

TÉCNICAS DE INTERÉS EN LA MEJORA DE CEBADAS TOLERANTES A LA SEQUÍA Y TEMPERATURAS ELEVADAS.

II. MOVILIZACIÓN DE FOTOASIMILADOS

Águeda González.

*Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural Agrario y Alimentario (IMIDRA)
Apdo. 127, 28800 Alcalá de Henares. E-mail: agueda.gonzalez@madrid.org*

Resumen

La sequía durante el periodo de llenado del grano es el principal factor limitante del rendimiento de los cereales. Las reservas acumuladas en el tallo son una fuente importante de fotoasimilados para el llenado del grano cuando la fotosíntesis se ve inhibida por el stress hídrico o temperaturas elevadas. Para estudiar el efecto de la movilización de fotoasimilados al grano durante este periodo, se sembraron quince genotipos de cebada en el campo en dos bloques: control y tratamiento. El control se mantuvo en condiciones óptimas durante todo el ciclo del cultivo. Las parcelas del tratamiento se pulverizaron con una solución de yoduro potásico para destruir el aparato fotosintético de las plantas catorce días después de anthesis. Los resultados indican que existe variabilidad para este carácter entre los genotipos estudiados y que las líneas de mejora presentan mayor capacidad de movilización de fotoasimilados que las variedades estudiadas ($p < 0,05$). La precocidad ha podido influir en esta mayor capacidad de movilización ya que las líneas de mejora son más precoces que las variedades.

Palabras clave: Cebada, tolerancia a la sequía, movilización de fotoasimilados, rendimiento del grano.

Summary

**Interesting techniques in barley breeding for drought and high temperature tolerance.
II. Mobilization of photoassimilate**

Drought during the grain-filling period is the main factor that limits yield in cereals. The reserves accumulated in the stem are an important source of photoassimilates for grain-filling, a time when photosynthesis is commonly inhibited by heat/water stress. The mobilization of photoassimilates to the grain during this period was studied in 15 genotypes sown in the field in control and treatment blocks. The control block plants were maintained under optimum conditions for the entire growth cycle, while the treatment block plants were sprayed with a solution of potassium iodide to destroy the photosynthetic apparatus fourteen days after anthesis. The results show variability to exist between the genotypes in terms of translocation capacity, the breeding lines examined showing the greatest movement of photoassimilates ($p < 0.05$). Earliness may have an influence on this capacity; certainly, the breeding lines reach maturity earlier than the traditional varieties examined.

Key words: Barley, drought tolerance, mobilization of photoassimilates, grain yield.

Introducción

En González (2009) se ha expuesto la necesidad de que las plantas se puedan desarrollar en condiciones naturales, teniendo en cuenta las características de la planta y del medioambiente. En el caso de los cereales, para armonizar los objetivos ecológicos y socio-econó-

micos es necesario disponer de variedades adaptadas a las condiciones agroclimáticas de la zona en que se producen, lo que contribuye de forma importante a conseguir rendimientos más estables. En nuestras condiciones agroclimáticas, la sequía al final del ciclo del cultivo es el principal factor limitante del rendimiento de estos cultivos. Por tanto la obtención de nuevas variedades

de cereales mejor adaptadas a esas condiciones, es uno de los objetivos prioritarios en los programas de mejora. Disponer de técnicas sencillas, rápidas y económicas que nos ayuden a agilizar ese proceso es de sumo interés, tanto en la obtención de variedades para agricultura ecológica como para los sistemas de cultivo tradicionales. En este sentido, la movilización de fotoasimilados es una de las técnicas que nos puede ayudar a conseguir variedades mejor adaptadas a condiciones de estrés hídrico terminal, que tiene lugar principalmente, durante el periodo de llenado del grano.

Los productos de la fotosíntesis pueden acumularse temporalmente en los tejidos vegetativos en forma de distintos azúcares, y servir más tarde como fuente de carbón para el grano. La removilización desde el tallo tiene lugar durante el periodo de llenado del grano, coincidiendo con un descenso de la fotosíntesis neta, lo que sugiere que con la movilización se trata de cubrir la diferencia de suministro de fotoasimilados. Además, durante el llenado del grano, los tejidos vegetativos van entrando en senescencia y los componentes celulares pueden ser degradados y convertidos en moléculas sencillas (carbohidratos solubles no estructurales, aminoácidos, elementos minerales) que pueden ser utilizados para llenar el grano.

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

En condiciones óptimas, las reservas vegetativas colaboran sólo con un pequeño porcentaje a las reservas del grano, que son aportadas en su mayoría por la fotosíntesis realizada en el momento. Sin embargo, cuando aparecen condiciones que inhiben la fotosíntesis, la importancia de las reservas vegetativas es mayor. La removilización de estas reservas es uno de los procesos que proporcionan más tolerancia al estrés a las plantas que disponen de este mecanismo, ya que la movilización de asimilados puede continuar a niveles de déficit hídrico suficientes para inhibir la fotosíntesis. Esto permite que durante el periodo de llenado del grano, los granos sigan creciendo a la misma tasa a pesar del aumento del estrés hídrico, hasta que el contenido de agua del suelo llega al punto de marchitez permanente (Blum 1998).

La contribución de las reservas del tallo y las hojas al crecimiento del grano entre la antesis y la madura-

ción, cuando el déficit hídrico se desarrolla durante el periodo de llenado del grano, ha sido muy estudiada, ya que en torno a la antesis se produce la mayor cantidad de materia seca y la estima de pérdida de peso seco se hace normalmente entre antesis y maduración. En trigo se ha observado que la movilización tiene lugar cuando el grano se convierte en un sumidero para los materiales asimilados, lo que ocurre durante la fase lineal de crecimiento del grano y cuando el tallo y las hojas pierden peso. Se ha observado que la movilización aportaba el 18% y el 23% del rendimiento final para el tratamiento de referencia y para el tratamiento con sequía durante el llenado del grano respectivamente, lo que indica un aumento de la movilización debido al estrés hídrico (Mogensen 1985). Por tanto, las reservas del tallo pueden ser consideradas como una fuente importante para llenar el grano en plantas afectadas por el estrés durante el periodo de llenado del grano (Budakli *et al.* 2007).

En muchas plantas los asimilados están disponibles para el crecimiento del fruto o la semilla de los órganos fotosintéticos más próximos. El caso más investigado es la inflorescencia de los cereales. Estimaciones sobre la contribución relativa de la fotosíntesis de la espiga al llenado del grano en trigo y cebada variaba entre 13 y 76%. Los estudios sobre transferencia de asimilados al grano han mostrado que muchas de las sustancias de reserva almacenadas en el mismo son producto de la fotosíntesis en la parte superior de la planta. Gran parte de los asimilados acumulados en los granos proceden de la espiga, aristas, limbos y vainas foliares de las hojas superiores y de los entrenudos superiores del tallo (Ziegler-Jöns 1989). Por tanto, el crecimiento del grano se produce, principalmente, gracias a los fotoasimilados producidos por la actividad fotosintética de la hoja bandera y la inflorescencia y por la movilización de fotoasimilados almacenados en el tallo. La materia seca acumulada en las plantas de cereales antes de antesis es de particular importancia en climas de tipo Mediterráneo, puesto que el llenado del grano tiene lugar en condiciones de estrés hídrico y térmico que limitan la actividad fotosintética de las plantas. Consecuentemente, el rendimiento del grano depende en gran medida de la movilización de asimilados en pre-antesis al grano (Austin *et al.* 1980, Royo *et al.* 1999, Cruz-Aguado *et al.* 2000), influyendo en la movilización de carbohidratos el balance entre la fuente de asimilados, el tallo, y el sumidero, la espiga. Por tanto la selección de genotipos con mayor capacidad de movilización de fotoasimilados es de gran interés en zonas en que la sequía tiene lugar al final del ciclo del cultivo. Una técnica empleada con frecuencia para seleccionar genotipos es la inhibición de la actividad fotosintética al comienzo del llenado del grano, pulverizando las plantas con una solución de yoduro potásico (Blum *et al.* 1983), que actúa como agente desecante inhibiendo la fotosíntesis sin afectar a la movilización de asimilados a los granos en desarrollo.

El objetivo de este trabajo fue aplicar esta técnica en distintos genotipos de cebada, tanto líneas de mejora como variedades comerciales, para estudiar la variabilidad entre genotipos y la influencia de la duración del ciclo del cultivo.

Material y métodos

Los ensayos se llevaron a cabo en la finca EL ENCIN, del Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural Agrario y Alimentario (IMIDRA), situado en Alcalá de Henares, a una latitud de 40° 32' N, longitud 3°19' O y altitud de 600 m.

Como material vegetal se utilizaron quince genotipos de cebada (ocho líneas de mejora: L31, L40, L47, ND9675, ND9866, ND10277, ND9870, ND10270 y siete variedades comerciales: Bowman, Ruth, ReINETTE, Tipper, Plaisant, Albacete, Viva. Los quince genotipos se sembraron en el campo en dos bloques, uno se consideró como control y el otro como tratamiento. Dentro de cada bloque se distribuyeron al azar. Cada parcela elemental tenía una superficie de 1,5 m². Los dos bloques se mantuvieron en condiciones de hidratación óptimas hasta que las plantas alcanzaron el estado de antesis, estado 65 de la escala de Zadoks (Zadoks *et al.* 1974). Transcurridos 14 días en el bloque considerado como tratamiento se pulverizaron todas las plantas con una solución de yoduro potásico (IK) al 4%, para destruir el aparato fotosintético de las plantas (Blum *et al.* 1983). En estas condiciones el llenado del grano depende de la capacidad de translocar las reservas acumuladas por la planta enviándolas a la espiga durante este proceso (Blum 1988). En el bloque considerado como control, todos los genotipos se desarrollaron normalmente hasta el estado de maduración.

Los días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga (DEE) se obtuvieron contando los días transcurridos entre la fecha de siembra y la fecha de emergencia del 50% de las espigas de cada parcela (estado 55 de la escala de Zadoks).

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

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

Resultados

Movilización de fotoasimilados al grano

En la Tabla 1 se presenta una estimación de la movilización de fotoasimilados al grano. La medida se ha obtenido calculando la diferencia entre el peso de mil

granos de los genotipos cultivados en condiciones óptimas, considerados como control, y el peso de mil granos de los mismos genotipos sometidos a un tratamiento de desecación química de las plantas cultivadas en el campo. Los genotipos que presenten esa diferencia más baja tendrán mayor capacidad de movilización de fotoasimilados al grano cuando se produzca estrés hídrico terminal, y su rendimiento en grano será mayor en esas condiciones.

En dicha Tabla se puede observar que existieron diferencias significativas para la movilización de fotoasimilados al grano entre los genotipos estudiados. Así, la variedad Viva, con 17,06 g y ND10277 con 16,70 presentaron las diferencias significativamente más altas en el peso de mil granos del control respecto al tratamiento de los doce genotipos estudiados. Le siguen ReINETTE con 14,84 g y Plaisant con 14,45 g, que no difieren significativamente entre ellas. Los genotipos en que las diferencias en el peso de mil granos entre el control y el tratamiento fueron más bajas que en los demás se incluyen en dos grupos, uno formado por ND9870 con 7,68g, L47 con 7,48g y Ruth con 7,31g, que no difieren significativamente entre ellos, y otro con los que presentan las menores diferencias ND10270 con 6,42g y L31 con 5,61g respectivamente, que difieren significativamente entre ellos. Estos genotipos están en el grupo de los más precoces (Tabla 1), es decir, que alcanzan antes el estado de espigado. Los demás genotipos presentan valores intermedios para la diferencia en el peso de mil granos.

Considerando los valores medios de las líneas de mejora y los valores medios de las variedades comerciales se observa que la disminución en la diferencia en el peso de mil granos del tratamiento respecto al control fue significativamente menor ($p < 0,05$) en las líneas de mejora que en las variedades comerciales (Figura 1A), lo que indica que la movilización de fotoasimilados del tallo al grano fue mayor en las líneas de mejora que en las variedades comerciales. En la Figura 1B se puede ver que los días necesarios para la emergencia de la espiga fueron menos en las líneas de mejora que en las variedades comerciales en su conjunto. Esas diferencias fueron significativas ($p < 0,05$).

Discusión

En cereales se ha comprobado que el tallo constituye un lugar de almacenamiento temporal de carbohidratos que son enviados a la espiga durante el periodo de llenado del grano. Esta movilización es más importante durante este periodo (Mogensen 1985, Blum 1998), ya que la espiga se convierte en el sumidero de los fotoasimilados que están produciendo las hojas y barbas y de los almacenados previamente en el tallo (Moutot *et al.* 1986, Davidson y Chevalier 1992). El uso del IK como agente desecante se ha demostrado que produce efectos similares a la sequía en cereales como el triticale

(Royo y Blanco 1998) y en trigo (Sawhney y Singh 2002). En este cultivo se ha demostrado que los carbohidratos almacenados en pre-antesis son cruciales para el rendimiento del grano en climas de tipo Mediterráneo ya que contribuyen hasta un 65% al llenado del grano en genotipos de invierno en dichas condiciones (Royo *et al.* 1999). En trigo también se ha demostrado que el balance entre fuente y sumidero influye en la movilización de carbohidratos almacenados (Cruz-Aguado *et al.* 2000, 2001).

Nosotros hemos encontrado una variabilidad importante para la capacidad de movilización de fotoasimilados al grano entre los materiales estudiados (Tabla 1). Las líneas de mejora L31, ND10270, L47, ND9870 y la variedad Ruth presentaron la mayor capacidad de movilización de fotoasimilados al grano mientras que para las variedades Plaisant, Reinette, Viva y la línea de mejora ND10277 esa capacidad fue la menor de todos los genotipos estudiados. Por tanto en los genotipos en los que el peso de mil granos del tratamiento disminuyó menos respecto al peso de mil granos del control, hubo una mayor removilización de los asimilados almacenados antes de antesis hacia el grano. Posiblemente la capacidad de sumidero de L31, ND10270, L47, ND9870 y Ruth, se estableció antes, ya que son más precoces que Viva (Tabla 1), y esto dio lugar a una mayor capacidad de movilización de asimilados que se tradujo en mejores rendimientos del grano. En el proceso de mejora de las líneas estudiadas se ha tenido en cuenta la precocidad ya que en su conjunto son más precoces que las variedades comerciales estudiadas (Figura 1). Estos resultados están en la línea de los observados para otros materiales de cebada cultivados en ambientes de sequía (Cantero-Martínez *et al.* 1995). La precocidad es muy importante en cultivos que se desarrollan en condiciones de escasez de agua al final del ciclo. En cebadas se ha demostrado que el mayor rendimiento en estas condiciones va unido a su precocidad (López-Castañeda y Richards 1994, González *et al.* 2007).

Como resumen podemos decir que la capacidad de movilización de fotoasimilados almacenados en el tallo hacia el grano es muy importante en climas de tipo Mediterráneo para el rendimiento de cereales, ya que el periodo de llenado del grano suele coincidir con escasa disponibilidad de agua por el cultivo. Esta escasez de agua hace que el llenado del grano dependa en gran medida de la removilización de fotoasimilados almacenados antes de la antesis en los tallos (Alaoui *et al.* 1992, Kobata *et al.* 1992, Palta *et al.* 1994, Budakli *et al.* 2007). Además las tasas de movilización de asimilados de los tejidos vegetativos aumentan cuando hay estrés hídrico durante el periodo de llenado del grano (Mogensen 1985, Fokar *et al.* 1998, Yang *et al.* 2001, Plaut *et al.* 2004). En trigo se ha observado que el déficit hídrico durante el periodo de llenado del grano promueve la movilización de asimilados y la senescencia, que son dos proce-

sos que van unidos (Yang *et al.* 2001). En este sentido los datos obtenidos para cebadas son de gran interés ya que indican que se puede utilizar este carácter como criterio de selección en la mejora del cultivo para tolerancia a la sequía, con el fin de obtener rendimientos más altos y mejor calidad del grano.

Tabla 1. Días a emergencia de la espiga (DEE), peso de mil granos del control (PMGC) y peso de mil granos del tratamiento (PMGT) de ocho líneas de mejora y siete variedades comerciales de cebada cultivadas en el campo.

Genotipo	DEE	PMGC	PMGT	PMGC-PMGT *
L31	146	40,39	34,78	5,61 j
L40	141	46,12	32,49	13,63 c
L47	149	49,22	41,74	7,48 h
ND9675	150	38,99	30,09	8,90 g
ND9866	140	48,26	37,63	10,63 e
ND10277	138	46,27	29,57	16,70 a
ND9870	141	45,61	37,93	7,68 h
ND10270	139	43,57	37,15	6,42 i
Bowman	136	46,04	36,12	9,92 f
Ruth	136	53,38	46,07	7,31 h
Reinette	147	45,84	31,00	14,84 b
Tipper	153	41,83	31,28	10,55 e
Plaisant	154	39,45	25,00	14,45 b
Albacete	154	43,21	31,51	11,71 d
Viva	157	45,86	28,81	17,06 a
Media	145,40	44,94	34,08	10,86

* Los valores medios seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.05$) según el test de Duncan.

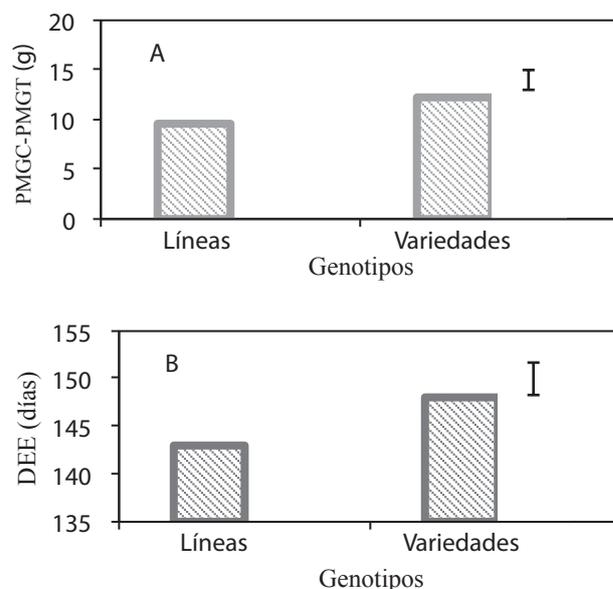


Figura 1. Valores medios de la diferencia entre el peso de mil granos en el control (PMGC) y el peso de mil granos en el tratamiento (PMGT) (A) y días necesarios para alcanzar la emergencia de la espiga (DEE) (B) de 8 líneas de mejora y 7 variedades de cebada. La barra vertical representa el valor LSD para $p < 0,05$.

Referencias

- Alaoui ACh, Simmons SR, Crookston RK. 1992. Allocation of photoassimilate by main shoots and nonsurviving tillers in barley. *Crop Science* 32: 1233-1237.
- Austin RB, Morgan CL, Ford MA, Blackwell RD. 1980. Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45: 309-319.
- Blum A. 1988. Drought resistance. En *Plant breeding for stress environments*. Boca Raton, Florida: CRC Press, Inc, pp 43-77.
- Blum A, Mayer J, Golan G. 1983. Chemical desiccation of wheat plants as a stimulator of post-anthesis stress. I. Relation to drought stress. *Field Crops Research* 6: 149-155.
- Blum A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve utilization. *Euphytica* 100: 77-83.
- Boyer JS, McPherson HG. 1975. Physiology of water deficits in cereal crops. *Advances in Agronomy* 27: 1-23.
- Budakli E, Celik N, Turk M, Bayram G, Tas B. 2007. Effects of post-anthesis drought stress on the stem-reserve mobilization supporting grain filling of two-rowed barley cultivars at different levels of nitrogen. *Journal of Biological Sciences* 7: 949-953.
- Cantero-Martínez C, Villar JM, Romagosa I, Fereres E. 1995. Growth and yield responses of two contrasting barley cultivars in a Mediterranean environment. *European Journal Agronomy* 4: 317-326.
- Cruz-Aguado JA, Rodés R, Pérez IP, Dorado M. 2000. Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crops Research* 66: 129-139.
- Cruz-Aguado JA, Rodés R, Ortega E, Pérez IP, Dorado M. 2001. Partitioning and conversion of ¹⁴C-photoassimilates in developing grains of wheat plants grown under field conditions in Cuba. *Field Crops Research* 69: 191-199.
- Davidson DJ, Chevalier PM. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Science* 32: 186-190.
- Fokar M, Blum A, Nguyen HT. 1998. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. *Euphytica* 104: 9-15.
- González A. 2009. Técnicas de interés en la mejora de cebadas tolerantes a la sequía y temperaturas elevadas. I. Estabilidad de las membranas celulares. *Agroecología* 3: 55-60.
- González A, Martín I, and Ayerbe L. 2007. Response of barley genotypes to terminal soil moisture stress: phenology, growth, and yield. *Australian Journal of Agricultural Research* 58: 29-37.
- Kobata T, Palta JA, Turner NC. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science* 32: 1238-1242.
- López-Castañeda C, Richards RA. 1994. Variation in temperate cereals in rainfed environments. I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Research* 37: 51-62.
- Mogensen O. 1985. Growth rate of grains and grain yield of wheat in relation to drought. *Acta Agriculturae Scandinavica* 35: 353-360.
- Moutot F, Huet JC, Morot-Gaudry JF, Pernollet JC. 1986. Relationship between photosynthesis and protein synthesis in maize. I. Kinetics of translocation of the photoassimilated carbon from the ear leaf to the seed. *Plant Physiology* 80: 211-215.
- Palta JA, Kobata T, Turner NC, Fillery IR. 1994. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Science* 34: 118-124.
- Plaut Z, Butow BJ, Blumenthal CS, Wrigley CW. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research* 86: 185-198.
- Royo C, Blanco R. 1998. Use of potassium iodide to mimic drought stress in triticale. *Field Crops Research* 59: 201-212.
- Royo C, Voltas J, Romagosa I. 1999. Remobilization of pre-anthesis assimilates to the grain for grain only and dual-purpose (forage and grain) triticale. *Agronomy Journal* 91: 312-316
- Sawhney V, Singh DP. 2002. Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. *Field Crops Research* 77: 1-6.
- Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. 2001. Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Research* 71: 47-55.
- Zadoks JC, Chang, TT, Kozank CF. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.
- Ziegler-Jöns A. 1989. Gas exchange of ears of cereals in response to carbon dioxide and light. I. Relative contributions of parts of the ears of wheat, oat, and barley to the gas exchange of the whole organ. *Planta* 178: 84-91