; Kirby y Faris, 1972; Briggs, 1978; Simmons et al., 1982). La capacidad de producción de tallos se puede entender como un mecanismo de compensación, destinado a un máximo aprovechamiento de las disponibilidades nutritivas del suelo. Un buen nivel de ahijamiento es un caracter deseable en ambientes secos, ya que las variedades con alto y poco variable número de tallos hijos por unidad de área tienden a poseer una gran cosecha de grano (Ramos et al., 1982; Hadjichristodoulou, 1985).

2.3.2.- PERIODO REPRODUCTIVO

2.3.2.1.-Encañado y desarrollo del dosel foliar

Durante esta etapa se determina el número de tallos hijos que producen espiga, mientras que el resto retrasan su crecimiento o incluso lo detienen.

Cuando las condiciones climáticas son favorables, los entrenudos empiezan a crecer en longitud, desarrollándose en cada nudo una hoja. Las vainas foliares se alargan y por reabsorción del tejido central del entrenudo aparece la cavidad medular. Esta es particularmente grande en la cebada, lo que determina que este cereal sea, entre los más comunes, el menos resistente al encamado. El intervalo de tiempo entre la emergencia de hojas consecutivas varía con la temperatura (Gallagher, 1979), existiendo una relación lineal entre número de hojas y tiempo térmico, definido como la temperatura acumulada por encima de una temperatura base de 0°C (Baker et al., 1980; Cao y Moss, 1989a). Algunos autores sugieren que la tasa de aparición de hojas en cultivos de trigo y cebada, depende directamente de la tasa a la cual cambia el fotoperiodo durante la emergencia de la planta (Baker et al., 1980; Kirby et al., 1982, 1985; Ellis y Russell, 1984). En trabajos realizados con trigo y cebada, bajo condiciones controladas, Cao y Moss (1989a, 1989b, 1989c) han determinado el efecto de la temperatura y del fotoperiodo sobre la tasa de aparición de hojas y el filocrón (número de grados-día entre la aparición de hojas sucesivas), demostrando que al aumentar la longitud del día, la tasa de aparición de hojas aumenta, y el filocrón disminuye, ambos de forma curvilínea. Es decir, cuando aumenta la longitud del día, se necesitan menos grados-día para producir una hoja, lo que coincide con lo descrito por Baker et al. (1980) y Kirby y Perry (1987) para plantas de trigo en condiciones de campo. El filocrón de trigo y cebada cultivados en ambientes naturales varía con la fecha de siembra (Kirby et al., 1985; Kirby y Perry, 1987). Baker et al. (1980) y Kirby et al. (1982) sugieren que esto es debido a que el filocrón es fijado por la tasa de cambio en la longitud del día en el momento de la

emergencia del cultivo. La cebada es más sensible que el trigo al efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la aparición de hojas y tiene tasas más elevadas (Cao y Moss, 1989a, 1989b, 1989c). Recientemente, Mitchel et al. (1991), han desarrollado varios modelos para predecir la emergencia de la hoja bandera en cultivos de trigo, concluyendo que existe una compensación entre la formación de primordios foliares en el ápice y la emergencia de la hoja, lo que asegura que el área foliar alcance su máximo desarrollo, en un área determinada, más o menos en la misma fecha.

La magnitud alcanzada por el área foliar en los cereales depende del número de primordios foliares que se produzcan por el meristemo apical; de la duración del periodo durante el que estos primordios puedan diferenciarse en hojas; de la velocidad de crecimiento y expansión de esas hojas; y, finalmente, del tiempo en que permanezcan verdes. El estrés hídrico puede reducir considerablemente la tasa de expansión foliar dando lugar a bajos índices de área foliar (Hsiao et al., 1976). La tasa de expansión foliar también depende de la radiación, fotoperiodo y disponibilidad de nutrientes (Friend et al., 1962; Chonan, 1971). La abundancia de nitrógeno y humedad también favorecen la expansión de las hojas, por lo cual la fertilización nitrogenada incrementa el área foliar, mientras que la sequedad la deprime. Por el contrario, a partir de la expansión completa de las hojas, las elevadas temperaturas aceleran su senescencia, disminuyendo el índice de área foliar y la interceptación de luz.

Legg et al. (1979) evaluaron en cebada la importancia relativa del área foliar y la tasa de fotosíntesis bajo diferentes tratamientos hídricos. Sus resultados muestran que el descenso en la cantidad de radiación interceptada fue el factor más importante en la reducción del rendimiento.

Durante esta fase existe gran competencia entre los tallos portadores de espiga y el resto, absorbiendo los primeros todos los nutrientes a expensas de los demás, que mueren. Tradicionalmente también se ha sugerido que al aumentar el sombreado de los tallos más jóvenes por el desarrollo del dosel

foliar, se inicia la prematura senescencia de los tallos (Kirby y Faris, 1972). Por el contrario, Lauer y Simmons (1989) sugieren que la mortalidad de los tallos no está motivada por falta de luz, sino más bien por una respuesta fotomorfogénica a la calidad de la luz filtrada por el dosel foliar, por lo que el sombreado no sería un factor primordial, sino que juega un papel adicional en la senescencia de los tallos de cebada. Kirby y Riggs (1978) y Lauer y Simmons (1989) han observado que un indicador temprano de la inminente muerte de los tallos es la disminución en la tasa de aparición de las hojas, siendo esta la primera señal visible de que los tallos no van a sobrevivir. De la misma forma las hojas de los tallos que van a morir se sitúan a una altura no superior a 10 cm del suelo, mientras que las hojas superiores de los tallos que van a sobrevivir alcanzan una altura de 20 a 25 cm. Los ápices de los tallos que no sobreviven permanecen cerca de la superficie del suelo, indicando que en estos tallos ocurre una pequeña elongación. No obstante, las diferencias encontradas entre la altura de las hojas de los tallos que sobreviven y los que no, comienzan a aparecer a los 28 días después de la siembra, lo que indica que la diferente altura alcanzada por las hojas de los tallos que no van a sobrevivir, son una consecuencia y no una causa de la senescencia de los tallos (Lauer y Simmons, 1989).

En esta fase hay un crecimiento muy activo en tamaño y peso, por lo que la planta es muy sensible a la sequía y a la fertilización nitrogenada (Clement Grandcourt y Prats, 1969).

Esta fase del desarrollo termina en el momento de la diferenciación de los estigmas, cuando aparecen las aristas de las espigas ya engrosadas, siendo su duración muy estable, unos 30 días.

2.3.2.2.- Espigado y floración

La velocidad de crecimiento de la planta alcanza en esta fase su valor máximo, al mismo tiempo que se elabora gran cantidad de materia seca. Las espiguillas finalizan su desarrollo y maduran los órganos sexuales. La floración o antesis coincide generalmente

con el inicio de la emergencia de la espiga (Briggs, 1978) y a efectos prácticos, suele registrarse mediante la aparición de los ápices de las aristas por encima de las aurículas de la hoja bandera. La oportuna emergencia de la espiga es crucial para obtener una cosecha máxima y una buena calidad del grano (Beech y Norman, 1971). La fecundación se realiza antes de la apertura de la flor, mientras la espiga está aún dentro de la vaina y el grano comienza a crecer a los pocos días. Después de un par de semanas de producida la fecundación el grano alcanza su tamaño definitivo, aunque su contenido es blanco (grano lechoso).

2.3.3.- PERIODO DE MADURACION

Una vez que la espiga ha emergido completamente, el interior del grano que posee consistencia lechosa se endurece progresivamente, mientras que hojas y espigas amarillean y los tallos se secan, finalizando la transformación de azúcares en almidón y la incorporación de sustancias nitrogenadas en el endospermo y embrión. En este periodo se decide el tercer y último componente de la cosecha en cebada, el peso final de los granos.

El almidón acumulado en los granos proviene de la fotosíntesis mientras estos están creciendo (la cual a su vez está regida por clima, riqueza del suelo y abono nitrogenado), pero también de la migración de otras sustancias acumuladas en fases anteriores, para lo que se requiere agua (García del Moral y Ramos, 1989). Si no hay bastante agua se produce el fenómeno de asurado o aspecto arrugado de los granos (Clement Grandcourt y Prats, 1969).

La cebada se considera madura cuando la planta está completamente seca, amarilla y el grano endurecido no muestra marcas al ser arañado. Esta es la madurez en el campo o disponibilidad para la recolección que no tiene correspondencia con el concepto de madurez fisiológica, en la que del 95 al 100% de los granos pueden germinar. Este periodo suele durar un mes aproximadamente.

2.3.4.- DESARROLLO APICAL

Durante el desarrollo del meristemo apical se forma todo el conjunto de hojas y espiguillas de la planta. La duración de este proceso de desarrollo en nuestra región varía desde 50 días en cultivos de primavera hasta 200 en las de invierno.

El meristemo apical inicia entre 8 y 15 primordios de hojas, dependiendo del genotipo y fecha de siembra, formando a continuación los primordios de espiguilla, que en la cebada van a ser alrededor de 40. Cada uno de estos primordios de espiguilla se diferenciará en una espiguilla media y dos laterales (estas últimas estériles en las cebadas de 2 carreras), presentando cada una de ellas una sólo flor (Bonnett, 1983).

Un aspecto muy interesante de la fenología de los cereales lo constituye el que todas las espiguillas fértiles de una espiga florecen casi al mismo tiempo. Esta peculiaridad del desarrollo reproductivo es adquirida durante las fases de iniciación de la espiga, ya que aunque pueden transcurrir varios días o incluso algunas semanas, entre la iniciación de la primera y última espiguilla, los primordios florales crecen y se desarrollan con diferentes velocidades (Gallagher, 1979b; Kirby y Appleyard, 1984). De esta manera, cuando se produce la antesis, todas las espiguillas poseen aproximadamente el mismo tamaño y se encuentran en idéntico estadio de desarrollo (Bonnet, 1983; Kirby y Appleyard, 1984). Esta tendencia hacia la sincronización de la floración y, por tanto, del desarrollo del grano, es una característica importante de muchos cereales, al permitir que un elevado número de frutos puedan competir dentro de la inflorescencia en condiciones relativamente iguales (Evans y Wardlaw, 1976).

Al mismo tiempo que se diferencia la espiga del tallo principal tiene lugar la iniciación y crecimiento de los tallos hijos. El meristemo apical de cada uno de ellos posee todo el potencial para diferenciar una espiga de la misma forma que el tallo principal, pero la iniciación de su espiga es más rápida ya

que en los tallos hijos se forman menos primordios de hoja en el ápice que en el tallo principal. De esta forma, el desarrollo de la espiga en el tallo principal y los ahijamientos tiende a sincronizarse, y la antesis puede tener lugar en todas las espigas de la planta casi al mismo tiempo (Gallagher, 1979; Kirby y Appleyard, 1984).

2.3.4.1.- Inducción y desarrollo de la inflorescencia.

a) Estadio vegetativo.

Comienza cuando emerge la primera hoja y finaliza cuando en el meristemo apical aparecen los primordios de espiguillas en la fase de doble arruga (Landes y Porter, 1989).

Durante la fase vegetativa, el meristemo apical presente en el embrión del grano, por divisiones sucesivas sólo produce primordios foliares, teniendo aproximadamente 0.2 mm. de longitud y una forma de cono redondeado (domo). Para poder observarlo es necesario retirar las hojas que lo envuelven, ya que durante el desarrollo vegetativo y gran parte del reproductivo, se encuentra situado en la base de los pseudotallos, a pocos milímetros por encima del nudo de ahijamiento (Bonnett, 1983; Kirby y Appleyard, 1986).

A medida que crece el meristemo apical, aumenta la velocidad de formación de primordios siendo esta mucho mayor que su capacidad para diferenciarse en hojas, por lo que se acumulan en el ápice. Sin embargo, pronto se inician algunas arrugas que constituirán primordios de espiguillas, comenzando de esta manera la diferenciación floral. El domo vegetativo en este momento posee un tamaño aproximado de 0.5 mm (estadio vegetativo tardío) (Bonnett, 1983; Kirby y Appleyard, 1986).

b) Estadio de doble arruga.

Comienza cuando en el meristemo apical se observan una serie de pliegues, cada uno formado por dos primordios, uno floral

(el superior) y otro foliar (el inferior). Estos pliegues o arrugas se extienden circularmente sobre el meristemo apical. Al desarrollarse el meristemo, el crecimiento más rápido de los primordios florales determina la obliteración de los primordios foliares de la base, que al parecer, originarán el entrenudo del raquis (Kirby, 1977; Kirby y Appleyard, 1986).

Este estadio suele tomarse como el marcador de la transición entre la fase vegetativa y reproductiva (Kirby, 1973; 1977; Bonnett, 1983; Kitchen y Rasmuson, 1985; Kirby y Appleyard, 1986). En esta fase, el meristemo tiene alrededor de 1 mm de largo, y la planta de cebada posee entre 4 y 9 hojas emergidas sobre el tallo principal, dependiendo de la variedad y época de siembra (Kirby y Appleyard, 1986).

c) Estadio de tres lóbulos.

En esta fase cada una de las arrugas formadas en el estadio anterior se diferencian en tres protuberancias o lóbulos, cada una de las cuales dará lugar a una hilera de espiguillas. En las variedades de seis carreras los tres lóbulos se desarrollan de igual forma, mientras que en las variedades de dos carreras los lóbulos laterales son estériles. En este estadio, la longitud del meristemo apical está próxima a 1.5 mm y la planta de cebada presenta entre 5 y 9 hojas sobre el tallo principal, dependiendo de la fecha de siembra y variedad (Kirby y Appleyard, 1986).

d) Estadio de inicio de las glumas.

Tanto esta fase como las siguientes se caracterizan por la aparición de las diferentes estructuras sobre las espiguillas centrales. Las primeras estructuras que se diferencian son las glumas (las dos brácteas que rodean a la espiguilla), que aparecen como dos protuberancias cónicas a cada lado de las ondulaciones anteriores. En esta etapa los primordios de glumas presentan un tamaño muy pequeño, observándose mejor en la vista de *frente* que en la de *perfil*. La duración de esta fase es muy corta, dos o tres días, por lo que suele solaparse con la siguiente. La planta en

esta etapa posee entre 5 y 10 hojas sobre su tallo principal, dependiendo de la fecha de siembra y de la variedad (Kirby y Appleyard, 1986).

e) Estadio de inicio de las lemas

Comienza cuando sobre el meristemo apical aparecen los esbozos de las lemas. En visión lateral, estos primordios de lemas se observan como unos pliegues redondeados que aparecen en la base del primordio floral, envolviéndolo. Vistos de frente se observan como una estructura que se extiende alrededor y por detrás del primordio floral. Durante esta fase, el ápice del tallo continúa aún produciendo primordios de espiguillas y las espiguillas laterales pueden ya ser identificadas claramente como estructuras separadas. Posteriormente, en las variedades de dos carreras, el desarrollo de las espiguillas laterales se hace más lento que en las de seis, quedando incompletas (Briggs, 1978; Kirby y Riggs, 1978; Bonnett, 1983).

En este estadio el meristemo apical posee unos 2.5 mm de longitud y la planta presenta en su tallo principal entre 5 y 10 hojas, dependiendo del genotipo y fecha de siembra (Kirby y Appleyard, 1986).

f) Estadio de inicio de los estambres.

El inicio de esta fase está marcado por la aparición de los esbozos de los estambres, visibles como tres protuberancias esféricas, y nos indica que la diferenciación de la espiguilla casi se ha completado. Poco después comenzarán a formarse el primordio del carpelo, así como el resto de las estructuras de la espiguilla, es decir, lodículas, raquilla y pálea, aunque estas son difícilmente observables, al quedar ocultas por los estambres y carpelos. La planta en esta fase tiene entre 6 y 11 hojas en el tallo principal, dependiendo de la fecha de siembra y variedad (Kirby y Appleyard, 1986).

g) Estadio de inicio de las aristas.

Durante esta fase se van a iniciar las aristas en las lemas de las espiguillas, comenzando la diferenciación en las espiguillas centrales. Alcanzada esta fase, el meristemo apical deja de producir primordios, por lo que en este estadio se alcanza el máximo número de primordios florales y queda fijado en la cebada el número potencial de granos por espiga.

En vision lateral, el primordio de la arista tiene forma de un pequeño cuerno que crece desde la lema, curvándose sobre el primordio de los estambres. La espiga de las variedades de dos carreras en este momento posee alrededor de 45 primordios de espiguilla en la misma fase de desarrollo; únicamente en el ápice y en la base de la espiga los primordios se encuentran en estadios menos avanzados (Cottrell et al., 1985). En los genotipos de seis carreras, las espiguillas laterales se forman de manera similar, pero más tardíamente que la central (Kirby y Riggs, 1978; Bonnett, 1983).

La visión lateral del ápice nos muestra que la arista se produce por desarrollo del extremo de la lema y alcanza rápidamente una longitud similar a la de la espiga. En este momento, la joven espiga posee unos 3 mm de longitud, y la planta presenta entre 7 y 12 hojas emergidas sobre el tallo principal, según la época de siembra y la variedad (Kirby y Appleyard, 1986). En general, suele coincidir con el final de la fase de ahijamiento.

Posteriormente, un número variable de espiguillas interrumpen su desarrollo, no llegando a ser fecundadas en la antesis, lo cual va a reducir el número de granos por espiga, y por tanto el rendimiento en la cebada.

h) Estadio de anteras translúcidas.

Tras el estadio de máximo número de primordios, tiene lugar la diferenciación de los restantes órganos que componen la

espiguilla. En primer lugar se observa como los estambres crecen muy rápidamente, siendo las anteras translúcidas y observándose ya claramente divididas en cuatro lóbulos que rodean parcialmente al carpelo. En el ápice del carpelo se distinguen dos protuberancias que corresponden a los inicios de estilos y estigmas. La pálea encierra parcialmente al carpelo y a los estambres, observándose también la raquilla en desarrollo entre pálea y lema.

En las cebadas de dos carreras, la espiguilla central se encuentra flanqueada por dos espiguillas laterales estériles, mientras que en las de seis carreras las espiguillas laterales se desarrollan de forma similar a la central (Kirby y Riggs, 1978; Kirby y Appleyard, 1986).

i) Estadio de anteras verdes.

Cuando los estambres han crecido hasta alcanzar 1 mm de longitud se vuelven de color verde brillante, pudiéndose observar por encima de la lema y pálea que aún no han crecido lo suficiente como para cubrirlos. En este estadio tiene lugar la meiosis, sincrónicamente en las anteras y en el carpelo. La espiga está aún encerrada en la vaina de la última hoja y posee una longitud aproximada de 2.5 cm, mientras que las anteras poseen entre 1.2 y 1.8 mm de longitud, dependiendo de la variedad. Cualquier eventualidad que afecte al desarrollo de las divisiones celulares, que tienen lugar activamente durante esta fase, puede conducir a esterilidad floral y disminuir el número de granos formados por espiga. La planta en este momento es particularmente sensible al estrés hídrico, que puede conducir a esterilidad de los granos de polen (Kirby y Appleyard, 1986).

j) Estadio de anteras amarillas.

Cuando las anteras maduran y se forman los granos de polen, su color se vuelve amarillo, frecuentemente con manchas oscuras. De forma paralela, el carpelo se diferencia y desarrolla los dos estigmas plumosos, mientras que la lema y la pálea crecen hasta cubrir los órganos sexuales. Este estadio termina con la

anthesis, que comienza en las espiguillas de la parte central de la espiga y se extiende hacia los extremos, completándose en uno a cuatro días (Bonnett, 1983; Kirby y Appleyard, 1986).

2.3.4.2.- Control del tamaño de la espiga.

En la cebada, el desarrollo de la espiga es el resultado de un exacto equilibrio entre el suministro de asimilados y su demanda por otras partes en crecimiento, el cual depende de las modificaciones causada por los factores internos y ambientales en los niveles de nutrientes inorgánicos, fotosintetizados, agua y fitohormonas. Además, durante la fase de formación de primordios florales, el ápice del meristemo carece de tejido vascular diferenciado y los nutrientes deben moverse desde los tejidos subyacentes por difusión a través de las células meristemáticas. Esto crea un gradiente nutritivo dentro de la propia inflorescencia y obliga a competir entre sí a las espiguillas de la base y del ápice del meristemo, conduciendo a la muerte por inanición de un número variable de las espiguillas terminales, menos competitivas frente a las de la base y centro de la espiga (Kirby, 1973; Gallagher, 1978; Cottrell *et al.*, 1983; Kirby y Appleyard, 1986; García del Moral *et al.*, 1991a).

La iniciación floral se encuentra solapada con el crecimiento de las hojas y la producción de tallos, que durante la mayor parte de su crecimiento dependen en gran medida de la translocación de asimilados, al encontrarse encerrados por las vainas de las hojas más antiguas y mostrar una fotosíntesis muy restringida, lo cual les convierte en potentes competidores frente a las espigas (Kirby, 1973; Wych *et al.*, 1985). Experimentalmente, la competencia por los asimilados puede reducirse retirando órganos en crecimiento y observando las modificaciones producidas en los demás. Así se ha encontrado que la retirada de un cierto número de ahijamientos en la planta de cebada conduce a un incremento en el número de granos en la espiga del tallo principal, presumiblemente porque la reducción en la competición por los recursos disponibles permite que se inicien más espiguillas y que sobrevivan en mayor proporción (Kirby y Jones,

1977; Jones y Kirby, 1977). Esta hipótesis se encuentra apoyada por el hecho de que la producción de pocas hojas se encuentre bien correlacionada con un mayor número de granos por espiga en un elevado número de variedades de cebada, tanto de 2 como de 6 carreras (Dale y Wilson, 1978). No obstante, hay que considerar que la escisión de un órgano puede alterar no sólo la competición por los asimilados sino también la producción y distribución de fitohormonas, modificando así el crecimiento potencial de otras partes de la planta (Kirby y Faris, 1970).

2.3.4.3.- Pérdida de primordios de espiguilla.

Está bien establecido que un número más o menos elevado de primordios se pierden desde el estadio de inicio de las aristas (máximo número de primordios en la cebada) hasta antesis (Ellis y Kirby, 1980; Russell *et al.*, 1982; Ellis y Russell, 1984; Jones y Allen, 1986; García del Moral *et al.*, 1991a). Durante este periodo tanto el tallo como el raquis de la espiga se desarrollan muy rápidamente, demandando una importante cantidad de asimilados, lo que sugiere que el aborto de espiguillas puede ser resultado de una intensa competencia por los asimilados (Gallagher *et al.*, 1976; Kirby, 1977; Ellis y Kirby, 1980; Cottrell *et al.*, 1985; Sibony y Pinthus, 1988; García del Moral *et al.*, 1991a). Jones y Allen (1986) también sugieren que la duración de la fase crítica de supervivencia de las espiguillas viene determinada por la emergencia de un número de hojas determinado, el cual solamente puede ser alterado en una variedad particular mediante cambios en la fecha de siembra.

La mayoría de estas pérdidas se deben a la degeneración de espiguillas del ápice y de la base de la espiga y ocurren entre el final del estadio de primordio de aristas y la antesis (Ellis y Russell, 1984; Cottrell *et al.*, 1985; Sibony y Pinthus, 1988; García del Moral *et al.*, 1991a). Este fenómeno parece deberse a que la formación de estas espiguillas de la base y del ápice coincide con la máxima tasa de elongación del tallo y de la espiga, lo que conduce a una mayor competencia por los metabolitos disponibles, causando la muerte de algunas de las espiguillas que

están desarrollándose (Darwinkel, 1979). Ello, a su vez, sugiere que el aborto de espiguillas puede depender de un control genético más que ambiental y si esto es así, la muerte de algunas espiguillas parece inevitable, por lo que tratar de aumentar el número de granos por espiga en la cebada reduciendo el aborto de espiguillas puede no ser factible (Cottrell et al., 1985).

En el sur de España ha sido encontrada una estrecha relación entre el máximo número de primordios de espiguilla y la duración de los estadios de inicio de lemas, inicio de estambres e inicio de las aristas, lo que parece ser responsable de las diferencias encontradas en el máximo número de primordios entre diversos genotipos con distinta precocidad (García del Moral et al., 1991a). También Kitchen y Rasmusson (1983) han encontrado buenas correlaciones entre la duración del periodo de iniciación de espiguillas y el máximo número de primordios en 10 variedades de cebada de diversos genotipos y orígenes, pero como estos autores no dividen la fase de iniciación de espiguillas en los 5 estadios que lo constituyen: tres lóbulos; inicio de glumas; inicio de lemas; inicio de estambres; e inicio de las aristas no pudieron, por tanto, determinar exactamente cual de esos estadios ejerce la mayor influencia sobre el número de primordios formados por el meristemo apical de la cebada.

2.4.- FACTORES QUE REGULAN EL DESARROLLO DE LA CEBADA.

2.4.1.- Fotoperiodo

La cebada es un cereal con requerimiento cuantitativo de día largo, es decir, que su progreso hacia la floración resulta acelerado por el aumento en la longitud del día, si bien no necesita una longitud mínima por debajo de la cual queda sin florecer. Sin embargo, la sensibilidad al fotoperiodo es muy variable entre los diferentes genotipos (Evans y Wardlaw, 1976; Yasuda, 1982).

Roberts et al. (1988) trabajando con diversos genotipos de cebada cultivados bajo diferentes regímenes de fotoperiodo

establecieron un *fotoperiodo crítico* para la cebada, el cual es definido como el máximo fotoperiodo en el que el tiempo transcurrido hasta la emergencia de las aristas es mínimo, y por debajo del cual la emergencia de las aristas se retrasa; y un *fotoperiodo límite* al que definen como el fotoperiodo más largo en el que este retraso es máximo y por debajo del que la emergencia de las aristas no se retrasa más. También establecen dos fases del desarrollo durante las cuales las plantas son insensibles al fotoperiodo: una fase inicial pre-inductiva que comienza en la germinación y cuya duración es de alrededor de 8 días, siendo bastante estable entre genotipos, siempre que en aquellos con requerimientos de vernalización a bajas temperaturas, este requisito haya sido cumplido; y una fase final post-inductiva situada inmediatamente antes de la emergencia de las aristas. Ambas fases están separadas por una fase inductiva, durante la cual las plantas son sensibles al fotoperiodo, y cuya duración depende del fotoperiodo experimentado.

Durante la fase pre-inductiva la longitud del día no tiene efectos detectables en el tiempo transcurrido hasta la emergencia de las aristas; sin embargo, tras el comienzo de la iniciación de la espiga, la tasa de desarrollo se vuelve proporcional a la longitud del día, de forma que los días largos estimulan la tasa de desarrollo floral e iniciación de la espiga, mientras que los días cortos provocan un incremento en el número de hojas, al inducir un retraso en el desarrollo de la espiga. Esto coincide con lo descrito por Kirby y Appleyard (1980) para cebadas de primavera, y por Craufurd y Cartwright (1989) para una variedad de trigo de primavera. Según estos autores el acortamiento del fotoperiodo ralentiza la tasa de desarrollo apical, iniciándose más hojas, como consecuencia de la larga duración de la fase de iniciación, mientras que bajo fotoperiodos largos la floración se adelanta por un acortamiento de la duración de la fase de iniciación de hojas.

Los fotoperiodos largos estimulan la velocidad de producción de primordios florales, pero acortan su duración (Kirby y Appleyard, 1980), por lo que reducen el número de granos por

espiga. Por el contrario, los fotoperiodos cortos aumentan la duración de las fases de iniciación de primordios y reducen su tasa de iniciación, de forma que el número final de espiguillas es mayor (Craufurd y Cartwright, 1989).

El número de tallos producidos y la supervivencia de los mismos también es superior bajo condiciones de fotoperiodo corto, debido a que la producción de tallos hijos cesa con el comienzo de la rápida elongación del tallo principal, y esta ocurre algo más tarde bajo estas condiciones, lo que permite que se inicie un mayor número de brotes (Cannel, 1969; Ellis y Kirby, 1980; Kirby y Appleyard, 1984).

2.4.2. Temperatura

La temperatura es uno de los factores ambientales que más efectos ejerce sobre el proceso de desarrollo de la cebada. Así, la germinación del grano presenta una temperatura mínima de 5°C y una máxima de 38°C, situándose la óptima alrededor de los 29°C. No obstante, la emergencia de la plántula presenta una temperatura óptima menor, de unos 15°C, ya que depende del crecimiento del coleoptilo. Por tanto, una brotación rápida con el consiguiente asentamiento del cultivo se consigue cuando la temperatura del suelo se desvía poco de la óptima para la emergencia de las plántulas (Briggs, 1978).

El inicio de la diferenciación floral y la velocidad de desarrollo de la espiga en la cebada aumentan con la temperatura, aunque el número final de flores por inflorescencia se reduce, posiblemente porque el incremento de temperatura acelera la diferenciación floral y estimula el crecimiento de hojas y tallos, lo cual, a su vez, aumenta la competencia y reduce la cantidad de asimilados disponibles para la diferenciación de nuevas espiguillas. Por el contrario, las bajas temperaturas reducen la velocidad de crecimiento de los demás órganos, la competencia es menor y los primordios florales alcanzan mayor tamaño, aumentando su supervivencia y, por tanto, el número de granos por espiga

(Gallagher et al., 1976; Amores-Vergara y Cartwright, 1984; Kirby et al., 1987).

El efecto de la temperatura sobre el ahijamiento se encuentra estrechamente relacionado con el de la luz y parece estar muy influido por el genotipo. En términos generales, las temperaturas cálidas estimulan el nivel de formación de primordios foliares en el ápice del tallo principal, lo que reduce en gran medida el número de tallos hijos que pueden formarse, presumiblemente al reducirse el suministro de asimilados debido al aumento de su demanda por el tallo principal. Las bajas temperaturas, por el contrario, aunque retrasan el desarrollo de los tallos hijos, suelen favorecer el ahijamiento ya que disminuyen el crecimiento de las hojas y, por tanto, la competencia (Thorne, 1962a; Cannel, 1969; Kirby y Riggs, 1978; Kirby et al., 1987).

Por regla general, el aumento en la temperatura durante la maduración disminuye el peso de los granos por acelerar la senescencia de las hojas, disminuir la duración del desarrollo del grano y aumentar las pérdidas de carbohidratos por la respiración (Thorne, 1974; Wiegand y Cuellar, 1981). El ambiente cálido afecta también a la capacidad de los granos individuales para utilizar los asimilados disponibles, y a que bajo estas condiciones el crecimiento del grano sea rápido al inicio, pero al detenerse antes que con condiciones de temperatura más baja, el peso final del grano tienda a decrecer (Thorne, 1981; Wiegand y Cuellar, 1981).

2.4.3.- Interacción fotoperiodo-temperatura

Para el desarrollo de la espiga en la cebada existe una fuerte interacción entre fotoperiodo y temperatura. Así, el retraso en la iniciación floral causado por las bajas temperaturas puede ser compensado con fotoperiodos largos y, a su vez, la disminución del número de granos por espiga provocada por fotoperiodos largos puede ser amortiguada con temperaturas frías (Faris et al., 1969). Recientemente, Montoya et al., (1991) han

encontrado una relación negativa entre sensibilidad al fotoperiodo y a la temperatura en su respuesta al esperado, por parte de una serie de ecotipos de cebada, de forma que aquellos más sensibles al fotoperiodo fueron menos sensibles a la temperatura y viceversa.

Otro factor ambiental que interrelaciona con fotoperiodo y temperatura es la humedad ambiental. Así, Ellis y Russell (1984) estudiando el desarrollo de 5 variedades de cebada durante dos años, concluyeron que las diferencias en el desarrollo de la espiga y en el número final de granos estaban estrechamente relacionadas con el fotoperiodo y temperatura, pero que el déficit hídrico del suelo modificaba ampliamente la respuesta de algunos genotipos a ambos factores.

2.4.4.- Humedad

Se ha definido la resistencia a la sequía como la habilidad de un cultivo para crecer en un medio sujeto a déficit hídrico (Turner, 1986), y según esta definición la cebada se ha considerado tradicionalmente como una especie de mayor resistencia a la sequía que el trigo (Acevedo, 1987). Recientemente, la medida de la transpiración residual de hojas de trigo escindidas (es decir, la pérdida de agua en función del tiempo según condiciones constantes de humedad y temperatura) (Clarke y McCaig, 1982; McCaig y Romagosa, 1989) ha sido propuesta como un método fácil y rápido de identificar genotipos de trigo resistentes a la sequía (Clarke et al., 1991). Esta transpiración residual se encuentra relacionada con características morfológicas y fisiológicas, y es función de la edad y posición de la hoja en la planta de trigo (Araus et al., 1986; Clarke et al., 1991; McCaig y Romagosa, 1991).

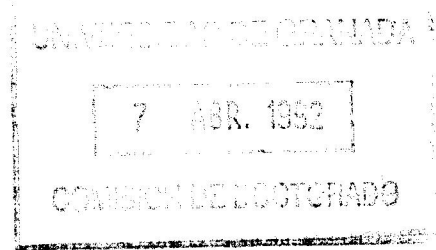
Las fases de germinación y brotación están fuertemente influenciadas por el potencial hídrico del suelo, por la permeabilidad selectiva de las cubiertas externas del grano y por la capacidad de absorción de agua del embrión y del endospermo. Bajo condiciones naturales puede bastar una precipitación de 20 mm para

que, en un suelo adecuado, se produzca el máximo porcentaje de germinación, aunque el posterior crecimiento y supervivencia de las plántulas requiere lluvia suficiente, cuya cantidad depende del genotipo y ambiente (Briggs, 1978).

La escasez de agua durante las primeras fases de desarrollo del meristemo apical retrasa el inicio de la floración, pero si el déficit se produce durante la diferenciación de la inflorescencia disminuye el número de espiguillas por espiga, lo que provoca una reducción en el número final de granos por espiga (Wych et al., 1985). Las deficiencias ligeras de agua, que ejercen poco efecto sobre el crecimiento vegetativo, deprimen, sin embargo, la formación de primordios florales por el meristemo apical. Las deficiencias severas o más prolongadas pueden determinar el cese total de la diferenciación floral, conduciendo a que los tallos iniciados no produzcan espiga (Husain y Asquinall, 1970; Barlow et al., 1977). La formación de los granos de polen es especialmente sensible a la escasez de agua en el suelo, por lo que las deficiencias hídricas severas impiden la formación de polen fértil, conduciendo a la esterilidad masculina, sobre todo, en las espiguillas del ápice y la base de la espiga (Jones y Kirby, 1977).

La humedad del suelo incrementa el número de espigas, al favorecer tanto la formación como la supervivencia de los tallos hijos (Kirby, 1968). No obstante, tras un periodo de sequía prolongado, el aumento de humedad aunque eleva el número de tallos formados, no tiene repercusión sobre la producción de grano, ya que los nuevos tallos son inmaduros, verdes y sin espiga (Briggs, 1978).

La falta de agua desde la antesis a la madurez en la cebada no suele modificar en gran medida el peso final de los granos, debido al efecto compensador de las reservas de otras partes de la planta, lo que se manifiesta por una intensa pérdida de peso seco en esos órganos (Gallagher et al., 1976b). Por el contrario, la escasez de agua durante el periodo de preantesis conduce a una disminución en la cantidad potencial de reservas de



carbohidratos, disminuyendo el peso final de los granos si las condiciones de sequía se prolongan durante la maduración (Lawlor et al., 1981; Ramos et al., 1985). Ello es consecuencia de que los déficits hídricos durante el periodo vegetativo limitan la magnitud del LAI, siendo la expansión foliar más sensible al estrés hídrico que el proceso fotosintético (Li et al., 1991).

2.4.5.- Condiciones de siembra.

El periodo que transcurre entre la germinación y la nascencia varía con la fecha y profundidad de siembra. Las variedades precoces se suelen sembrar a unos 3cm de profundidad, mientras que las tardías o en áreas secas, entre los 5 y 8cm, con el fin de que las semillas queden en tierra más fresca. Una profundidad superior a 8cm puede provocar que la planta muera antes de alcanzar la superficie (Molina-Cano, 1989). La densidad de siembra tiene sólo una relativa importancia sobre la producción final, ya que los cereales poseen una elevada capacidad para compensar las bajas densidades aumentando el número de tallos (Kirby et al., 1985a; Fukai et al., 1990).

Las elevadas densidades de siembra tienden a reducir la formación de hojas en el tallo principal y a provocar un adelanto en la iniciación floral (Kirby y Faris, 1970; Fukai et al., 1990). La velocidad de iniciación de espiguillas no se ve afectada, aunque su duración se acorta, lo que conduce a un menor número total de espiguillas por espiga. La supervivencia de las espiguillas suele aumentar con bajas densidades de siembra (Wych et al., 1985). Estos hechos son interpretados como el incremento en la cantidad de nutrientes y agua disponibles cuando las plantas están separadas unas de otras, lo que revela una gran plasticidad en el crecimiento y desarrollo de los cereales (Wych et al., 1985).

La fecha de siembra afecta a la iniciación floral retrasando la aparición de la doble arruga y disminuyendo la duración de las fases de desarrollo de la inflorescencia, aunque estimula la velocidad de formación de primordios florales, por lo

que el número final de granos por espiga no suele sufrir grandes oscilaciones (Kirby et al., 1985b).

El retraso en la fecha de siembra puede disminuir el ahijamiento, sobre todo en variedades con elevada capacidad de formación de tallos (Matthews y Thomson, 1984). La densidad de siembra ejerce un potente efecto sobre el ahijamiento. Cuando la densidad de siembra es muy alta hay poca producción de tallos hijos, como consecuencia de lo cual, se registra un bajo número de espigas por planta (Frank y Apel, 1985; Fukai et al., 1990). En general, la formación de tallos se altera de forma débil por el aumento del número de plantas, presumiblemente porque al inicio del ahijado la competencia por la luz, agua y nutrientes aún no es muy importante, aunque sí reduce notablemente el posterior desarrollo y supervivencia de esos tallos (Finlay et al., 1971). La profundidad de siembra también disminuye el número de tallos hijos, principalmente porque elimina el ahijamiento del coleóptilo.

2.4.6.- Fertilización nitrogenada.

La fertilización nitrogenada durante el desarrollo de la inflorescencia parece afectar en mayor medida al crecimiento y diferenciación de los primordios florales que a su formación por el meristemo apical. Así, el aporte de nitrógeno incrementa el número de granos por espiga (Sibony y Pinthus, 1988; Reilly, 1990), principalmente a través del aumento de la fertilidad de las espiguillas. Las deficiencias de nitrógeno, por el contrario, pueden provocar hasta un 40% de reducción en el número de granos por espiga en cebadas de dos carreras y hasta un 60% en las de seis (Evans y Wardlaw, 1976; Dale y Wilson, 1979; Reilly, 1990).

Normalmente la aplicación de fertilizantes nitrogenados aumenta la producción de tallos y su supervivencia en la cebada (García del Moral et al., 1984; Reilly, 1990) y en el trigo (Simmons, 1982). El aporte de este elemento en sementera estimula el crecimiento de las yemas laterales y la formación de tallos, mientras que su aplicación a inicios del ahijado favorece el

crecimiento de los tallos hijos respecto al tallo principal, lo que aumenta sus posibilidades de supervivencia y el número de espigas por planta (García del Moral et al., 1984; 1990; De la Morena et al., 1986). Las aplicaciones tardías de nitrógeno, por el contrario, no se traducen en aumento de cosecha si se realizan próximas al momento en que se decidirá el porcentaje de tallos que dará lugar a espiga, agravando además, la tendencia al encamado (García del Moral et al., 1982). Por esta razón, lo más adecuado es fraccionar equilibradamente las aportaciones de N entre sementera y cobertera temprana (a inicio o mitad de ahijado) (De la Morena et al., 1986).

El déficit de nitrógeno reduce el ahijamiento de la cebada porque aletarga las yemas axilares, restringe el crecimiento de las raíces y conduce a tallos pequeños débiles y con hojas de bajo contenido en clorofila y carotenoides, incapaces de utilizar adecuadamente la luz (Briggs, 1978; Reilly, 1990).

No se conoce muy bien la acción que otros elementos distintos al nitrógeno ejercen sobre el ahijamiento en la cebada, aunque parece que la deficiencia de potasio puede conducir a tallos enanos con entrenudos cortos y a un alto porcentaje de tallos que no producirán espiga. Asimismo, la presencia de fósforo en el suelo parece necesaria para un adecuado nivel de formación de tallos en la cebada (Briggs, 1978).

2.4.7.- Reguladores del crecimiento.

Durante el ahijado, el tallo principal y los hijos producen activamente hormonas que modifican el crecimiento y desarrollo de otros órganos del vegetal, incluyendo los propios tallos. Las auxinas (sintetizadas tanto por los tejidos meristemáticos como por las hojas en crecimiento) reducen la producción de tallos por conducir a una acentuada dominancia apical debido a que el ápice del tallo se encuentra durante todo el ahijado a escasos mm por encima del nudo de ahijamiento. Ello se comprueba experimentalmente cuando se aplican auxinas sintéticas o porque la utilización de agentes inhibidores del

transporte de auxinas (tales como el ácido triiodobenzoico) incrementa la producción de tallos hijos. Por tanto, es un hecho bien establecido que las auxinas, producidas por el meristemo apical y por las hojas jóvenes, reducen el ahijamiento de los cereales. De hecho, se ha sugerido que la tendencia a la detención del ahijamiento durante el desarrollo de la espiga podría constituir una respuesta al aumento en la producción de auxinas que acompaña al crecimiento de las inflorescencias (wych et al., 1985).

Otro grupo de sustancias reguladoras del crecimiento son las citoquininas que en la mayoría de los vegetales estimulan el desarrollo de las yemas axilares, si bien en los cereales, la respuesta a la aplicación de sustancias tales como kinetina parece depender fuertemente del momento en que se apliquen. De esta manera, cuando se añaden en el estadio de doble arruga, suelen estimular el ahijamiento. Posteriormente, sin embargo, parecen incrementar la mortalidad de los tallos formados, debido a que estimulan la actividad de las raíces y sustraen asimilados a los tallos en crecimiento.

La influencia de las giberelinas sobre el proceso de ahijamiento en los cereales aún no está suficientemente aclarada. Sobre los genotipos de estatura normal, la aplicación de ácido giberélico generalmente inhibe el ahijamiento e incrementa la altura de la planta. De gran interés son los agentes antigiberelinas (los llamados enanizantes o retardantes del crecimiento), ampliamente utilizados sobre los cereales en Europa. Entre ellos se puede citar al cloruro de 2-cloroetil-trimetilamonio (CCC o clormequat), el ácido 2-cloroetilfosfónico (etefón, ethrel o cicocel) y el cloruro de 1,1-dimetil piperidinium (mepiquat-cloruro), así como sus combinaciones comerciales, como el Terpal (mezcla de mepiquat y etefón). Estas sustancias, al inhibir la acción de las giberelinas, son utilizadas durante el encañado para reducir la elongación de los tallos en crecimiento y limitar de esta forma el riesgo de encamado, sobre todo en las variedades de gran talla o bajo condiciones de elevada humedad o fertilización nitrogenada. Sin

embargo, estos agentes usados durante el ahijado pueden incrementar la producción y supervivencia de los tallos hijos en cereales, conduciendo a un mayor número de espigas por planta y aumentando la cosecha. La aplicación de ethrel en la cebada a mitad del ahijado produce un aumento tanto de la producción de tallos hijos como de su supervivencia, incrementando de esta forma el número final de espigas y, por tanto, la cosecha (García del Moral y Ramos, 1987; Ramos et al., 1989). Estos efectos parecen deberse a que tras la aplicación de ethrel se produce un intenso desprendimiento de etileno, que al ser absorbido por la planta desencadena una serie de respuestas fisiológicas debido a su papel modulador y efector sobre el resto de las hormonas promotoras del crecimiento vegetal: auxinas, giberelinas y citoquininas (Ramos et al., 1989). Como consecuencia de estas acciones moduladoras sobre las hormonas del crecimiento, la aplicación temprana de ethrel estimula la formación de un alto número de tallos hijos con una mayor capacidad para la utilización de los recursos hídricos disponibles y, por tanto, mejor adaptados a sobrevivir y dar lugar a espiga en ambientes secos; fenómeno que explica los incrementos en el número de espigas y en la cosecha obtenidos con estos tratamientos (García del Moral y Ramos, 1987; Ramos et al., 1989).

2.5.- RENDIMIENTO Y COMPONENTES.

La cosecha en los cereales puede ser considerada como resultado del producto de ciertos parámetros o componentes. Este *Análisis por componentes* permite estudiar con gran exactitud la contribución de las distintas partes de la planta a la producción de grano y las causas de variación en la cosecha final. Para la cebada, la cosecha grano (Y) puede expresarse como (Biscoe y Gallagher, 1977):

$$Y = NE \times NG \times PG$$

donde NE es el número de espigas por unidad de superficie; NG es el número de granos por espiga y PG representa el peso medio por grano en el momento de la recolección.

Estos componentes se determinan secuencialmente a lo largo del desarrollo de la planta, bien durante el periodo previo a la antesis (número de espigas), en la antesis (número de granos por espiga) o entre la antesis y la madurez (tamaño de los granos) y son el resultado de procesos muy complejos. Así, el número de espigas depende tanto de la cantidad de tallos hijos formados por la planta como de la proporción de los mismos que puedan diferenciarse hacia una espiga fértil durante el espigado. Los granos por espiga resultan del número de primordios florales formados por el meristemo apical, de la cantidad de ellos que puedan producir una espiguilla fértil y del porcentaje de estas que sean fecundadas en la antesis para originar granos viables. Finalmente, el peso del grano es función tanto de la duración de la etapa de maduración como de la velocidad de crecimiento del grano, parámetros inversamente relacionados en la mayoría de las situaciones (García del Moral y Ramos, 1989; García del Moral et al., 1992).

El hecho de que los componentes del rendimiento se determinen secuencialmente a lo largo del desarrollo, proporciona a los cereales la capacidad de compensar efectos adversos sobre los primeros componentes del rendimiento mediante elevación de los siguientes, si las condiciones ambientales lo permiten, logrando de esta manera equilibrar la cosecha bajo una gran diversidad de ambientes y circunstancias. Aunque esta es una de las razones que explican la elección de los cereales como cultivos desde tiempo muy antiguo, también condiciona la aparición de mecanismos de compensación, de forma que un componente dado del rendimiento tiende a encontrarse negativamente correlacionado con alguno o todos aquellos que se desarrollan posteriormente (Evans y Wardlaw, 1976). Así, bajo condiciones que acorten el periodo de maduración, la cosecha depende del periodo vegetativo a través de variaciones en el número de espigas por unidad de superficie (Ramos et al., 1982; García del Moral et al., 1991b). La interacción genotipo-ambiente determina cual de los componentes será el principal determinante del rendimiento (Gales, 1983).

2.5.1.- Componentes del rendimiento.

Ontogénicamente, el número de espigas es el primer componente del rendimiento en fijarse (Reilly, 1990; García del Moral et al., 1991b). En los cereales, el número final de espigas depende tanto de la cantidad de tallos formados durante el ahijado como de la proporción en que sobrevivan para desarrollar una espiga viable (García del Moral et al., 1984; Bulman y Hunt, 1988; Hucl y Baker, 1989). Mientras que la formación de tallos se encuentra influida principalmente por el genotipo y la fertilidad del suelo, su supervivencia es el resultado, por una parte, de la competición entre los distintos órganos en crecimiento (raíces, tallos, hojas y meristemo apical) por un suministro limitado de asimilados y, por otra, del equilibrio entre las hormonas reguladoras del crecimiento (García del Moral y Ramos, 1989; Reilly, 1991).

El número de granos por espiga se ha considerado como el factor más limitante de los rendimientos máximos en los cereales (Thorne et al., 1968; Fischer, 1975). En la cebada este componente queda prácticamente fijado en el momento de la antesis, cuando una proporción variable de flores es fecundada para originar la serie de granos que inician su desarrollo. A su vez, el número de flores en la cebada es un parámetro que depende tanto de la velocidad como de la duración de las fases de desarrollo del meristemo apical. La formación de un elevado número de granos depende del nivel de producción de materia seca, aproximadamente durante el mes anterior a la fecundación (Biscoe et al., 1975).

Fischer (1979) considera el número final de granos como el producto de la asimilación total del cultivo en antesis y la traslocación de asimilados a la espiga durante la pre-antesis, indicando la existencia de un periodo crítico en torno a la antesis (aproximadamente, los 30 días anteriores) cuando se acumula la mayor parte de la materia seca en la espiga. En este periodo es importante la influencia ambiental (radiación y temperatura) sobre el número de granos (Fischer, 1975; 1985). Los experimentos de Fischer (1985) indican que un aumento de la

radiación solar en este período supone un mayor número de granos debido a la relación lineal entre tasa de crecimiento del cultivo y radiación interceptada, mientras que el aumento de la temperatura en el intervalo entre 14 y 22°C redujo el número de granos debido al menor peso de la espiga a causa de un desarrollo más acelerado. El número de granos por unidad de peso de espiga en antesis estuvo poco afectado por las variaciones en ambos factores y la respuesta del número de granos a variaciones climatológicas estuvo directamente asociada a variaciones en peso seco de la espiga (Fisher, 1985).

El peso final de los granos constituye el tercer y último componente del rendimiento en la cebada. Su magnitud se establece durante la fase de maduración, es decir, desde la antesis hasta que la planta se encuentra completamente seca y lista para la recolección. Este componente depende en gran medida del número de células del endospermo, el cual es fijado en las fases iniciales del desarrollo del grano (Brockleurst, 1977; García del Moral y Ramos, 1989). La velocidad de formación de células en el endospermo está asociada con el suministro de carbohidratos durante este período y con el nivel de citoquininas del grano, hormona cuya cantidad aumenta en el endospermo de la cebada durante las dos primeras semanas después de la antesis, declinando posteriormente (Mounla, 1979; Michael y Seiler-Kelbistch, 1972). Factores tales como genotipo, nivel de radiación, disponibilidades hídricas o competición entre los granos en desarrollo pueden alterar la producción de células durante esta fase, influyendo poderosamente sobre el peso final de los granos (Brockleurst, 1977; Gallagher *et al.*, 1976).

En la cebada, el peso medio por grano es un componente de la cosecha relativamente estable bajo condiciones normales de cultivo (Gallagher *et al.*, 1975); estabilidad que es atribuida a la movilización de asimilados desde las reservas de carbohidratos almacenadas en el tallo y otros órganos vegetativos, las cuales pueden compensar una disminución en la capacidad de fotosíntesis durante el llenado del grano, fenómeno nada infrecuente en áreas secas.

El desarrollo del grano en los cereales sigue una curva sigmoide. Durante las primeras etapas de formación del endospermo la velocidad de crecimiento es relativamente lenta, incrementándose progresivamente durante la fase de expansión hasta hacerse casi lineal en función del tiempo para finalizar de forma más o menos brusca. Durante la fase lineal de crecimiento tiene lugar la acumulación de la mayor parte del almidón en las células del endospermo (Evans y Wardlaw, 1976; Martínez-Carrasco y Thorne, 1979) y el grano crece exclusivamente en anchura, ya que su máxima longitud se alcanza bastante pronto, aproximadamente a los 7 días después de la fecundación (Briggs, 1978). El nivel de crecimiento de cada grano es variable en función del aporte de asimilados y de su posición en la espiga, aunque para cebada pueden señalarse valores máximos que oscilan entre 0.9 y 2.2mg por grano y día (Scott et al., 1983), encontrándose con frecuencia inversamente relacionada con la longitud del periodo de llenado del grano (Gallagher et al., 1976). El peso final alcanzado por el grano parece depender en mayor medida de la velocidad que de la duración de su crecimiento (Renwick y Duffus, 1987; Martínez-Carrasco et al., 1988).

Las causas que determinan el cese del crecimiento en el grano no están suficientemente aclaradas, aunque más bien se relacionan con una caída en la capacidad de síntesis de almidón inducida por la deshidratación de los enzimas del endospermo que con la falta real de asimilados (Evans et al., 1975; Biscoe et al., 1975). La rápida pérdida de agua en el grano de la cebada durante el período de maduración parece estar asociada con el aumento de los niveles de ácido abscísico en el endospermo, el cual incrementaría la permeabilidad del pericarpio, provocando la deshidratación del grano (King, 1976; Mounla, 1979). A ello probablemente contribuye la deposición de lípidos en la zona de contacto entre el tejido vascular de la espiguilla y la base del grano al final del periodo de almacenamiento, lo cual dificultaría el suministro de agua al endospermo. Renwick y Duffus (1987) han sugerido que el contenido de humedad del grano de cebada puede estar controlado genéticamente y relacionado con la tasa de aporte

de carbohidratos durante su llenado.

El máximo peso seco del grano se alcanza en el estadio de grano pastoso y seco, cuando las glumas están perdiendo su color verde y la planta prácticamente ha terminado su actividad fisiológica. En este momento, la humedad del grano que en la anthesis era del 80% ha disminuído hasta el 40 ó 45%, aproximadamente. A partir de este punto, el grano perderá agua hasta llegar al 8-10% en la recolección, dependiendo fundamentalmente de la humedad y temperatura del aire. Asimismo, se registra una pérdida de peso seco, debida principalmente a los fenómenos respiratorios del grano, que también son función de la temperatura del aire.

2.5.2.- Fuentes de carbohidratos para el grano.

El incremento en peso seco del grano de los cereales se debe a la transformación de azúcares en almidón y a la síntesis de proteínas a partir de los aminoácidos translocados desde las partes vegetativas. En condiciones no limitantes, la mayor parte de los carbohidratos almacenados en el grano de la cebada provienen de la actividad fotosintética posterior a la emergencia de la espiga, mientras el grano está creciendo. Lo que no es consumido por la respiración de los distintos órganos de la planta se dirige hacia los granos y, en esta fase, sólo muy pocos carbohidratos permanecen en otras partes de la planta. El llenado de los granos, por lo tanto, puede ser contemplado como resultado de un balance entre ganancias de carbohidratos (debidas a la fotosíntesis de la espiga y del resto de las partes verdes durante el día) y pérdidas (principalmente respiración de la espiga y tallos durante el día y la noche) (Thorne, 1974).

De acuerdo con Pheloung y Siddique (1991) en el estudio del crecimiento del grano pueden distinguirse tres fuentes de asimilados para los granos en desarrollo: a) los carbohidratos producidos por la fotosíntesis después de la emergencia de la espiga y translocados directamente al grano en crecimiento; b) la translocación de carbohidratos estructurales almacenados antes de

la antesis en las partes vegetativas; y c) los carbohidratos producidos después de la antesis, pero almacenados temporalmente en los órganos vegetativos antes de ser removilizados al grano. Los carbohidratos translocados desde las reservas vegetativas son mayoritariamente sacarosa y fructanos de bajo peso molecular (Judel y Mengel, 1982), los cuales se acumulan principalmente en los tallos y la base de la vaina de las hojas (Thorne, 1974; Austin et al., 1980; Pheloung y Siddique, 1991).

Durante bastante tiempo se ha considerado que los carbohidratos almacenados en la preantesis contribuían entre el 10 y 20% aproximadamente al peso final del grano en la cebada (Thorne, 1966; Gallagher et al., 1975), evidencia indirecta basada principalmente en que tallos y hojas perdían muy poco peso seco y carbohidratos durante el llenado de los granos (Thorne, 1966). Sin embargo, numerosos estudios recientes han demostrado que dicha contribución es válida únicamente bajo condiciones favorables o en ausencia de estrés hídrico, ya que en años secos y calurosos aumenta notablemente, llegando a ser mayoritaria para el llenado del grano, presumiblemente porque la fotosíntesis después de la emergencia de la espiga se encuentra muy restringida debido a la falta de agua, y porque la demanda de asimilados por los granos en desarrollo es muy alta bajo condiciones de elevada temperatura (Stoy, 1979; Biscoe et al., 1975; Austin et al., 1980; Lawlor et al., 1981; Craufurd et al., 1987).

La contribución de las reservas al llenado del grano en cereales puede estimarse mediante el método propuesto por Blum et al. (1983a), consistente en pulverizar un agente químico con alta capacidad de desecación para imposibilitar la actividad fotosintética de la planta después de la antesis, pero manteniendo la planta viva y sin alterar su capacidad de translocación. Los agentes desecantes más utilizados son una disolución acuosa al 4% de clorato magnésico comercial con un 18% de m.a., clorato sódico también al 4%, yoduro potásico al 0.3% o ácido cresílico al 3% (Blum et al., 1983a, b; Turner et al., 1989). El momento de la aplicación suele ser alrededor de dos semanas tras la antesis, cuando el grano entra en la fase lineal de crecimiento (Blum et

al., 1983a) o bien cuando el grano ocupa aproximadamente un tercio del espacio entre la lema y la pálea (Turner et al., 1989).

Actualmente, se considera que en ausencia de estrés ambiental, las reservas vegetativas contribuyen con alrededor del 10% al peso final del grano en los cereales, consistiendo principalmente en sustancias nitrogenadas. Por el contrario, cuando aparecen circunstancias de estrés, esta contribución llega a ser del 50% o incluso más elevada, tanto en forma de sustancias nitrogenadas como de carbohidratos (Stoy, 1979; Austin et al., 1980; Pheloung y Siddique, 1991). Sin embargo, Bidinger et al. (1977) utilizando ^{14}C encuentran valores del 12% para cultivos de cebada con buen suministro hídrico y no superiores al 22% bajo condiciones de sequedad.

La gran importancia de las reservas de la preantesis para el llenado del grano en áreas secas y calurosas, como el sur de España, viene apoyada por las elevadas correlaciones estadísticas encontradas entre la producción de grano y el peso seco del cultivo en el momento de máximo desarrollo del área foliar en cebada (Ramos et al., 1985; Ramos et al., 1989), es decir alrededor de la antesis. En este momento se suele producir una elevada acumulación de fotoasimilados en los órganos vegetativos debido a que las condiciones ambientales son óptimas para la fotosíntesis (elevada radiación, humedad suficiente y temperatura del aire moderada) mientras que el crecimiento vegetativo casi ha finalizado y aún no se ha iniciado el desarrollo de los granos; es decir, apenas si existen sumideros consumiendo esos asimilados. Esta situación puede durar unas dos semanas aproximadamente, lo que permite a la planta acumular carbohidratos que podrán ser posteriormente translocados en cantidad suficiente para cubrir la demanda de asimilados por los granos en desarrollo y que una actividad fotosintética restringida no puede suministrar. En este sentido, los carbohidratos almacenados en la paja de los cereales durante la preantesis actuarían como "agentes tamponantes" del rendimiento, tendiendo a estabilizar el peso de los granos independientemente de la fluctuación en los factores ambientales durante la maduración.

Puesto que la asimilación de la preantesis contribuye sustancialmente a la cosecha de grano en ambientes secos y calurosos, sería deseable que las variedades de cebada a sembrar en la región mediterránea tuviesen una elevada capacidad de acumular reservas en los órganos vegetativos para más tarde poderlas utilizar en el llenado de los granos durante la maduración (García del Moral, 1982). precisamente, muy recientemente ha sido señalado que una de las características que distinguen a las modernas variedades de trigo es su mayor eficiencia en la removilización de carbohidratos desde las reservas vegetativas, en comparación con las variedades más antiguas y menos productivas (Pheloung y Siddique, 1991).

Bajo condiciones ambientales favorables a la maduración y de buen suministro hídrico, son los asimilados producidos en las partes verdes por encima del nudo de la hoja bandera, los que suministran la mayor parte de los carbohidratos para los granos en desarrollo (Bidinger et al., 1977; Evans, 1978; Araus y Tapia, 1987). Estos órganos comprenden el limbo y la vaina de la hoja bandera, la espiga y su pedúnculo, y contribuyen al peso final del grano en función de la duración e intensidad de su fotosíntesis, así como de su capacidad para translocar hacia la espiga los asimilados que produzcan (Thorne, 1959; Yap y Harvey, 1972; Biscoe et al., 1975). Araus y Tapia (1987) trabajando bajo clima mediterráneo y buen suministro hídrico durante la maduración, encuentran que el nivel de respiración es más elevado en las vainas que en los limbos de hojas bandera de trigo, y sugieren que el papel de las vainas como almacén de asimilados resulta más importante que su función fotosintética para el llenado del grano en estas condiciones.

2.5.3.- Factores que controlan el llenado de los granos.

En general, los factores del ambiente modifican la velocidad y la duración del crecimiento del grano de la cebada en forma independiente y, frecuentemente, compensadora. Así, el aumento de temperatura durante el período de maduración de los cereales disminuye el peso de los granos, ya que acelera la

senescencia de las hojas (Thorne y Ford, 1971), acorta la duración del crecimiento del grano (Gallagher et al., 1976; Ellis y Kirby, 1980; Lawlor et al., 1981; Jenner, 1991; Pararajasingham y Hunt, 1991) y aumenta las pérdidas de carbohidratos por la respiración. En trigo, este efecto se produce incluso por breves exposiciones a elevadas temperaturas, las cuales son suficientes para reducir substancialmente el peso medio por grano (Bkullar y Jenner, 1983; Jenner, 1991). La sequedad desde la antesis hasta la madurez provoca que tallos y hojas senescan más rápidamente, acortando la duración del período de llenado de los granos, aunque en cebada el peso final de los granos tiende a mantenerse constante porque, bajo estas condiciones, existe un movimiento compensador de reservas desde otras partes de la planta, lo que se manifiesta por una intensa pérdida de peso seco en la paja (Gallagher et al., 1975; Biscoe y Gallagher, 1977). Por el contrario, la escasez de agua desde la nascencia, limita el desarrollo del área foliar, conduciendo a escasos valores de LAI en antesis y a una menor acumulación de reservas en la preantesis, disminuyendo la capacidad de compensar una menor fotosíntesis durante la maduración, si las condiciones de sequedad se prolongan durante este período (Lawlor et al., 1981; Ramos et al., 1985).

La producción de grano aumenta al elevarse la radiación total durante la maduración, bien en intensidad o duración. La luz influye directamente sobre la eficiencia fotosintética de los órganos verdes, estimulando por tanto el suministro de carbohidratos a los granos en desarrollo y aumentando su peso final (Welbank et al., 1968; Fischer, 1975). No obstante, en las condiciones de nuestros secanos, la radiación no suele constituir un factor limitante durante la maduración de la cebada.

Otro factor importante relacionado con la producción de grano es la precocidad, especialmente en ambientes secos (Acevedo et al., 1991). Fischer et al. (1981) han encontrado una correlación positiva entre rendimiento y fecha de antesis, de tal forma que un retraso en la antesis supone un mayor número de granos. No obstante en climas semiáridos una floración tardía perjudica la cosecha, ya que las elevadas temperaturas y escasez

de agua durante la maduración acortan el desarrollo de los granos y reducen la fotosíntesis. Bajo estas condiciones la siembra temprana favorece la producción de grano, siempre que se supere el riesgo de heladas y las condiciones ambientales no limiten el crecimiento de los órganos vegetativos.

2.5.4.- Procesos que limitan el rendimiento.

Dado que el rendimiento medio de la cebada en nuestro país está bastante alejado del obtenido en los años record, resulta evidente que, en la mayoría de las ocasiones, una serie de factores limitan la expresión de la capacidad productiva de este cereal. Durante bastante tiempo se ha considerado a la magnitud del sistema fotosintético presente durante la maduración como el principal factor limitante de la producción en los cereales. Sin embargo, en época reciente se han ido acumulando pruebas de que la capacidad de la espiga para acumular los carbohidratos disponibles (*capacidad de sumidero*), y la eficiencia del sistema de transporte de asimilados desde los lugares de producción a los de almacenamiento (*capacidad de translocación*), pueden ser de tanta importancia como el suministro de fotosintetizados desde las partes verdes de la planta (*capacidad de fuente*) (Evans, 1975).

Los factores que controlan la *fuentes* son el área foliar y la intensidad y duración de la fotosíntesis, mientras que el número, máxima tasa de crecimiento y tamaño final de los granos regulan el *sumidero*. El área de tejido vascular en el pedúnculo de la espiga y la velocidad de movimiento de asimilados en el floema, o desde éste hacia los granos, parecen ser los principales reguladores de la *capacidad de translocación* de asimilados.

Existe bastante discusión acerca de la extensión en que los factores indicados limitan la producción en los cereales. La cantidad de fotosintetizados disponibles durante la maduración depende de las dimensiones del sistema fotosintético (LAI) de su duración en el tiempo (LAD) y de su eficiencia en la producción de materia seca para el grano (G) (Welbank *et al.*, 1966), así como de la movilización de reservas acumuladas en las partes vegetativas

(Biscoe et al., 1975; Stoy, 1979; Austin et al., 1980). La hipótesis de que la cosecha se encuentra determinada por la *capacidad de fuente* se apoya, por una parte, en la estrecha correlación entre la producción de grano y la duración del área foliar después de la antesis (Welbank et al., 1966; Yap y Harvey, 1972) y, por otra, en el hecho de que la variación en el rendimiento bajo una gran diversidad de condiciones ambientales y de cultivo puede ser explicada, en su mayor parte, por diferencias en la fotosíntesis después de la antesis (Thorne, 1974; Evans y Wardlaw, 1976; Fischer y Hillerislambers, 1978).

Por el contrario, la hipótesis de que la cosecha grano en cereales está limitada principalmente por la *capacidad de sumidero* se apoya en que el suministro de hidratos de carbono después de la emergencia de la espiga, parece estar en exceso sobre los requerimientos para el llenado de los granos. Esto se encuentra apoyado porque: a) la presencia de flores estériles o la retirada de granos no afecta al tamaño de los granos adyacentes (Kramer y Veyl, 1952; Bruckner y Frohberg, 1991); b) los tratamientos de sombreado o defoliación, que disminuyen la fotosíntesis total por tallo, deprimen la cosecha mucho menos de lo esperado al existir movimientos compensadores de fotosintetizados desde otros órganos (Thorne, 1974; Stoy, 1979); c) el incremento del número de granos por espiga aumenta la cosecha aunque el área foliar decrezca (Rawson, 1970; Spiertz, 1979); y d) el crecimiento de los granos bajo una temperatura dada tiende a ser lineal, independientemente de las oscilaciones en la radiación diaria (Biscoe y Gallagher, 1977; Spiertz, 1979). Además, algunas estimaciones indican que el crecimiento de los granos bajo la mayoría de condiciones podría ser sustentado por la asimilación de tan sólo una parte del tejido fotosintético presente durante la maduración (Thorne, 1974).

La capacidad del sistema de translocación de asimilados puede, bajo ciertas circunstancias, convertirse en el principal limitante del llenado del grano. Cerca de la *fuentes*, por ejemplo, la difusión de los azúcares hacia el tejido vascular de la hoja, su descarga en el floema o su movimiento a través de la vaina

foliar, el tallo o el pedúnculo de la espiga, podría originar notable reducción en el movimiento de los asimilados hacia la inflorescencia (Evans, 1975). No obstante, las medidas de la velocidad de translocación de asimilados en el floema de algunos cereales sugieren que ésta es suficiente durante la mayor parte del período de crecimiento del grano (Evans y Wardlaw, 1976). Mucho más importante resulta la limitación impuesta por el movimiento de los asimilados desde el tejido vascular de la inflorescencia hasta la base de los granos y, desde aquí, a las células del endospermo. Considerando la longitud del grano y su forma, estas últimas fases (en las que los asimilados se mueven exclusivamente por difusión, al carecer el interior del grano de un sistema vascular diferenciado) podrían restringir la velocidad del almacenamiento, particularmente a medida que aumenta la deposición de almidón y lípidos en la base de los granos, incrementando la viscosidad del endospermo (Evans y Wardlaw, 1976). La capacidad de translocación de reservas durante el crecimiento del grano ha sido considerada como un mecanismo de resistencia a la sequía (Rawson *et al.*, 1977; Turner y Nicolas, 1987)

En la actualidad, se considera que la importancia relativa de la *fuentes* y del *sumidero* así como de la *capacidad de translocación* de asimilados, en la limitación del rendimiento, varía con el estadio de desarrollo del grano y con el ambiente (Evans y Wardlaw, 1976; Fischer y Hillerislambers, 1978; Martínez-Carrasco *et al.*, 1988). En la mayoría de las ocasiones, además, las comparaciones entre *fuentes* y *sumidero* resultan difíciles debido a que la tasa de fotosíntesis de las hojas puede responder a cambios internos en la demanda de asimilados y a la movilización compensatoria de reservas desde las partes vegetativas (Evans, 1975). En cebada y trigo, al principio del crecimiento del grano, cuando el área foliar está cercana al máximo, el movimiento de fotosintetizados estaría limitado por la capacidad de sumidero, pero posteriormente, al disminuir la capacidad fotosintética, predominaría el control ejercido por la fuente, adquiriendo una importancia progresiva las limitaciones impuestas por el sistema de translocación. El suministro de asimilados mientras el grano

está creciendo regula el desarrollo del endospermo y su número de células, pero cuando el fotosintetizado se encuentra en exceso, la capacidad de acumular esos carbohidaratos parece ser el único factor que restringe el crecimiento del grano (Martinez-Carrasco y Thorne, 1978; Fischer y Hillerislammers, 1978; Martinez-Carrasco et al., 1988; García del Moral y Ramos, 1989).

En las condiciones agroclimáticas de Andalucía, ambos factores están muy relacionados ya que la *capacidad de fuente* durante el crecimiento de tallos y espigas regula el número de granos por metro cuadrado y, en la antesis, determina el número de células del endospermo, es decir, el tamaño potencial de los granos. Por ello, bajo las condiciones del clima mediterráneo, *fuentes y sumideros* están fuertemente interrelacionados, determinándose entre sí y limitando conjuntamente la producción de grano. Ello viene confirmado por la elevada correlación existente entre el número de espigas por metro cuadrado y la biomasa en antesis con la producción de grano de la cebada en estos ambientes, mientras que la duración del área foliar y el peso medio de los granos ejercen mucha menor influencia sobre el rendimiento.

METODOS Y TECNICAS EXPERIMENTALES

3.- METODOS Y TECNICAS EXPERIMENTALES

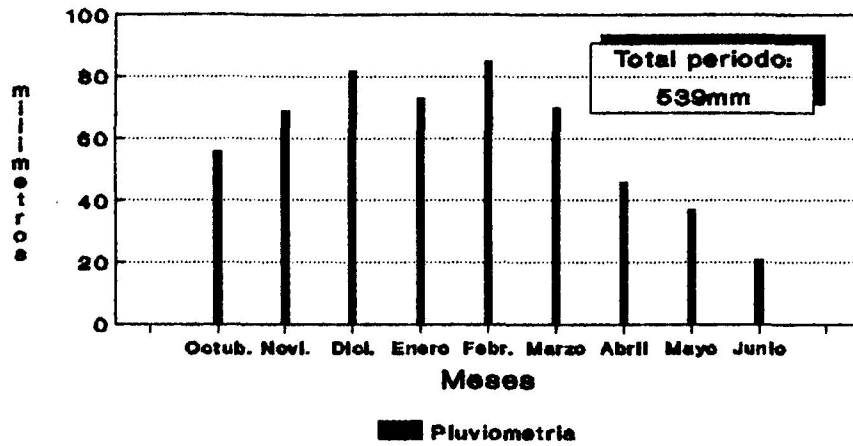
3.1.-DESCRIPCION GENERAL DE LOS ENSAYOS

Los ensayos se han realizado en dos zonas distintas de la provincia de Granada. En la campaña agrícola 1988/89, el campo de experimentación se situó en la zona de los Montes Orientales, en las inmediaciones de la localidad de Cotilfar, a una altitud de aproximadamente 1000m. En 1989/90 y con el objeto de conocer el comportamiento de las variedades en dos ambientes diferentes, las parcelas se volvieron a situar en Cotilfar y además, se localizó otro ensayo en los alrededores de la localidad de Chimeneas, muy cerca del aeropuerto civil de Granada, a una altitud de 700m. Por último, el ensayo de 1990/91 fue realizado en las proximidades de Campotejar, en la zona de los Montes Orientales, y de nuevo se repitió en Chimeneas.

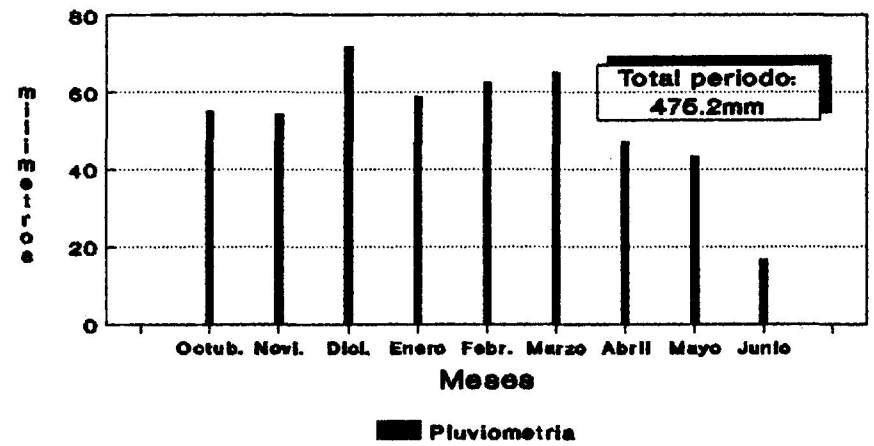
En los ensayos realizados en los Montes Orientales, los datos de pluviometría y temperatura fueron registrados diariamente por una unidad metereológica portátil situada en las proximidades del campo de experimentación. En los ensayos de Chimeneas, estos datos fueron tomados de la estación metereológica situada en el aeropuerto civil de Granada, el cual se encuentra muy próximo al lugar donde estaban situadas las parcelas. Los datos de fotoperiodo e irradiación utilizados en los dos ambientes nos han sido facilitados por el Instituto Nacional de Metereología.

La caracterización climatológica del ambiente Montes puede observarse en las Fig. 1 y 2, donde se han representado los valores mensuales de temperatura máxima y mínima y distribución pluviométrica para el periodo de crecimiento de la cebada durante los años 1942 a 1969, fecha en la que la estación metereológica de los Bulares (la más cercana a los ensayos) dejó de ser operativa. Se puede observar que se trata de una zona bastante fría, con temperaturas mínimas por debajo de cero durante la mayor parte de los meses de otoño e invierno, y con máximas que sólo superan los 15°C a partir de abril. Los meses más fríos corresponden a enero y

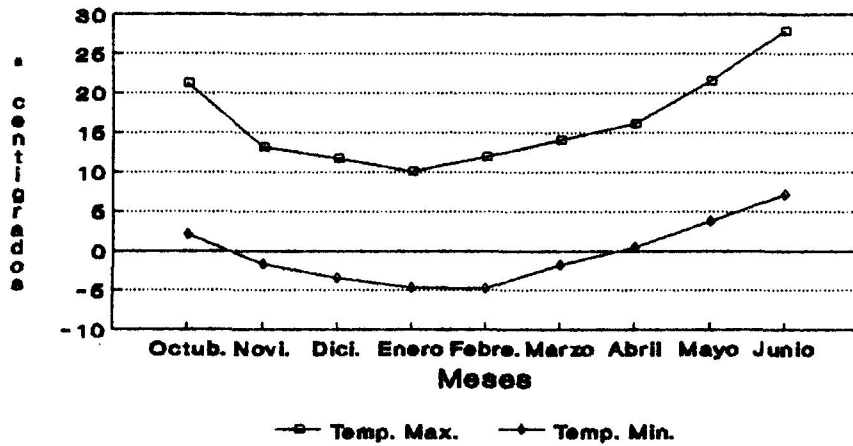
**Figura 1.- Montes 1942-1969
pluviometria**



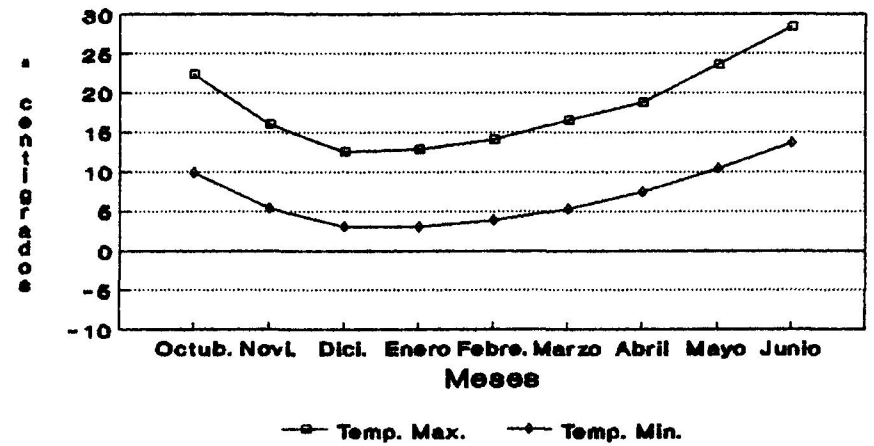
**Figura 3.- Aeropuerto 1976-1991
pluviometria**



**Figura 2.- Montes 1942-1969
Temperaturas mensuales**



**Figura 4.- Aeropuerto 1976-1991
Temperaturas mensuales**



febrero, mientras que los más lluviosos se corresponden con diciembre, enero y febrero. La pluviometría total durante el desarrollo de los cereales de invierno (desde octubre a junio) en este ambiente suele situarse alrededor de 539mm.

La caracterización climatológica del ambiente Aeropuerto para el periodo de los últimos años se puede observar en las Fig. 3 y 4, donde se representan las medias mensuales de temperatura máxima y mínima, así como la pluviometría mensual acumulada. Este ambiente resulta bastante más cálido que el de Montes, con temperaturas mínimas mensuales que no llegan a bajar de 0°C en ningún mes del año, y temperaturas máximas más cálidas, especialmente durante los meses de marzo, abril y mayo. Los meses más fríos corresponden a diciembre y enero, mientras que los más lluviosos corresponden a diciembre, enero, febrero y marzo. La pluviometría total en este ambiente, durante el ciclo de desarrollo en la cebada es de 475mm, es decir, inferior en un 11.8% a la de Montes

Por último, según la clasificación de la FAO, los suelos en los que se situaron las parcelas experimentales pertenecen al tipo de Cambisoles cálcicos asociados a Regosoles calcáreos. Desde el punto de vista de su morfología, constituyen suelos de perfil A-B-C con una profundidad media entre 40 y 100cm. La composición granulométrica y análisis químico de los suelos se presenta en la tabla 1. Del análisis granulométrico se deduce que la textura del suelo en que se situaron las parcelas en 1989 fue de tipo franco limo-arenoso a arcilloso-arenoso; en 1990 fue de tipo franco arcilloso-limoso para la zona de los Montes Orientales y franco arenoso-limoso en Chimeneas; y en 1991 fue de tipo franco-limoso para el ensayo de Montes y de franco arenoso-limoso para el del Aeropuerto.

Tabla 1.- Composición granulométrica y análisis químico del suelo en los cinco ensayos.

	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	pH en agua	M.O (%)	Ntotal (%)	Pasim (pmm)	Kasim (pmm)	Caliza act (%)	CO ₃ = (%)
Mont'89	15.7	63.2	21.1	7.9	1.82	0.122	46	405	18.7	56.3
Mont'90	13.5	60.7	25.8	8.0	1.49	0.121	29	441	17.2	46.4
Aerop'90	15.4	50.4	34.2	8.1	2.00	0.124	27	212	19.3	73.4
Mont'91	12.7	63.4	23.9	8.2	1.36	0.125	32	433	17.3	43.3
Aerop'91	17.3	57.8	24.9	7.9	1.86	0.129	25	203	20.4	70.6

En las tres campañas agrícolas se han sembrado parcelas experimentales de los diferentes genotipos a comparar:

- *variedades de dos carreras de invierno:*

- Finesse: plantas de altura media, ciclo largo, precocidad media, alta capacidad de ahijamiento, alta productividad y buena capacidad de adaptación.

- Melussine: plantas de altura media, ciclo largo, tardía, gran capacidad de ahijamiento, productividad media y buena capacidad de adaptación.

- Alpha: plantas de altura media, ciclo largo, muy precoz, capacidad de ahijamiento media, de gran productividad, con gran capacidad de adaptación y muy buen comportamiento en condiciones áridas.

- *variedades de seis carreras de invierno:*

- Barbarrosa: plantas de altura media, ciclo largo, muy precoz, capacidad de ahijamiento media, muy buena productividad y enorme capacidad de adaptación, incluso en condiciones desfavorables.

- Plaisant: plantas altas, ciclo largo, tardía, capacidad de ahijamiento media, productividad media y buena capacidad de adaptación.

- Hatif de Grignon: plantas muy altas, ciclo largo, precoz, baja capacidad de ahijamiento, muy productiva y enorme capacidad de adaptación.

- *variedades de dos carreras de primavera:*

- Pallas: plantas de altura media, ciclo corto, precoz, baja capacidad de ahijamiento, y de media a baja productividad, presentando una gran capacidad de adaptación, incluso en condiciones áridas y de baja fertilidad.

- Zaida: plantas de altura media, ciclo corto, precoz a semiprecoz, capacidad de ahijamiento muy baja, muy buena productividad y buena capacidad de adaptación. Obtenida en Andalucía por la empresa La Cruz del Campo. S.A.

- Kym: plantas de pequeña estatura, ciclo corto, precoz a semiprecoz, baja capacidad de ahijamiento, muy productiva y con una gran capacidad de adaptación.

En las tres campañas, la siembra se realizó con una sembradora de ensayos. Antes de la siembra las parcelas recibieron 300 Kg/Ha de un fertilizante complejo 8:15:15; es decir, 24 unidades de N, 45 de P₂O₅ y 45 de K₂O. La fertilización de cobertera (hacia mitad de ahijado) consistió en la aplicación de 30 unidades de N/Ha en forma de nitrosulfato amónico del 26%. El diseño experimental utilizado en todos los ensayos fue el de bloques al azar con 4 repeticiones y 9 variedades dentro de cada repetición.

3.1.1.- Ensayo 1988/89 (Montes'89)

La siembra se realizó el 9 de noviembre de 1988 para las variedades de invierno y el 12 de diciembre para las de primavera. Las parcelas, con 6 surcos cada una, poseían una superficie final de 12 m² en las variedades de primavera y de 10.5 m² en las de invierno, debido a que por heterogeneidad en la siembra hubo que recortar en mayor medida los extremos de estas últimas. La recolección se realizó mediante cosechadora de ensayos el día 4 de julio de 1989.

Durante esta campaña, la climatología de este ambiente se caracterizó por un invierno muy seco, especialmente desde diciembre, con temperaturas moderadas, primavera con precipitaciones dispersas y no muy abundantes (Fig. 5) y suavidad de temperaturas durante la maduración de los granos (meses de mayo y junio). Son de resaltar dos importantes heladas tardías que ocurrieron los días 17, 18 y 19 de abril, con temperaturas entre -7°C y -9°C (Fig. 6). La pluviometría total recibida en este ensayo fue de 379.9mm.

3.1.2.- Ensayo 1989/90 (Montes'90 y Aeropuerto'90)

En el ensayo realizado en Cotilfar (al que a partir de ahora llamaremos Montes'90) la siembra tuvo lugar el 31 de octubre de 1989 para las variedades de invierno y el 15 de diciembre para las de primavera. Las parcelas, con 6 surcos cada una, poseían una superficie final de 12.6 m² en todas las variedades. La recolección tuvo lugar el día 10 de julio de 1990 y fue realizada con una cosechadora de ensayos.

La climatología de este ambiente se caracterizó por un invierno bastante seco (Fig. 7), con precipitaciones irregulares y temperaturas frías (especialmente las mínimas), una primavera algo más húmeda que en el año anterior y suavidad de temperaturas durante el periodo de crecimiento de los granos (Fig. 8). La pluviometría total fue de 436.8mm.

Figura 5.- Montes 1988-89
pluviometria

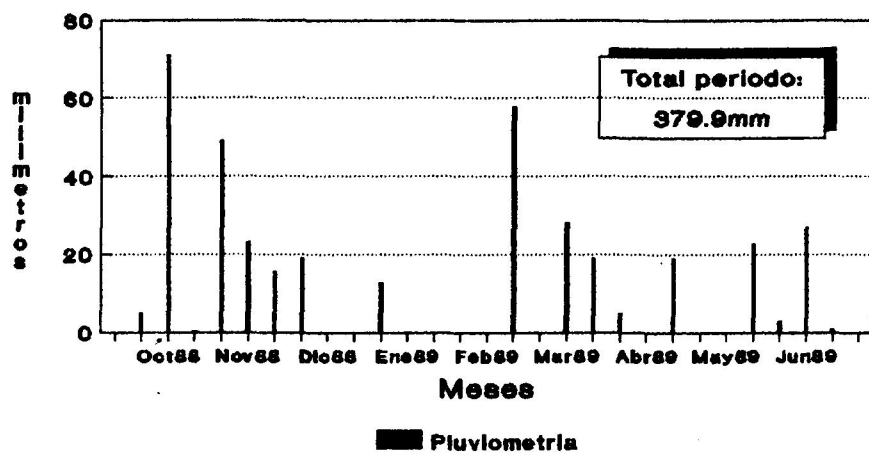
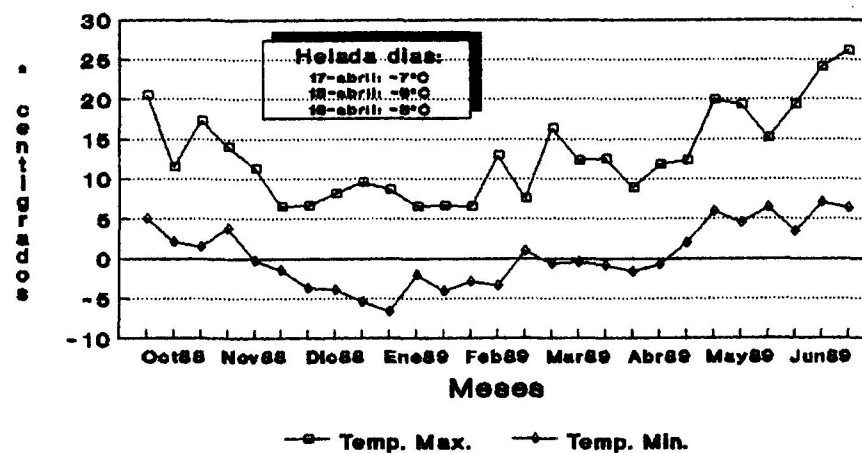
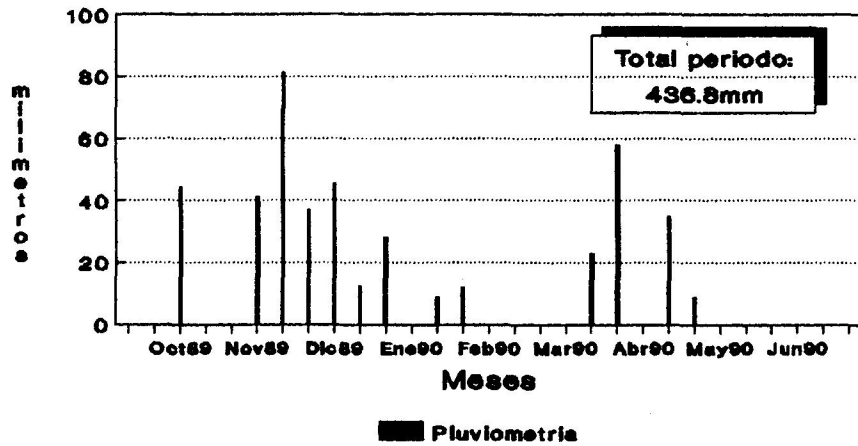


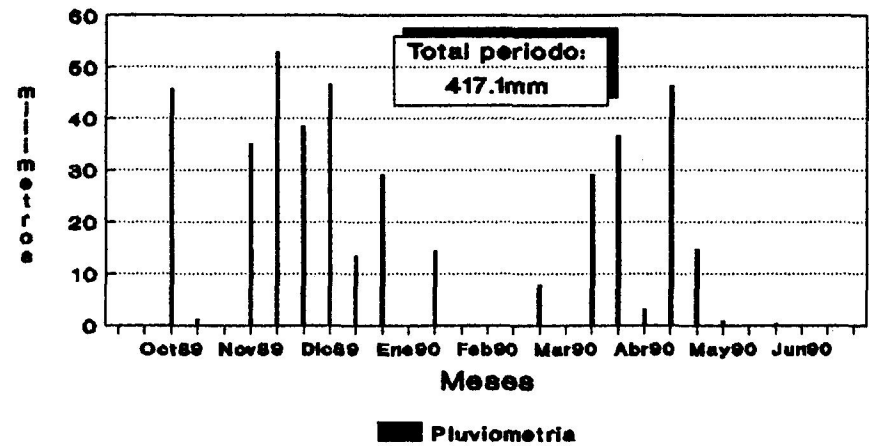
Figura 6.- Montes 1988-89
Temperaturas decenales



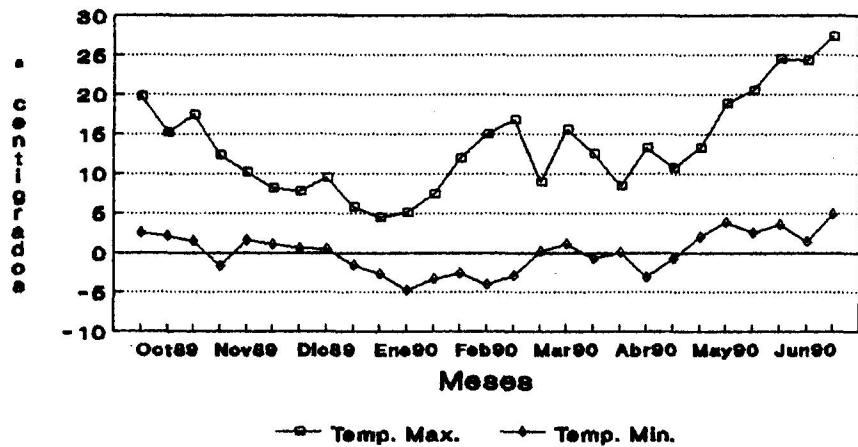
**Figura 7.- Montes 1989-90
pluviometria**



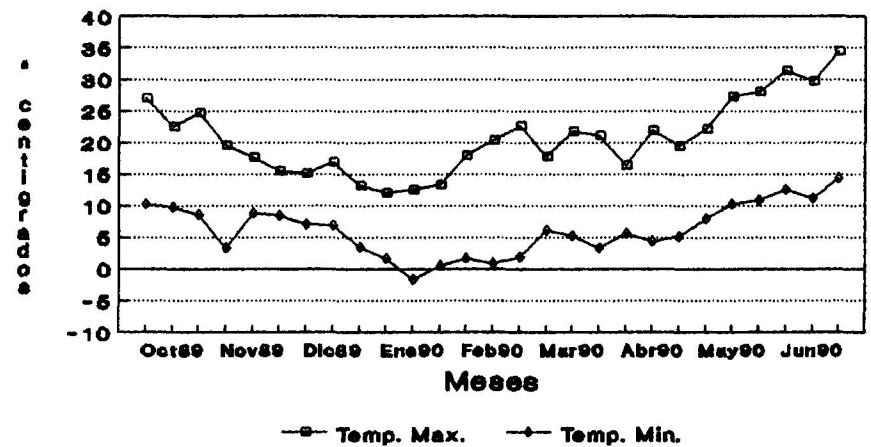
**Figura 9.- Aeropuerto 1989-90
pluviometria**



**Figura 8.- Montes 1989-90
Temperaturas decenales**



**Figura 10.- Aeropuerto 1989-90
Temperaturas decenales**



En esta campaña las 9 variedades también se sembraron en la localidad de Chimeneas (ensayo al que llamaremos Aeropuerto'90). Con el objeto de conocer el comportamiento de las variedades de invierno cuando se acorta su ciclo y compararlo con las de primavera, la siembra de todas las variedades se realizó el 10 de enero de 1990, es decir, como si todas fuesen de primavera. Las parcelas poseían una superficie total de 3.125 m² y 4 surcos. La recolección se efectuó el día 2 de julio de 1990, consistiendo en la siega a mano de uno de los surcos centrales que no había sido muestreado previamente. Las plantas fueron introducidas en un saco de rafia y posteriormente desgranadas en una trilladora de haces, pesándose el grano limpio.

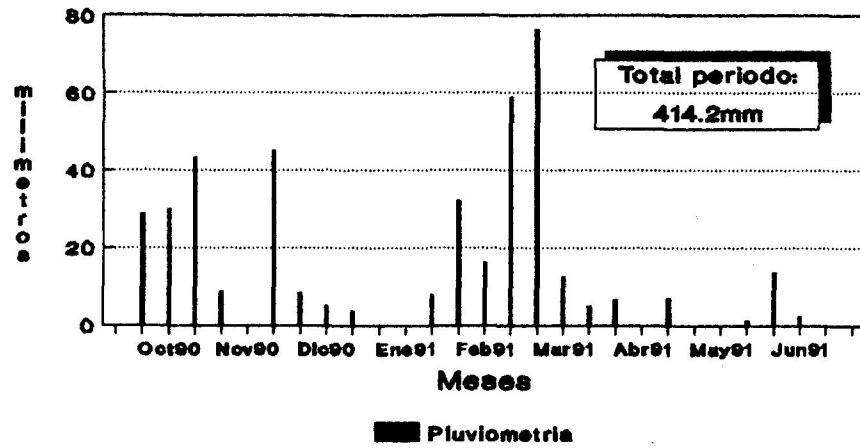
Este ambiente se ha caracterizado por un invierno más templado y similar pluviometría que Montes (Fig. 9), una primavera más cálida y algo más húmeda y fuertes calores junto con sequía durante el periodo de llenado de los granos, aunque sin llegar a provocar su asurado, debido probablemente a las reservas de humedad acumuladas en el suelo durante la primavera (Fig. 10). La pluviometría total medida en este ensayo fue de 417.1mm.

3.1.3.- Ensayo 1990/91 (Montes'91 y Aeropuerto'91)

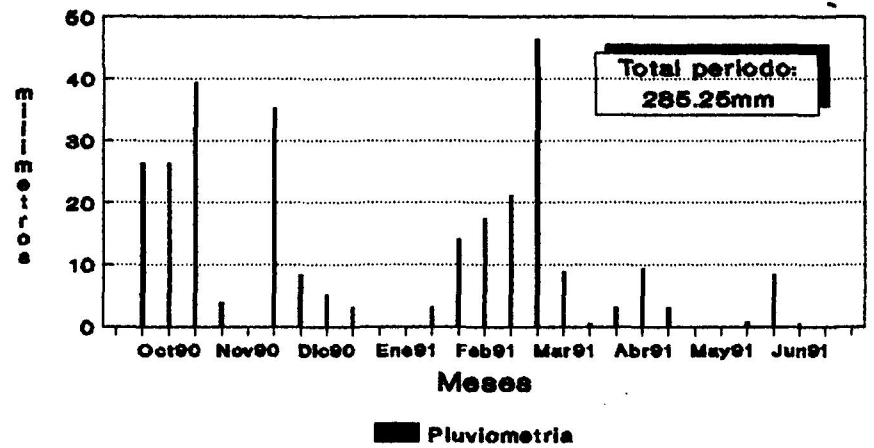
En el ensayo llevado a cabo en Campotejar (Montes'91), la siembra se realizó el 31 de octubre de 1990 para las variedades de invierno y el 6 de diciembre para las de primavera. Las parcelas, con 6 surcos cada una, poseían una superficie final de 10m² en todas las variedades. La recolección tuvo lugar el 4 de julio de 1991.

Durante esta campaña la climatología de este ambiente se ha caracterizado por un invierno bastante húmedo (Fig. 11) y temperaturas muy frías (especialmente las mínimas), una primavera bastante seca, y temperaturas suaves durante el periodo de crecimiento de los granos (Fig. 12). La lluvia acumulada durante el ensayo fue de 414.2mm.

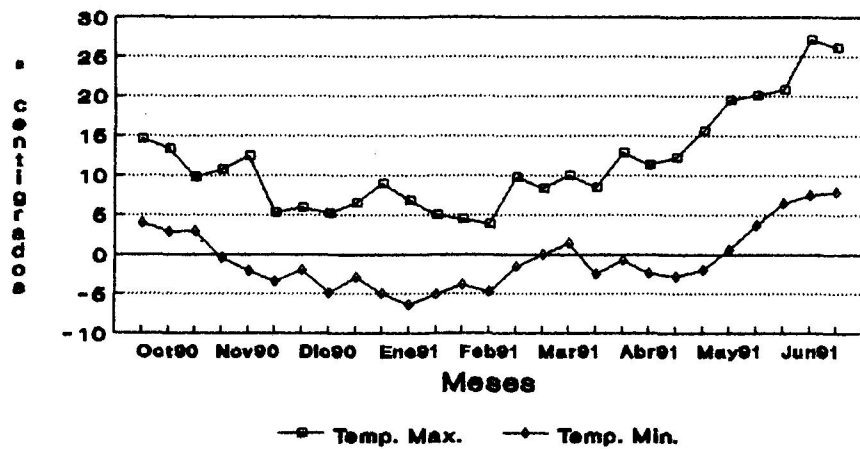
**Figura 11.- Montes 1990-91
pluviometria**



**Figura 13.- Aeropuerto 1990-91
pluviometria**



**Figura 12.- Montes 1990-91
Temperaturas decenales**



**Figura 14.- Aeropuerto 1990-91
Temperaturas decenales**

