*Efecto de la salinidad sobre la cebada (***Hordeum vulgare L.***). Análisis de caracteres morfo-fisiológicos y su relación con la tolerancia a la salinidad*

Ramón Isla Climente

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

I S B N: 84-89727-64-3
Depósito Legal: S. 54-98

Servei de Publicacions
Universitat de Lleida

TESITEX, S.L.
c/. Melchor Cano, 15
Télf. 923 - 25 51 15
Fax 923 - 25 87 03
37007 SALAMANCA

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS
2.1.- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ENSAYOS Y MATERIAL VEGETAL
2.2.- CARACTERÍSTICAS DE LOS RIEGOS. CREACIÓN DE LOS TRATAMIENTOS
2.2.1. Triple línea de aspersión (TLA93 y TLA94)
2.2.2. Ensayo de goteo (GOT94)
2.3. HUMEDAD DEL SUELO
2.4.- SALINIDAD DEL SUELO
2.4.1. Triple línea de aspersión (TLA93 y TLA94)
2.4.2. Ensayo de goteo (GOT94)
2.5. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO
CAPÍTULO 3 :CRIBADO DE CULTIVARES DE CEBADA POR SU TOLERANCIA A LA SALINIDAD MEDIANTE LOS SISTEMAS DE TRIPLE LINEA DE ASPERSIÓN (TLA) Y DE GOTEO (GOT): COMPARACIÓN DE RESULTADOS
3.1. INTRODUCCIÓN
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS
3.2.1. Material vegetal y dispositivo experimental
3.2.2. Concentraciones iónicas foliares
3.2.3. Humedad del suelo y concentración iónica de la solución del suelo
3.2.4. Rendimiento de grano
3.2.5. Tratamiento estadístico
3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
3.3.1. Salinidad del suelo
3.3.2. Concentraciones iónicas foliares
3.3.3. Grado de tolerancia establecido en ambos sistemas
3.4. CONCLUSIONES
CAPÍTULO 4: EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE DISTINTOS CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SU UTILIZACIÓN COMO INDICADORES DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA
4.1. INTRODUCCIÓN
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS
4.2.1. Material vegetal y dispositivo experimental
4.2.2. Caracteres medidos
4.2.3. Tratamiento estadístico
4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
4.3.1. Efecto de la salinidad sobre los caracteres estudiados
4.3.2. Correlación de los caracteres con el rendimiento de grano
4.3.3. Diferencias en tolerancia asociadas al tipo de cebada y al ciclo
4.3.4. Utilización de índices visuales
4.4. CONCLUSIONES
CAPÍTULO 5: EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE LAS CONCENTRACIONES IÓNICAS FOLIARES Y SU UTILIZACIÓN COMO INDICADORES DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA
5.1. INTRODUCCIÓN
5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Dispositivo experimental
5.2.2. Análisis químicos efectuados
5.2.3. Tratamiento estadístico
5.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
5.3.1. Relaciones “concentración iónica foliar-salinidad del suelo”
5.3.2. Relación entre los iones
5.3.3. Contribución osmótica de los iones inorgánicos
5.3.4. Relación entre iones y tolerancia a salinidad
5.4. CONCLUSIONES
CAPÍTULO 6: EFECTO OSMÓTICO ASOCIADO A LA SALINIDAD. UTILIZACIÓN DE CARACTERES FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA
6.1. INTRODUCCIÓN
6.2. MATERIALES Y MÉTODOS
6.2.1. Dispositivo experimental
6.2.2. Discriminación isotópica de carbono
6.2.3. Temperatura de cubierta
6.2.4. Conductancia estomática
6.2.5. Contenido de cenizas en el grano
6.2.6. Tratamiento estadístico
6.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
6.3.1. Discriminación isotópica de carbono (Δ)
6.3.2. Conductancia estomática y temperatura de cubierta
6.3.3. Contenido de cenizas en el grano
6.4. CONCLUSIONES
CAPÍTULO 7: ESTABILIDAD Y ADAPTABILIDAD DE CULTIVARES DE CEBADA A LA SALINIDAD. ESTRATEGIAS DE LA MEJORA GENÉTICA
7.1. INTRODUCCIÓN
7.2. MATERIALES Y MÉTODOS
7.2.1. Dispositivo experimental
7.2.2. Metodología utilizada. Parámetros de estabilidad
7.2.3. Tratamiento estadístico
7.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
7.3.1. Estabilidad de los materiales
7.3.2. Relación entre el rendimiento de grano en los distintos ambientes y establecimiento del ambiente óptimo de selección
7.4. CONCLUSIONES
CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL
BIBLIOGRAFÍA CITADA

Agradecimientos:
- A Antonio Royo Serred, el Director de esta tesis, por el continuo seguimiento y dirección de la misma, cuya disposición ha sido siempre total.
-A Ramón Aragüés Lafarga por su inestimable visión crítica durante la realización y redacción final de esta tesis.
- A Carlos Cantero, mi tutor en la Universidad, por su interés durante la realización de la tesis.
- A Miguel Izquierdo, Jesús Gaudo y José Manuel Basa por su esforzada colaboración en los duros trabajos de campo.
- A Lola Naval, Tere Molina, Asunción Salvador y Begoña Díaz por su ayuda tanto en los trabajos de campo como de laboratorio, a menudo tan rutinarios.
- A Miguel Angel Monesma por la realización de los análisis químicos.
- A Lola Quílez, Pedro Pérez, Antonio Martínez -Cob y Daniel Isidoro, por su abierta colaboración siempre que ha sido requerida.
- Al Dr. Roger Austin, cuyas agudas críticas me han estimulado en el estudio de los resultados obtenidos.
- A todos los amigos que me han ayudado a mantener las energías y el ánimo necesario para llegar vivo al final de la Tesis, especialmente a Octavio, Mariajo, Enrique, Marga, Isabel, Ignacio, Gotzone, Waldo, Pepe y Chema.
- A todo el personal de la Unidad de Suelos y Riegos, que de una manera u otra han colaborado en la tesis o han contribuido a que mi estancia en la misma haya sido tan agradable y satisfactoria.
Esta tesis ha sido posible gracias a la Financiación de los Proyectos CEE TS-2-A-0294-ES y CICYT- 755, así como a una beca predoctoral concedida por el CONAI al autor de la misma.

" ¡Cuanto tiempo perdido en aprender futilidades y hasta desatinos que no tienen otro objeto que hacer al hombre presentable en sociedad escogida!. Qué años tan hermosos y qué energías tan frescas malgastadas en dar a los sentimientos y a las ideas un mero barniz de falsa "finura", para que no nos confundan con los pobres que gastan callos en las manos" Unamuno

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

La superficie agrícola de nuestro planeta afectada por salinidad y/o alcalinidad es de alrededor de mil millones de hectáreas (Szabvolcs, 1989) varía, según las fuentes consultadas, desde valores de 230 millones hasta casi mil millones de hectáreas (Epstein et al., 1980), estando presente en todos los continentes. Otras estimaciones (Reeve y Fireman, 1967) indicanhablan de que un tercio de la superficie mundial de bajo riego (unas 230 millones de hectáreas) se encuentran afectadas en mayor o menor grado por la salinidad. A pesar de las discrepancias en las cifras, debido a que se trata de meras estimaciones y no a al resultado de una cartografía adecuada, la dimensión del problema es importante ya que, junto a la sequía, es el factor abiótico que produce un mayor descenso en el rendimiento de los cultivos. En algunos países como Paquistán, 16 millones de hectáreas han sido salinizadas en procesos de salinización secundarios inducidos por la puesta en regadío, siendo uno de los problemas económicos más importantes del país (Ahmad, 1965).

En España, se estima que unas 840.000 ha están afectadas por salinidad, 3120.000 de las cuales se encuentran en el Valle del Ebro (Alberto *et al*., 19863). La salinidad en el Valle del Ebro es mayoritariamente de origen litológico debido a la naturaleza de los materiales del Terciario que lo componen. La calidad del agua de riego de los grandes sistemas regables (Bardenas, Monegros, Cinca, Aragón y Cataluña) es excelente desde el punto de vista de su salinidad, con unos niveles entre 0,2 y 0,4 dS m^{-1} (Aragüés *et al*.,y Alberto, 19863). El problema de la salinidad apareció en los nuevos regadíos puestos en marcha a partir de principios de siglo, ya que el agua de riego aceleró los procesos de disolución y transporte de las sales que, unidos a la falta de un adecuado drenaje, condujeron a una acumulación excesiva de sales en la zona de raíces de los cultivos. Obviamente, los flujos de retorno del riego de estas zonas salinas han conducido a un incremento de la salinidad de los ríos receptores de dichos flujos. Así, Aragüés y Alberto (1983)Quílez et al. (1992) establecieron unas tendencias de salinización con unos incrementos anuales de 10-15 mg L^{-1} (total sólidos disueltos) (TDS) en el río Ebro, en su tramo medio, que son francamente preocupantes.

La información acerca del impacto económico de la salinidad en los regadíos del Valle del Ebro es muy escasa. Para los regadíos de la cuenca inferior del río Gállego (unas 13.000 ha.), que se riegan con aguas de salinidad moderada (CE en torno a 2 dS m^{-1}), Albisu *et al*. (1988) estimaron unas pérdidas anuales de unos 300 millones de pesetas. En la zona de Bardenas (unas 60.000 ha entre Aragón y Navarra) Zekri *et al*. (1990) señalaron importantes pérdidas económicas, debidaso a la salinidad del suelo, tanto por la reducción en el rendimiento de los cultivos como por la imposibilidad de llevar a cabo cultivos más rentables económicamente por su mayor sensibilidad frente a la salinidad.

Si bien no es posible una extrapolación de estos resultados a todo el Valle del Ebro, ya que en la mayor parte de los casos se trata de salinidad edáfica y no en el agua de riego, se deduce que las pérdidas debidas a la salinidad del suelo son cuantiosas, lo que hace necesario abordar de forma rigurosa el problema y diseñar una estrategia que permita solucionarlo o paliarlo al máximo.

Las soluciones a este problema son lógicamente multidisciplinaresias. En el caso de nuevos regadíos, es necesario un estudio detallado previo de los suelos a transformar que permita establecer un balance hídrico y salino adecuado con la consideración, en su caso, de la implementación de redes de drenaje que permitan alcanzar las necesidades de lavado apropiadas tanto a nivel parcela como a nivel sector de riego. En el caso de zonas ya transformadas y afectadas por salinidad, la recuperación puede ser un proceso complejo y costoso, ya que el lavado de sales, implica la capacidad de los suelos para transmitir el agua, lo que supone con frecuencia no únicamente solo la instalación de redes de drenaje (Martínez Beltráan, 1978) sino la mejora de la estructura del suelo a través de la aplicación de enmiendas químicas, físicas y biológicas.

Junto a estas medidas imprescindibles de tipo tecnológico, deben considerarse otras medidas de tipo agronómico, tales como la elección del cultivo y sistema apropiado de rotación, la densidad de siembra, el abonado, la elección del sistema, dosis y calendario de riego, las técnicas de cultivo, y el manejo de los suelos.

Finalmente, la mejora genética para la obtención de plantas más tolerantes a la salinidad es una estrategia que puede conducir a incrementar la rentabilidad de los suelos afectados por salinidad siempre que ello no conduzca a una progresiva salinización y deterioro irreversible de los suelos. Sin embargo, a pesar de la amplia información existente acerca del efecto de la salinidad sobre los cultivos, no existe todavía un consenso generalizado en muchos puntos fundamentales a la hora de abordar un programa de mejora para condiciones salinas. Ello puede deberse a que, si bien se conocen de forma bastante precisa los mecanismos que confieren tolerancia a las plantas halófitas, no sucede lo mismo con las glicófitas, grupo en el que se encuentran la mayor parte de las plantas cultivadas. Asimismo, a pesar de que se han realizado numerosos trabajos para determinar el grado de tolerancia de distintos cultivos a la salinidad, la información acerca de la variabilidad intraespecífica en los cultivos es mucho mas escasa. Esta falta de consenso se refleja en aspectos tales como: (1) las discrepancias respecto a efectuar una selección empírica basada en el rendimiento o una selección basada en los caracteres que confieren tolerancia (Yeo y Flowers, 1986; Passioura, 1986; Pasternak, 1987; Noble y Rogers, 1992), (2) el

ambiente en el que debe efectuarse la selección, que puede ser en condiciones naturales o en condiciones controladas de salinidad del suelo, así como el nivel salino a emplear (Shannon, 1984; Jana, 1987; Richards *et al*., 1987; Kelman y Qualset, 1991) y (3) discrepancias incluso en la conveniencia de llevar a cabo programas específicos de mejora por salinidad, ya que se argumenta que los genotipos que mayor rendimiento tienen en condiciones no salinas son también los más productivos bajo condiciones salinas (Richards, 1983, 1992).

Tal como ha indicado Munns (1993) en una reciente revisión bibliográfica sobre el tema, en los últimos 20 años los fisiólogos han dedicado grandes esfuerzos a recopilar información descriptiva acerca del efecto de la salinidad sobre las plantas, tratando de localizar caracteres que confieran tolerancia a salinidad. Estos caracteres podrían ser utilizados por los mejoradores como criterios de selección, lo que aumentaría considerablemente la eficiencia de selección. La realidad es que, a pesar de los esfuerzos realizados, no existen apenas casos prácticos de materiales seleccionados y cultivados posteriormente con éxito en condiciones salinas. Este autor cuestionó ciertos «dogmas» que habitualmente se dan por válidos, y que han podido coadyuvar al fracaso de muchos programas de mejora. Recientemente, Meiri (19945) ha señalado que la práctica habitual de trabajar en condiciones de salinidad estacionarias puede estar limitando el progreso en este área, ya que en condiciones salinas naturales la variabilidad temporal de la salinidad es muy importante.

La cebada (*Hordeum vulgare* L.) es uno de los cultivos de mayor importancia a nivel mundial, ya que es el cuarto cereal más cultivado después del trigo, maíz y arroz (Poehlman, 1985), encontrándose ampliamente representado en todos los continentes por su gran adaptación a las diferentes condiciones ambientales. Es considerado uno de los cultivos más tolerantes a la salinidad (Maas y Hoffman, 1977; Epstein y Norlyn, 1980), por lo que tal como afirma Blum (1988) es un buen candidato para iniciar un programa de mejora para condiciones salinas. El genoma de la cebada es uno de los más conocidos, por haber sido utilizado en muchos estudios genéticos, disponiendo además de una gran variabilidad genética tanto en la especie cultivada, debido al hecho de haber sido uno de los primeros cultivos en ser domesticados (Hockett y Nilan, 1985), como en otras especies del género *Hordeum*.

La Unidad de Suelos y Riegos del Servicio de Investigación Agraria (DGA - Aragón), lleva casi 10 años evaluando la variabilidad existente en la tolerancia a la salinidad de distintos cultivares de cebada, ya que la identificación de cultivares más tolerantes a la salinidad sería relevante desde un punto de vista práctico, lo queya que permitiría rentabilizar suelos salinos hoy en día abandonados por improductivos. Royo *et al.* (1991a) y Aragüés *et al*. (1992) diseñan la Triple fuente Lineal de Aspersión (TLA) como un método sencillo y práctico para la evaluación de la tolerancia de los cultivos a la salinidad si se mantiene una fracción alta de lavado en el sistema. Grattan *et al*. (1994) indican que en la TLA se produce una importante absorción de cloruro en la cebada a través de las hojas durante el riego, lo que podría estar ocasionando mayores disminuciones en el rendimiento en relación a un sistema de absorción de sales exclusivamente radicular. Los trabajos de Aragüés *et al*. (1994) señalan el interés de un pre-riego con agua dulce para limitar la absorción foliar durante el riego en la TLA, debido a la importante absorción de sales durante los primeros minutos de riego, cuando las hojas están más secas. Estos autores también recomiendan el efectuar los riegos por la noche o a primera hora de la mañana cuando la evapotranspiración es mínima. Sin embargo a pesar de todas estas medidas, los trabajos de Benes *et al*. (1996 en prensa, 1996ba), indican que cierta absorción foliar permanece, por lo que se mantiene cierta incertidumbre acerca del impacto de esta absorción foliar sobre el grado de tolerancia a la salinidad edáfica. Paralelamente a estos trabajos, fundamentalmente de tipo metodológico, Royo (1989) ha encontrado una menor variabilidad (15%) en la tolerancia de la cebada en fase adulta en relación a la tolerancia en la fase de germinación-emergencia (25%) (Martínez-Cob *et al*., 1987; Royo, 1989). Los trabajos de Royo (1989) indican que la tolerancia en fases iniciales no está relacionada con la tolerancia en la fase adulta, por lo que es necesario hacer la selección en todo el ciclo del cultivo.

Ante el estado actual de conocimientos y seleccionando una serie de cultivares de cebada con respuesta diferencial frente a la salinidad, se han planteado los siguientes objetivos en la realización de esta Tesis: (1) Validación de la TLA (absorción de sales radicular y foliar) frente a un sistema de riego por Goteo (absorción exclusivamente radicular) como métodos de cribado de cultivares de cebada para tolerancia a salinidad del suelo. (2) Identificación de caracteres morfo-fisiológicos ligados a la tolerancia, para poder utilizarlos como caracteres de cribado en un programa de mejora. Esta información se desconoce, y es crítica para establecer futuros planes de mejora en la cebada. (3) Establecer cual es la estrategia de mejora más adecuada, haciendo un especial énfasis en el ambiente en el que debe desarrollarse la selección.

Con estos objetivos y para una discusión adecuada de los resultados obtenidos se ha separado esta Tesis en ocho capítulos independientes. El primer capítulo constituye la Introducción de la misma con los objetivos planteados. El segundo capítulo constituye los materiales y métodos empleados con una descripción detallada de los ensayos efectuados y los tratamientos salinos establecidos en cada uno de ellos. Los cinco capítulos siguientes (Capítulo 3 al Capítulo 7) muestran los resultados obtenidos así como una discusión de los experimentos realizados mismos. Finalmente el Capítulo 8 presenta una breve discusión general agrupando los

resultados más relevantes obtenidos. y dando unas conclusiones finales.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS

2.1.- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ENSAYOS Y MATERIAL VEGETAL

Se llevaron a cabo tres ensayos de campo durante dos campañas sucesivas: Noviembre 1992 a Julio 1993 (un ensayo con la triple línea de aspersión, TLA) y Noviembre 1993 a Junio 1994 (dos ensayos, uno con la TLA y otro con un sistema de goteo, GOT). Los ensayos se denominarán en lo sucesivo TLA93, TLA94 y GOT94. La siguiente tabla muestra las características generales de los ensayos.

	TLA93	**TLA94**	**GOT94**
Materiales utilizados	(6) Albacete, Barbarrosa, Begoña, Mogador, Igri Reinette (10)* Tunis, Martin, Pen, CA-54, Dpche-18, KVL-468, Mut-4210, RPB7078, Atlas76, CM-67	(18) Albacete, Alpha, Barbarrosa, Cameo Criter, Dpche-18, Igri, Kvl-468, Malta Mogador, Pen, Reinette, Acsad-60, Acsad176, Aglou, Annoceur, Asni Merzaga (8)** Tunis, Martín, CA-54, Orge-Pays, Rcb-92, Wellam, Kym, Dacil	(18) Albacete, Alpha, Barbarrosa, Cameo, Criter, Dpche-18, Igri, Kvl-468, Malta Mogador, Pen, Reinette, Acsad-60, Acsad 176, Aglou, Annoceur, Asni, Merzaga
Fecha siembra	27/11/92	19/11/93	18/11/93
Fecha cosecha	2/07/93	22/06/94	20/06/94
Tamaño parcela	0,8 m^2	1,6 m^2	1,8 m^2
Nº de surcos	3	6	6
Disposición	1,26 x 0,21 m	1,26 x 0,21 m	1,45 x 0,21 m
N' Tratamientos	10	10	3 (C, M, S)
Repeticiones	3	2	3 (Parcelas divididas)

Densidad siembra	240 s m^2	240 s m^2	240 s m^2
Pl. nacidas	220 ± 17	206 ± 25	228 ± 23
(media±desv. est.)			
Operaciones	2 pases grada	2 pases grada	2 pases grada
previas	1 pase cultivador	1 pase cultivador	1 pase cultivador
	1 rotovator	1 rotovator	1 rotovator
Abon. Fondo	400 Kg/ha 8-24-8	400 Kg/ha 8-24-8	400 Kg/ha 8-24-8
Cobertera	130Kg/haN33%	130 Kg/ha N 33%	130 Kg/ha N 33%
Fitosanitarios	-	-	Aphos + Inivil
			(22/04/94)

Tabla 2-1. Características generales de los ensayos realizados.
*.- Exclusivamente análisis de discriminación isotópica (T0 y T9)
**.- Exclusivamente análisis de cenizas en grano (T0 y T8)

Los ensayos TLA93 y TLA94 se llevaron a cabo utilizando la triple fuente lineal de aspersión, propuesta por Royo *et al*. (1987). El sistema consiste en tres líneas paralelas de aspersión, separadas entre sí 15 m., que es igual al radio mojado por los aspersores. Adyacente a dicho sistema se ubica un tanque de 3000 L. donde se prepara una solución salina de 60 dS m^{-1} mediante la mezcla de $CaCl_2$ hidratado y ClNa en una proporción en peso 0,75:1, con lo que se consigue una relación molar de alrededor de 2:1 (Na:Ca). Esta solución salina se inyecta en la línea central mediante un motor de gasoil, mezclándose en una proporción adecuada con el agua de riego (de CE en torno a 2 dS m^{-1}) para obtener un agua final aplicada por los aspersores de CE en torno a 20 dS m^{-1}. Las dos líneas laterales suministran el agua de riego de 2 dS m^{-1}, de tal manera que el solapamiento del agua aplicada por la tres líneas produce un doble gradiente lineal de salinidad en el agua de riego y un volumen constante de agua aplicada entre las dos líneas laterales y la línea central. Este gradiente se reproduce de forma satisfactoria en el suelo, por lo que permite establecer las funciones de respuesta de los cultivos con una sencillez y economía no alcanzable por otros sistemas, al obtener 10 tratamientos salinos a ambos lados de la línea central. La descripción detallada de este sistema y sus ventajas y limitaciones se discuten en Aragüés *et al*. (1992).

El ensayo GOT94 se llevó a cabo utilizando un sistema de riego por goteo con el que se establecieron tres tratamientos (dos salinos y un control no salino). En cada parcela de seis surcos de cebada se dispusieron paralelamente tres ramales portagoteros separados entre sí 0,42 m. La separación entre goteros dentro de cada ramal fue de 0,2 m, y el caudal unitario de los goteros fue de 0,5 L h^{-1}. Debido al elevado número de goteros por parcela (un total de 22 goteros), la dosis de aplicación fue de 12 L h^{-1}, y el sistema se asemejó al de un sistema por aspersión, mojándose completamente la superficie en cada riego y sin la formación de bulbos húmedos típicos de un riego por goteo convencional. Las dos soluciones salinas (de CE en torno a 10 y 17 dS m^{-1}) se prepararon en tanques de 3000 L de capacidad. El agua de riego no salina (de CE en torno a 2 dS m^{-1}) se almacenó en un tercer tanque de la misma capacidad. Mediante un cabezal de riego se controló de forma manual la aplicación de cada tratamiento. La solución salina se preparó antes de cada riego hasta alcanzar la salinidad deseada, tratando de mantener una relación molar 2:1 (Na:Ca) en el agua de riego, al igual que en los ensayos de TLA.

La mayor parte de las variables morfo-fisiológicas analizadas se llevaron a cabo sobre los materiales que aparecen en la Tabla 2-1, eligiéndose algunos de ellos (como los cultivares Albacete, Criter, Igri, y Malta) por considerarse tolerantes a la salinidad y otros (como los cultivares Alpha, Barbarrosa, Begoña, Mogador, Reinette) por considerarse sensibles a la salinidad, según estudios previos efectuados por Royo (1989). Los cultivares Cameo, Dpche-18, Kvl-468 y Pen se incluyeron para confirmar resultados obtenidos en años anteriores, y para validar su nivel de tolerancia. Finalmente los cultivares Acsad-60, Acsad-176, Aglou, Annoceur, Asni y Merzaga, suministrados por el Dr. Amri (INRA - Marruecos) se incluyeron en los ensayos para evaluar las diferencias de tolerancia entre ellos, así como para ampliar la base genética de los mismos con materiales que tuvieran un comportamiento agronómico aceptable que permitiera su comparación con materiales más adaptados. Para algunas medidas específicas que se llevaron a cabo tanto en TLA93 como en TLA94, como

son el análisis de discriminación isotópica y cenizas en grano se escogieron además otros materiales que se detallan también en la Tabla 2-1.

Las prácticas agronómicas en los tres ensayos fueron muy similares, tal como se aprecia en la Tabla 2-1. La nascencia fue evaluada mediante conteo de plantas nacidas en dos surcos por parcela en todos los ensayos, siendo en general satisfactoria para la mayoría de los cultivares y en los tres ensayos realizados. No existieron diferencias significativas en la nascencia entre los diferentes tratamientos salinos, ya que éstos se establecieron después de la emergencia. La siembra de las parcelas se llevó a cabo utilizando una sembradora de cubiletes «Seedmatic Wintersteiger». La recolección de las mismas se realizó mediante una cosechadora «Hege 125-B».

En el ensayo de TLA93, se aleatorizó la posición de los cultivares dentro de cada repetición, sembrándose 3 bandas completas (10 tratamientos) para los cultivares Albacete, Barbarrosa, Begoña, Mogador, Igri y Reinette. Para resto de los cultivares que se incluyeron en el ensayo, únicamente se sembró una repetición. En el ensayo TLA94 esta aleatorización no se llevó a cabo para evitar la pérdida del efecto visual de la salinidad sobre cada variedad. Para el ensayo GOT94, se empleó un diseño en parcelas divididas, situando el tratamiento salino en las parcelas principales y el genotipo en las parcelas secundarias. Debido a la falta de suficiente semilla en los genotipos procedentes de Marruecos, en la TLA94 únicamente se pudo sembrar una repetición con un control (T0) y 5 tratamientos salinos (T1,T3,T5,T7,T9), y 2 repeticiones para los tres tratamientos en el ensayo de GOT94. Un esquema más detallado de los ensayos con la posición de cada genotipo en campo se encuentra en las Figura 2-1, Figura 2-2 y Figura2-3.

Los ensayos se ubicaron en una finca del Servicio de Investigación Agraria (D.G.A.), en Zaragoza. Las parcelas se encuentran enclavadas aproximadamente en las coordenadas UTM: 30T XM x=815; y=216; z=225. Las parcelas se encuentran sobre terrazas del rio Gállego, y son regadas por aguas procedentes del mismo a través de la acequia «Urdana». El suelo donde se dispusieron los ensayos es un Typic Xerofluvent (SSS 1975,1990), cuyas características edafo-químicas se presentan en la Tabla 2-2. Ambas parcelas (TLA y GOT) se encuentran a una distancia de 300 m, siendo la diferencia más importante entre las mismas la mayor proporción de arena en la parcela GOT94 en todos sus horizontes, así como una menor proporción de limo y arcilla. También se observa una mayor fertilidad en la parcela del ensayo de GOT, en relación a la parcela donde se ubica la TLA. Ambas parcelas poseen un drenaje en profundidad asegurado por la gravas poligénicas en su horizonte 2C. Sin embargo el factor más limitante es la baja infiltración de los horizontes superficiales debido a los altos contenidos en limo.

Horiz	Prof	PH	CEe dS m^{-1}	Carbo natos	MO (%)	Arena (%)	Limo (%)	Arc. (%)	Clase Text.	[1]P Olsen (ppm)	K (ppm)
Ap	0-35	8,6	1,1	33,3	1,8	14,5	52,7	32,7	FacL	28,7	246,2
Bw1	35-85	8,3	0,6	32,2	1,0	4,9	59,5	35,6	FacL	-	-
Bw2	85-130	8,2	0,5	31,1	0,8	18,0	51,7	30,2	FacL	-	-
C	130-185	8,4	0,4	36,7	0,5	43,7	37,1	19,2	F	-	-
2C	185+	Gravas Poligénicas									

Parcela del ensayo **GOT94**

Horiz	Prof	PH	CEe	Carbonatos (%)	MO (%)	Arena (%)	Limo (%)	Arc. (%)	Clase Text. (ppm)	P Olsen (ppm)	K (ppm)
Ap	0-37	8,3	0,39	37,7	1,03	52,6	34,6	12,9	Far	54,9	652
Bw1	37-53	8,4	0,35	37,6	1,15	52,3	34,1	13,5	Far	7,0	251
Bw2	53-110	8,5	0,31	38,7	0,64	49,2	40,3	10,3	F	1,0	35
2C	110-450	Gravas poligénicas							-	-	-

Tabla 2-2. Características edafo-químicas de los suelos sobre los que se situaron los ensayos.
Parcela **TLA**

[1]. Los muestreos de fertilidad (P, K) se realizaron en Sep-93 y Julio-94 para las parcelas de TLA y GOT,

respectivamente.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

2.2.- CARACTERÍSTICAS DE LOS RIEGOS. CREACIÓN DE LOS TRATAMIENTOS

La aplicación de agua salina permitió la creación de los distintos tratamientos salinos. Las características generales de los riegos se encuentran en la Tabla 2-3. En todos los ensayos se aplicó agua en exceso a las necesidades en evapotranspiración de la cebada en condiciones óptimas, medidas en un lisímetro de drenaje localizado próximo a las parcelas experimentales. Una fracción alta de lavado es un requisito importante en los ensayos en condiciones de salinidad controlada para conseguir un perfil homogéneo de salinidad en la zona radicular.

Característica	**TLA93**	**TLA94**	**GOT94**
Nº total de riegos	31	28	40
Dosis media/riego (L m^{-2})	12,8	12,5	12,0
Vol. aplicado (L m^{-2})	399	351	479
Lluvia + riego no salino	128	118	81
Fecha primer riego salino	3/02/93	31/01/94	26/01/94
Fecha último riego salino	31/05/93	31/05/94	21/05/94
Cea (dS m^{-1})	3,2 a 19,9	1,9 a 17,3	1,5-10,1-16,7
ET cebada estacional	241	271	271

Tabla 2-3. Características generales de los riegos aplicados para la creación y mantenimiento del gradiente salino en la TLA y en el ensayo de Goteo.

2.2.1. Triple línea de aspersión (TLA93 y TLA94)

En los ensayos de TLA, se dispuso de 3 líneas de pluviómetros en la parcela (un total de 60), en los que se midió el volumen de agua aplicada y su conductividad eléctrica con un conductímetro portátil en cada uno de lo riegos. Debido a la escasa infiltración de los suelos se llevaron a cabo riegos cortos y muy frecuentes para evitar el movimiento del agua en superficie. En cada uno de los riegos en la TLA se llevaba a cabo un pre y un post-riego con agua no salina, de 3 minutos de duración, para intentar paliar en parte la absorción foliar directa. De acuerdo con los resultados obtenidos por Aragüés *et al.* (1994) y Benes *et al*. (1996a), mediante este sistema se consigue una reducción importante de la absorción foliar de iones tóxicos como el Na^+ y Cl^-.En ambos ensayos (TLA93 y TLA94),al inicio de los mismos, se aplicaron los tratamientos salinos de forma gradual para evitar un choque salino y permitir una cierta adaptación a las condiciones salinas. La distribución de agua en las parcelas fue bastante uniforme, ya que el coeficiente de variación del volumen de agua acumulado por los 60 pluviómetros distribuidos por la parcela fue menor del 6% durante las dos campañas.

La parcela había sido utilizada en años anteriores para experimentos similares, por ello, previamente a la siembra, se llevaron a cabo riegos con agua no salina para tener una cama de siembra libre de sales. Los riegos sucesivos sirvieron para crear un gradiente salino en superficie y mantener el gradiente ya establecido en campañas anteriores en capas más profundas.

La Figura 2-4 muestra la conductividad eléctrica del agua de riego en los distintos tratamientos salinos, obteniéndose una distribución lineal ($P<0,01$) de la salinidad en ambos años. En la TLA94 los niveles salinos fueron menores debido a que desplazaron las parcelas «control» a ambos lados de las líneas laterales de aspersión para evitar que agua salina de la línea central alcance dicho tratamiento, con lo que se consiguió un control con menor salinidad.

La Figura 2-5 presenta las concentraciones iónicas de los iones más importantes para distintos niveles de conductividad eléctrica del agua (10 y 20 pluviómetros para TLA93 y TLA94 respectivamente). El ion predominante es el Cl-, con una relación aproximada de 2:1 en relación al Na+.La relación molar Na^+ :Ca^{2+}, es también próxima a 2:1. Se observa que los niveles de SAR en el agua aplicada se mantuvieron bajos (<15) debido a la proporción de sales usada, con lo que se evitó la degradación físico-química del suelo de las parcelas.

2.2.2. Ensayo de goteo (GOT94)

En este ensayo se aplicó un mayor volumen de agua que en los ensayos de TLA para crear lo más rápidamente posible los tratamientos salinos y evitar un escape de algunos genotipos, ya que la parcela no había sido utilizada en campañas anteriores.

La Tabla 2-4 presenta la conductividad media del agua aplicada en el ensayo GOT94 en los distintos tratamientos. Al igual que en los ensayos anteriores, los niveles se alcanzaron de una forma gradual para evitar un choque salino a las plantas. En la misma tabla se presenta también la concentración de los distintos iones en uno de los riegos. El ion predominante fue también el Cl^-, manteniéndose un SAR por debajo de 15 en el tratamiento más salino.

Trat.	**CE** (dS m-1)	**Ca^{2+}**	**Na+** (mmol L^{-1})	**C1-**	**SAR** (meq L^{-1})^{½}	**Na^+/Ca^{2+}**
C	1,5±0,5	3,7	4,8	16,0	2,52	1,3
M	10,1±1,4	24,9	37,1	103,2	7,43	1,5
S	16,7±3,6	58,8	91,6	190,0	11,94	1,6

Tabla 2-4. Conductividad eléctrica media del agua aplicada en el ensayo de GOT94 en los tres tratamientos. Se presenta la media y la desviación estándar de los 40 riegos. Se presentan también las concentraciones iónicas del agua del riego de fecha 13/05/94.

2.3. HUMEDAD DEL SUELO

Debido a los riegos frecuentes la humedad del suelo en los tres ensayos se mantuvo alta durante toda la campaña, lo que viene reflejado en la Tabla 2-5, en la que se aprecia que la humedad estuvo próxima a capacidad de campo (50% del porcentaje de saturación). Sin embargo en los tres ensayos existieron ciertas diferencias entre los distintos horizontes, manteniéndose una humedad algo superior en el horizonte más superficial, debido al riego frecuente. En general las diferencias en humedad entre los distintos tratamientos fueron muy bajas, únicamente detectables en TLA94, siendo la humedad en el tratamiento control algo menor debido a la mayor evapotranspiración por no estar las plantas sometidas a estrés.

SISTEMA	PROF(cm)	PS(%)	HUMEDAD GAVIMÉTRICA (%)		
			C	M	S
[1]**TLA93**	0-10	-	22,7±3,4	23,2±1,2	23,0±1,4
(n=6)	10-20	-	22,8±3,2	22,3±1,0	22,2±1,2
	20-40	-	22,0±1,8	21,9±1,8	21,6±1,5
	40-60	-	20,7±1,1	20,1±1,8	20,6±1,8
	60-80	-	21,5±1,3	21,2±1,6	21,6±1,2
[2]**TLA94**	0-25	53,9±1,1	20,0±2,0	22,0±1,0	22,0±1,0
(n=12)	25-50	57,1±1,3	18,0±2,0	21,0±1,0	22,0±1,0
	50-75	62,7±3,1	17,0±2,0	19,0±3,0	21,0±1,0
	75-100	57,6±4,5	15,0±2,0	20,0±2,0	22,0±1,0
[3]**GOT94**	0-25	36,9±0,6	20,8±1,4	21,4±1,0	21,4±0,8
(n=5)	25-50	36,9±0,7	18,3±1,4	18,7±1,7	18,8±1,4

Tabla 2-5. Contenido de humedad gravimétrica a distintas profundidades y en los distintos ensayos. Se presenta también el porcentaje de saturación (PS) del suelo. Media ± desviación estándar. En el caso de los ensayos de TLA se presentan los valores para los tratamientos 0(C), 4(M), 8(S).
[1]- Media de 6 fechas distintas a lo largo del ciclo del cultivo
[2]- Valor medio de 12 parcelas en fecha 3/05/94
[3]- Valor de humedad medio en un ensayo en el año 1995, con el mismo sistema de riego, sobre la misma parcela y con el mismo régimen de riegos

2.4.- SALINIDAD DEL SUELO

2.4.1. Triple línea de aspersión (TLA93 y TLA94)

En la TLA la salinidad del suelo se midió mensualmente utilizando un sensor electromagnético modelo EM-38, Geonics Ltd.; dicho aparato, en posición horizontal, permite lecturas instantáneas de la salinidad aparente del suelo, integrando hasta una profundidad de 1 m. La Figura 2-6 presenta la media de todas las lecturas (7 y 6 fechas en TLA93 y TLA94 respectivamente) para los distintos tratamientos salinos en los dos ensayos. Se obtuvo un gradiente lineal ($P_{1:5}$) se realizaron cada año varias calibraciones tomando muestras de suelo a distintas profundidades, calculando una salinidad media ponderada, ya que el sensor no responde de forma lineal con la profundidad. Para una descripción más detallada del sensor, así como sus principales ventajas y limitaciones ver Rhoades y Corwin (1981), Aragüés y Millán (1986) y Díaz y Herrero (1992).

La Tabla 2-6 presenta las rectas de calibración obtenidas para cada uno de los años, considerando una profundidad de 0-50 cm, que es donde se encuentra la mayor parte del sistema radicular. Se presentan también las curvas de calibración para transformar medidas de salinidad $CE_{1:5}$ a medias de salinidad de extracto de pasta saturada (Ce_e)

Ensayo			$CE_{1:5}$= a+b CEa	
	n	**a**	**b**	**R^2**
TLA93	63	0,02±0,07	0,59±0,04	0,75
TLA94	40	0,12±0,07	0,62±0,05	0,81
		CE_e= a+b $CE_{1:5}$		
	n	**a**	**b**	**R^2**
TLA93	20	-0,80±0,35	7,91±0,31	0,98
TLA94	28	-1,22±0,34	8,19±0,33	0,96
GOT94	29	0,99±0,58	11,11±0,44	0,96

Tabla 2-6. Relación entre las distintas medidas de salinidad del suelo. Rectas de calibración del sensor electromagnético para el ensayo de TLA. Se presentan también las rectas de regresión lineal para transformar las medidas previas de salinidad ($CE_{1:5}$) en medidas de extracto de pasta saturada (CE_e) en los ensayos de TLA y en el ensayo GOT94.

La Figura 2-7 muestra la evolución temporal de la salinidad aparente del suelo (CE_a), en la TLA. En general, y de forma más marcada en TLA93, hay un aumento inicial de la salinidad debido a la salinización de las partes superiores del perfil debido al riego. Una segunda fase de cierta estabilidad y una última fase de incremento de la salinidad debido a una cierta concentración de sales en los perfiles superficiales por la alta evapotranspiración.

Las Tablas 2-7 y 2-8 presentan los resultados de los análisis de extracto de pasta saturada de los suelos en los ensayos de TLA93 y TLA94 respectivamente. En cuanto a la distribución de la salinidad en profundidad, se produce una cierta disminución de la salinidad en profundidad en los tratamientos salinos, siendo sin embargo el perfil bastante homogéneo en los primeros 50 cm. Angas (1995), trabajando también en la TLA, indica que más del 80 % del sistema radicular de la cebada se encuentra en esa parte del perfil, debido a la elevada frecuencia de los riegos. La composición iónica del extracto refleja la composición iónica del agua aplicada y la exclusión radicular. La relación Na^+: Ca2+ es superior a 2:1 en todos los tratamientos salinos. El ion Cl^- predomina en el extracto, con una relación Cl-:Na^+ próximo a 2:1 en los tratamientos salinos.

Trat.	Prof.	CEe	Ca^{2+}	Na^{+}	$C1^{-}$	K^{+}	Na^{+}/Ca^{2+}	Na^{+}/K^{+}
	(cm)	(dS m^{-1})	----------(mmol L^{-1})----------					
Control	0-40	2,7	5,90	13,7	16,1	-	2,3	-
(#1)	40-80	2,3	5,43	13,9	15,3	-	2,6	-
Medio	0-40	7,8	18,7	52,2	69,7	-	2,8	-
(#5)	40-80	5,9	13,1	34,9	52,3	-	2,7	-
Salino	0-40	10,9	28,5	76,0	101,1	-	2,7	-
(#8)	40-80	7,4	15,2	53,4	70,3	-	3,5	-

Tabla 2-7. Composición del extracto de pasta saturada del ensayo TLA93. Muestreo llevado a cabo el 2/06/93.

Trat.	Prof.	Cee	Ca^{2+}	Na^{+}	$C1^{-}$	K^{+}	Na^{+}/Ca^{2+}	Na^{+}/K^{+}
	(cm)	(dS m^{-1})	----------(mmol L^{-1})----------					
Control	0-25	3,8	10,7	19,3	22,1	0,30	1,8	64
(#0)	25-50	3,2	8,2	14,9	21,9	0,28	1,8	53
	50-75	2,4	5,5	10,7	17,5	0,04	1,9	267
	75-100	2,0	4,8	5,9	13,8	0,03	1,2	197
Medio	0-25	7,0	16,7	35,8	65,8	0,67	2,1	53
(#4)	25-50	6,2	14,0	28,9	58,5	0,42	2,1	69
	50-75	4,9	11,3	23,9	41,7	0,08	2,1	299
	75-100	4,6	10,5	20,2	40,8	0,07	1,9	288
Salino	0-25	10,9	25,2	55,5	113,0	0,98	2,2	57
(#8)	25-50	9,1	22,6	42,4	89,5	0,79	1,9	54
	50-75	5,9	13,3	29,7	58,5	0,16	2,2	186
	75-100	6,1	13,8	29,2	59,3	0,11	2,1	265

Tabla 2-8. Composición iónica del extracto de pasta saturada del ensayo de TLA94. Muestreo llevado a cabo el 25/05/94.

2.4.2. Ensayo de goteo (GOT94)

Debido a la elevada frecuencia de los riegos en este sistema, así como a la existencia de pasillos (entre tratamientos) donde no se aplicaba agua, no se consideró útil el empleo del sensor electromagnético para conocer la salinidad del suelo. Estas medidas se sustituyeron por muestreos con barrena en el 50% de la parcelas y en dos fechas distintas a lo largo del ciclo del cultivo. En estas muestras se obtuvo la salinidad del extracto 1:5 ($CE_{1:5}$), mientras que en algunas de ellas se realizó el análisis de pasta saturada para poder hacer la conversión entre ambas medidas de salinidad. En la Tabla 2-9 se presentan tanto los valores de conductividad eléctrica media en los distintos tratamientos y muestreos, como las concentraciones iónicas de los iones más importantes en el extracto de pasta saturada. Al igual que en la TLA, la composición del extracto refleja la composición iónica del agua aplicada, con un predominio del ion Cl^{-} y una relación Na^{+} :Ca^{2+} próxima a 2:1. Una diferencia importante encontrada con el ensayo de TLA es la inferior relación Na:K en extracto, debido a unos contenidos en potasio mucho más elevados. Esto posiblemente fue debido a que la parcela donde se situó el ensayo GOT94

no había sido cultivada en los 3 años precedentes, por lo que no existieron extracciones de este elemento.

Fecha	**Trat.**	**Prof.** (cm)	**[1]CEe** (dSm^{-1})	**Ca^{2+}**	**Na^{+}**	**$C1^{-}$** (mmol L^{-1})	**K^{+}**	**Na^{+}/Ca^{2+}**	**Na^{+}/K^{+}**
17/03/94	C	0-25	3,7±0,9	9,3	18,3	17,4	8,5	2,2	2,6
	M	0-25	10,7±1,6	25,4	48,9	111,9	9,2	1,92	6,1
	S	0-25	16,0±2,6	40,8	88,5	210,0	10,7	2,16	8,9
18/05/94	C	0-20	3,5±1,0	5,0	9,3	12,5	2,2	1,89	5,4
		20-40	6,6±1,8	20,8	35,7	48,0	8,6	1,69	6,2
	M	0-20	10,1±2,3	31,8	48,9	110,1	2,4	1,53	19,5
		20-40	17,4±7,9	45,3	68,3	168,2	8,3	1,55	9,2
	S	0-20	15,4±2,5	54,6	80,4	188,1	3,2	1,46	25,4
		20-40	23,2±3,6	63,2	104,4	249,0	11,2	1,66	9,4

Tabla 2-9. Conductividad eléctrica del extracto de pasta saturada en el ensayo GOT94 y concentraciones iónicas del mismo. Los valores de salinidad del extracto son la media (± desv. est.) de 24 repeticiones por tratamiento. Los valores de contenidos iónicos son la media de 4 repeticiones.
[1]CE_e: Valores obtenidos convirtiendo los valores de $CE^{1:5}$ a CE_e, según la fórmula CE_e= -0,99+11,11$CE_{1:5}$ (n=29, R^2=0,96)

2.5. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988).

CAPÍTULO 3: CRIBADO DE CULTIVARES DE CEBADA POR SU TOLERANCIA A LA SALINIDAD MEDIANTE LOS SISTEMAS DE TRIPLE LÍNEA DE ASPERSIÓN (TLA) Y DE GOTEO (GOT): COMPARACIÓN DE RESULTADOS

3.1. INTRODUCCIÓN

Una característica típica de la salinidad edáfica es su elevada variabilidad espacio-temporal. Esto ha hecho que los primeros intentos de utilizar los métodos de mejora convencional en condiciones naturales salinas hayan resultado infructuosos, tanto por el elevado error experimental como por la menor variabilidad genotípica en condiciones de estrés. Estas dos características hacen que la respuesta a la selección sea baja y que el avance genético sea muy escaso.

Esta dificultad y el hecho de que en zonas de salinidad moderada la mayor parte de la producción provenga de las áreas menos salinas de la parcela llevó a Richards (1983) a postular que no tiene sentido mejorar para condiciones de estrés salino, ya que los cultivares de mayor rendimiento potencial (obtenidos en condiciones sin estrés) son los que permiten obtener un mejor rendimiento final por la mayor contribución al mismo de las áreas sin salinidad o de salinidad moderada. Este planteamiento si bien puede ser razonable en condiciones de salinidad baja, puede no ser efectivo en el caso de suelos muy salinos o en el caso de que la salinidad provenga del agua de riego.

La elevada variabilidad de la salinidad en condiciones naturales puede hoy día estimarse de forma adecuada utilizando métodos de medida "in situ" de la salinidad del suelo como el sensor electromagnético (Rhoades y Corwin, 1981; Aragüés y Millán, 1986; Díaz y Herrero, 1992; Herrero y Bercero, 1991). Este instrumento resulta de gran utilidad para medir de forma rápida la salinidad del suelo a nivel parcela, lo que permite utilizar dicho valor como covariante en un análisis de varianza para corregir las diferencias entre genotipos asociadas a diferencias microambientales en salinidad del suelo. Esta herramienta de medida, unida a análisis geoestadísticos (krigeado y cokrigeado), que permiten modelizar la variabilidad de la salinidad en condiciones naturales (Quílez, 1991; Knotters *et al*., 1995; Vaughan *et al*., 1995), hacen posible estimar de forma adecuada la salinidad en el suelo.

Por lo que respecta a la dificultad de elegir un diseño estadístico adecuado para dichas condiciones, los ensayos sin repeticiones tales como los diseños augmentados o similares (Petersen, 1985), combinado con correcciones por la parcela más próxima («nearest neighbour analysis», Cullis y Gleeson, 1989) o la utilización de medias móviles (Townley-Smicth y Hurd, 1973) permiten evaluar genotipos de los que se dispone de poca semilla con un buen control de la variabilidad espacial típica de parcelas salinas.

A pesar de que estas herramientas (medidas de la salinidad del suelo y métodos estadísticos) están actualmente disponibles para los mejoradores, existen escasas referencias en la bibliografía de su uso en condiciones salinas para la evaluación de la variabilidad intraespecífica de los cultivos (Slavich *et al*., 1990; Royo *et al*., 1991b). Esto puede ser debido a que el coste de su utilización no es asumido por los mejoradores. A pesar de todos estos instrumentos y técnicas estadísticas, algunos autores como Blum (1988) indican que la elevada variabilidad imposibilita el uso de condiciones naturales.

Debido a estas dificultades, se pensó que las técnicas de cultivo in vitro serían de gran utilidad para la selección, ya que permiten cribar un gran número de genotipos en un tiempo y espacio reducido con un elevado control ambiental. En la selección a partir de cultivos celulares o in vitro se supone que la tolerancia es un atributo fundamentalmente celular. Si bien esta metodología puede tener su interés (Epstein y Rains, 1987; Dracup, 1991; Timm *et al*., 1991), presenta inconvenientes como los cambios epigenéticos (no heredables), la frecuente obtención de quimeras, así como la difícil regeneración en gran parte de los cultivos de mayor interés económico, por lo que su uso actual en programas de mejora para condiciones salinas es muy limitado. Asimismo, la validez de estos métodos es cuestionable por motivos agroclimáticos, ya que el comportamiento de las plantas en condiciones tan controladas y en un medio de cultivo es muy diferente del que se da en condiciones naturales.

Blum (1988) propuso realizar la selección para germinación en condiciones controladas de laboratorio, si bien la relación con la emergencia en condiciones de campo puede no ser buena. El método de germinación en bandejas con un substrato previamente salinizado ha sido ampliamente utilizado (Martínez-Cob *et al*., 1987; Royo y Aragüés, 1991a, Farooq *et al*., 1994; Igartua *et al*., 1994) a pesar de que otros autores como Shannon (1984) opinan que no es un método adecuado ya que se producen condensaciones, con la creación de microambientes de menor salinidad. Otras críticas a esta metodología es que en bastantes casos se han utilizado soluciones de NaCl puro, a pesar que es bien conocida la necesidad de unos requerimientos mínimos en calcio, así como su efecto beneficioso en condiciones salinas, especialmente en la fase de germinación (Cachorro *et al*., 1994). Finalmente, el inconveniente quizás más serio a la evaluación de la tolerancia en la fase de germinación

es su falta de correlación con la tolerancia en fases posteriores (Ashraf y Waheed, 1993; Rumbaugh *et al*., 1993), lo que obliga a un posterior cribado para evaluar la tolerancia en fase adulta. Este hecho puede provocar también una disminución en la variabilidad existente en fase adulta si únicamente se seleccionan los genotipos más tolerantes en la fase de germinación. Esta crítica se mantiene siempre que la selección no se realice de forma continuada hasta el final del ciclo del cultivo.

La mayor parte de los trabajos experimentales en fase adulta se llevan a cabo utilizando macetas o contenedores con mezclas de distintos substratos, como arena y arcilla, que son salinizados artificialmente. El cultivo hidropónico utilizando substratos de perlita y/o vermiculita es también muy utilizado. El problema de estas metodologías es que el crecimiento en condiciones de invernadero es muy diferente al que sucede en condiciones reales de campo. Estas diferencias son todavía mayores en lo que respecta al desarrollo del sistema radicular, el cual puede tener un papel fundamental en el desarrollo de los cultivos en condiciones salinas, lo que hace dudar de la utilidad práctica de estos métodos. Kelman y Qualset (1991) emplearon parcelas no salinas que regaban mediante inundación con agua salina, para evaluar distintos parámetros genéticos sobre unas líneas recombinantes de trigo. Este sistema tiene la ventaja de ser muy próximo a las condiciones naturales, sin embargo es necesario un seguimiento de las variaciones de salinidad en cada microparcela ya que, en general, los riegos por superficie se caracterizan por una baja uniformidad en la aplicación de agua. Otro inconveniente de este sistema es la necesidad de preparar tantas soluciones como tratamientos salinos se desee.

A partir de la idea de Hanks *et al*. (1976), que utilizaron una fuente lineal para generar un gradiente hídrico en el suelo, Royo *et al*. (1987, 1991a) y Aragüés *et al*. (1992) utilizaron una triple fuente lineal de aspersión (TLA) para evaluar la tolerancia a la salinidad de trigos y cebadas. Dicho sistema implica la aplicación de agua salina por aspersión para la creación de un gradiente salino en el suelo. Trabajos anteriores de Maas *et al*. (1982) sobre distintas especies cultivadas indican el mayor daño del riego con agua salina si es aplicada por aspersión, debido a la toxicidad por absorción foliar. Por otra parte Bernstein y Francois (1975) y Shalhevet (1994) indican que la toxicidad del riego por aspersión con agua salina aumenta con la frecuencia del riego debido al mayor tiempo de oportunidad para absorber las sales. Las condiciones ambientales también parecen tener un papel importante, siendo mayor la absorción en condiciones de alta evaporación (Shalhevet, 1994). La absorción parece aumentar de forma lineal con la concentración del agua salina, siendo en la mayor parte de los cultivos mayor la del Cl^- que la del Na^+ (Maas *et al*., 1982). Según estos autores el grado de absorción foliar depende de las características de la cutícula de la hojas, no teniendo relación con la tolerancia a la salinidad de la especie. No siempre existe una correlación entre absorción foliar y grado de necrosis (Francois y Clark, 1979; Maas *et al*., 1982), por lo que no es posible conocer de una forma visual rápida el grado de absorción foliar en cada especie.

Dado que la TLA fue diseñada para evaluar la tolerancia a la salinidad del suelo y no la tolerancia al riego por aspersión con agua salina (o tolerancia a la absorción foliar), Aragüés *et al*. (1992) proponen efectuar un post-riego de corta duración con agua dulce después de cada riego salino, así como realizar los riegos a primera hora de la mañana, cuando la evapotranspiración es menor. Asimismo, Aragüés *et al*. (1994) trabajando en cebada encuentran un efecto beneficioso al aplicar un pre-riego con agua dulce, disminuyendo la absorción foliar de Cl^- con el mismo, atribuyéndolo a la importante absorción inicial de agua y sales en los primeros minutos de riego. Este pre-riego parece de especial interés en el caso de la TLA, donde Grattan *et al*. (1994) encuentran que la mayor parte del Cl^- en las hojas jóvenes proviene de absorción foliar. Trabajos posteriores de Benes *et al*. (1996a), en maíz y cebada demuestran la efectividad del pre- y post-riego con agua dulce, sobre todo de este último.

Sin embargo, estos tratamientos con agua dulce no eliminan completamente la absorción foliar de sales (Benes *et al*., 1996a). Por otro lado, no existe apenas información acerca de la variabilidad inter-varietal de la absorción iónica foliar en la cebada, aunque resultados de Gorham *et al*. (1994) trabajando con dos cultivares indican que el grado de absorción de iones a través de las raíces y de las hojas es diferente, lo que implica que ambos mecanismos no están relacionados y, por lo tanto, que las tolerancias vía absorción foliar y radicular pueden no estar correlacionadas. El trabajo realizado por Aloy (1995) también indica que la absorción foliar puede limitar la utilización de la TLA como sistema de cribado de cultivares de tolerancia a la salinidad en la cebada. Estos resultados parciales deben sustanciarse con un mayor número de cultivares de cebada expuestos a la salinidad, puesto que si se confirma que la exclusión de iones a nivel radicular es un mecanismo que confiere tolerancia a la salinidad, el cribado de materiales realizado en la TLA (absorción iónica foliar + radicular), podría ser diferente del que se obtendría en sistemas, como el goteo, en los que la absorción de sales es exclusivamente a través de las raíces. Con esta idea se diseñaron los experimentos TLA94 y GOT94 (sistema de riego por goteo), en los que se sembraron 18 cultivares de cebada con diferente respuesta frente a la salinidad para intentar abordar los siguientes objetivos:

- Cuantificar la absorción foliar de los distintos iones que se aplican en la solución salina en la TLA y evaluar la variabilidad de dicha absorción en los 18 cultivares de cebada analizados comparando las concentraciones iónicas foliares en la TLA (absorción de sales radicular + foliar) con las concentraciones iónicas foliares de los

mismos cultivares en un sistema de goteo (GOT, absorción de sales radicular).
- Validar el sistema de TLA como método de cribado de genotipos de cebada por su tolerancia a la salinidad del suelo. Dicha validación se efectúa comparando el orden según la tolerancia absoluta y relativa a la salinidad de 18 cultivares de cebada establecido con el sistema de TLA y con un sistema de riego por goteo (GOT).

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Material vegetal y dispositivo experimental

Para comparar los sistemas de TLA y de Goteo se sembraron los ensayos TLA94 y GOT94, con los 18 cultivares de cebada siguientes: Albacete, Alpha, Barbarrosa, Cameo, Criter, Dpche-18, Igri, KVL-468, Malta, Mogador, Pen, Reinette, Acsad-60, Acad-176, Aglou, Annoceur, Asni y Merzaga. Una descripción detallada de la salinidad del agua aplicada (Tabla 2-4 y Figura 2-4), de la salinidad del suelo (Tabla 2-5, Tabla 2-6, Tabla 2-7, Tabla 2-8 y Tabla 2-9 y Figura 2-6), así como croquis de los ensayos (Figura 2-2 y Figura 2-3) se encuentra en el Capítulo 2.

3.2.2. Concentraciones iónicas foliares

Para la comparación entre los sistemas se emplearon las concentraciones iónicas en la hoja anterior a la hoja bandera (hb-1) en el momento del espigado en los ensayos TLA94 y GOT94. En la TLA se muestreó sobre la primera repetición en los tratamientos control (T0), intermedio (T4) y salino alto (T8). En el ensayo GOT94 se muestreó sobre el bloque 2 y en los tres tratamientos (C, M, S).

El muestreo de las hojas se llevó a cabo por la mañana temprano para evitar la pérdida de humedad en el transporte y para minimizar las posibles diferencias en contenido hídrico. Se tomaron 3 repeticiones constituidas cada una por 6-10 hojas según el tamaño de las mismas, cortándolas a la altura del las aurículas, tomando únicamente el limbo. En todos los casos se muestrearon hojas completamente verdes, eliminando si era necesario los ápices necróticos en los tratamientos más salinos. Las hojas se introdujeron en bolsas de plástico y se almacenaron en una nevera portátil. Cada variedad se muestreó en fecha distinta de acuerdo con su ciclo fenológico. Una vez en el laboratorio, las hojas se lavaron sumergiéndolas durante 15-20 segundos en agua destilada, para eliminar posibles restos de sales adheridas a la superficie, secándolas a continuación con papel de filtro. Un vez secas se introdujeron en jeringas de plástico previamente taponadas con lana de vidrio, se colocaron en el interior de un congelador convencional a -25^0 C. La congelación supone la rotura de las membranas celulares, lo que posibilita la extracción de un contenido acuoso que denominaremos «savia» y que incluye tanto líquido intercelular como intracelular. Para la extracción se descongelaron las muestras a temperatura ambiente y se extrajo la savia por presión manual sobre las jeringas. La concentración de cloruros se analizó mediante una valoración potenciométrica con plata metálica en un clorurómetro Buchler (Cotlove, 1963). Los análisis de Na^+, Ca^{2+}, K^+ se llevaron a cabo por absorción atómica utilizando un Perkin Elmer-3030, usando una llama de aire-acetileno y ajustando el aparato a máxima sensibilidad. Las muestras fueron diluidas en función de su concentración. Con el objeto de evitar interferencias de fosfatos en el análisis de Ca^{2+}, así como problemas de ionización de Na^+ y K^+, se usó una solución Schinkel (Cs-La) al 10%.

3.2.3. Humedad del suelo y concentración iónica de la solución del suelo

La humedad del suelo se mantuvo bastante constante en ambos ensayos debido a la elevada frecuencia de los riegos en ambos sistemas. Para el cálculo de la humedades medias en cada uno de los ensayos se utilizaron los datos de la Tabla 2-5 (Capítulo 2)

Los datos de concentraciones iónicas en el suelo se obtuvieron a partir de muestreos efectuados el 18/05/94 en el ensayo de goteo y el 25/05/94 en el ensayo de TLA (Tabla 2-8 y Tabla 2-9 del Capítulo 2). Para el análisis químico de la solución del suelo se utilizaron los mismos métodos que para los análisis foliares. La composición iónica del agua de riego se mantuvo constante a lo largo de la campaña en ambos sistemas, con lo que unido a la elevada frecuencia de los riegos en ambos sistemas y la alta fracción de lavado, es de esperar una elevada correlación entre la concentración iónica del agua de riego y la concentración iónica de la solución del suelo.

3.2.4. Rendimiento de grano

Para la comparación de los rendimientos de grano absolutos entre ambos sistemas, en el caso de la TLA, se agruparon los valores de rendimiento de grano de las dos repeticiones de los tratamientos 0 y 1 para constituir un tratamiento control (C), los tratamientos 6 y 7 para constituir un tratamiento intermedio (M) y los tratamientos 8 y 9 para constituir un tratamiento de salinidad alta (S), con la finalidad de tener una mejor estima del rendimiento de grano. Para estimar la tolerancia relativa en la TLA, se utilizó el modelo de respuesta curvilíneo propuesto por Van Genuchten (1983):

$$Y = \frac{Y_{max}}{1+(CE/CE_{50})^p}$$

Ajustando los parámetros Y_{max}, CE_{50} y p mediante procedimientos de ajuste no lineal (SAS Inc., 1988). Se utilizó el parámetro CE_{50} (conductividad eléctrica de suelo que produce un descenso en el rendimiento de grano del 50% respecto al obtenido en condiciones no salinas) para caracterizar la tolerancia de cada cultivar. Para realizar dichos ajustes con los datos de rendimiento procedentes de la TLA se utilizaron los datos de las dos repeticiones (20 parcelas). En el caso del ensayo GOT se disponía de tres repeticiones (bloques 1, 2 y 3) para 12 de los cultivares y de dos repeticiones (bloques 1 y 2) de los cultivares procedentes de Marruecos. Todos los datos de rendimiento grano se expresaron en g m^{-2}.

3.2.5. Tratamiento estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988). Se utilizaron los procedimientos CORR, REG y NLIN para el cálculo de las correlaciones, regresiones lineales y ajustes no lineales respectivamente.

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.3.1. Salinidad del suelo

La zona del perfil del suelo en la que se localizan las raíces de la cebada varía considerablemente con la textura y estructura del suelo, y con el manejo de los riegos (volumen aplicado y frecuencia del riego). Un trabajo reciente de Angas (1995) en la TLA concluyó que, al aumentar la salinidad del suelo, se reducía de forma importante la densidad de longitud radicular (Lv) de la cebada, a la vez que se alteraba la distribución radicular con la profundidad. Así, el porcentaje de raíces en los primeros 25 cm de suelo suponía el 80% del total en los tratamientos control (no salinos), mientras que dicho porcentaje era únicamente el 58% en los tratamientos salinos. Aunque este autor concluyó que existían diferencias entre cultivares en la distribución radicular con la salinidad, en este capítulo se considerará que puede generalizarse que la mayoría de las raíces en la TLA se encontraban en los primeros 50 cm de suelo, razón por la cual se ha tomado la salinidad media de 0 a 50 cm de profundidad como representativa de la salinidad efectiva de la solución del suelo.

Dado que en el ensayo GOT94 se realiza un riego más frecuente y existe un perfil salino con mayor salinidad en el horizonte 25-50 cm que en el horizonte superficial (Tabla 2-9, Capítulo 2), se considera que la mayor parte de las raíces, y por lo tanto de la absorción de agua, se encuentran en el primer horizonte (0-25 cm). Esto último se confirmó por observaciones visuales que indicaron un sistema radicular muy poco desarrollado.

Las raíces toman el agua de la solución del suelo, cuya concentración depende tanto de la masa total de sales disueltas como de la humedad del suelo. Para una comparación adecuada entre los sistemas TLA94 y GOT94 es necesario convertir los valores estándar de salinidad y concentraciones iónicas en extracto de pasta saturada (CEe) a valores "reales" de la solución del suelo (CEss). Para dicha conversión es necesario conocer la humedad media y el porcentaje de saturación en la zona radicular. En el Capítulo 2 (Tabla 2-5) se observa que existen ciertas diferencias en la humedad del suelo entre los distintos tratamientos y profundidades, sin embargo en el caso de la TLA las diferencias entre 0-50 cm no fueron elevadas (19% en control y 22% en salino). En el ensayo GOT94 las diferencias de humedad en el horizonte superficial (0-25 cm) entre los distintos tratamientos son del mismo orden que en el ensayo de TLA (20,8 en control y 21,4 en salino; estimadas a partir de un experimento adyacente). Debido a estos motivos se ha considerado un valor medio de humedad del suelo para cada ensayo en la zona radicular.

La Tabla 3-1 muestra los valores medios del porcentaje de saturación y humedad gravimétrica del suelo para cada uno de los ensayos, cuyo cociente se utiliza para realizar la conversión de CEe a CEss. Dicho cálculo es una simplificación, utilizando un balance de conservación de masas en el que se supone que no hay fuentes y sumideros de sales y que los efectos de adsorción negativa del ion C^{l-} y el efecto catiónico o de valencia del Na^+ al diluir la solución del suelo son poco importantes. Como no se dispone de datos de concentraciones de bicarbonatos, no se realiza un ajuste para el ion Ca^{2+}, que puede precipitar al concentrarse la solución del suelo si sus valores son muy elevados.

Sistema	PS(%)	Humedad(%)	Factor
[1]TLA94(0-50 cm)	55,5	21,5	2,59
[2]GOT94(0-25 cm)	36,9	21,2	1,74

Tabla 3-1. Factor de conversión de valores de extracto de pasta saturada a valores de solución del suelo. Se presenta el porcentaje de saturación (PS) y la humedad gravimétrica media en cada sistema.
[1]- Valor medio de 12 parcelas x 3 tratamientos x 2 profundidades
[2]- Valor medio de 5 parcelas x e tratamientos

En la Tabla 3-2 se presentan los valores de CEss y las concentraciones iónicas en la solución del suelo en los dos ensayos y en los diferentes tratamientos salinos. En la misma se observa que, en base a la CE_{ss}, el tratamiento intermedio (M) es el más comparable entre los dos sistemas, si bien todavía existe una diferencia de 3 dS m^{-1} entre ambos.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Sistema	Trat	CEss	Ca^{2+}	k^{+}	Na^{+}	$C1^{-}$
		(dS m^{-1})	----------(mmol L^{-1})----------			
TLA94	C(0)	9,45	22,8	0,91	46,8	56,9
(0-50 cm)	M(4)	17,09	39,7	1,42	83,9	161,0
	S(8)	25,93	91,9	2,31	126,8	262,3
GOT94	C	4,58	8,7	3,79	16,2	21,8
(0-25 cm)	M	20,11	55,4	4,23	84,4	191,6
	S	32,59	95,0	5,53	139,9	327,3

Tabla 3-2. Valores de salinidad y concentración de distintos iones en la solución del suelo para cada sistema y en los distintos tratamientos salinos. Los muestreos los llevaron a cabo el 18/05/94 en el ensayo de Goteo y el 25/05/94 en el ensayo de TLA. Cada valor es el promedio entre 2 y 6 medidas.

3.3.2. Concentraciones iónicas foliares

Concentraciones brutas

La Tabla 3-3 presenta las concentraciones brutas de los distintos iones de la hoja anterior a la hoja bandera (hb-1) media de los 18 cultivares, en los dos ensayos y en tres tratamientos salinos. No existen diferencias importantes entre los dos ensayos para el tratamiento control (C) y el tratamiento de salinidad moderada (M), en las concentraciones de Ca^{2+}, Na^{+}y Cl^{-}. Sin embargo las concentraciones de K^{+}, son menores en la TLA94 que en GOT94, reflejando posiblemente las menores concentraciones en la solución del suelo en la TLA. Las diferencias entre los dos ensayos son mucho más evidentes en el tratamiento de salinidad elevada (S), donde las concentraciones de Ca^{2+} y Cl^{-} son superiores en la TLA94 a las de GOT94. Sin embargo en este tratamiento no existen apenas diferencias en las concentraciones de K^{+} y Na^{+}. Estos resultados parecen indicar una escasa absorción foliar en TLA94 en el tratamiento de salinidad intermedia (M) y una absorción foliar importante en hb-1, especialmente de Ca^{2+} y Cl^{-} en el tratamiento de salinidad elevada (S). Sin embargo esto son comparaciones de valores medios de los 18 cultivares de cebada, lo que no indica como se ha comportado cada uno de los cultivares en particular.

Sistema	Trat.	Ca^{2+}	K^{+}	Na^{+}	$C1^{-}$
		----------(mmol L^{-1})----------			
TLA94	C(0)	45,6±14,1	184±30	67±17	206±22
	M(4)	58,7±14,5	189±42	82±18	216±33
	S(8)	103,5±33,6	231±59	110±31	386±99
GOT94	C	35,6±7,2	227±46	71±21	232±35
	M	43,0±10,4	215±37	89±23	247±46
	S	52,7±17,4	232±66	109±27	301±80

Tabla 3-3. Concentraciones brutas de los distintos iones en la hoja hb-1. Se presenta la media y la desviación estándar de los 18 cultivares, para cada sistema y en los distintos tratamientos salinos.

Concentraciones relativas al control

Una forma de evaluar la absorción foliar de los distintos iones en la TLA es calcular para cada cultivar la concentración relativa de cada ion, en la hoja hb-1, de los tratamientos salinos (M y S) en relación a la concentración del tratamiento control (C). La superioridad de estos valores en TLA94 en relación al ensayo GOT94 indicaría absorción foliar, especialmente para la relación M/C, por ser los tratamientos más similares en cuanto a salinidad de la solución del suelo. En la Tabla 3-4 se presentan los valores de estas relaciones, M/C y S/C, media de los 18 cultivares para cada uno de los ensayos. Se presentan las relaciones únicamente para los iones que se aplican con la solución salina, por lo cual no se incluye el K^{+}. Para el tratamiento de salinidad intermedio (M/C) estas relaciones no parecen significativamente superiores para ninguno de los iones, lo que parece indicar que considerando los 18 cultivares de cebada, no existe absorción foliar en TLA94 en el tratamiento de salinidad intermedia. Sin embargo, considerando que las concentraciones de Ca^{2+} y Cl^{-} en la solución del suelo en el tratamiento M del ensayo GOT94 son superiores a los de la TLA y que las concentraciones de Ca^{2+}, Na^{+} y Cl^{-} en el tratamiento control del GOT94 fueron inferiores a las concentraciones en el tratamiento control del TLA94 Tabla 3-2, posiblemente sí existe una cierta absorción foliar, especialmente de Ca^{2+} y Cl^{-}.

Relación	Sistema	Ca^+	Na^+	$C1^-$
M/C	TLA94	1,35±0,29	1,29±0,39	1,05±0,10
	GOT94	1,24±0,29	1,33±0,39	1,08±0,21
S/C	TLA94	2,36±0,69	1,71±0,50	1,87±0,43
	GOT94	1,50±0,45	1,65±0,58	1,30±0,27

Tabla 3-4. Concentración iónica foliar relativa al tratamiento control para los tratamientos de salinidad intermedia (M/C) y salinidad alta (S/C). Se presenta el valor medio y la desviación estándar de los 18 cultivares en los dos sistemas.

Para el tratamiento de salinidad alta (S/C), las relaciones para los distintos iones son superiores en el ensayo TLA94 al ensayo GOT94, especialmente, y al igual que anteriormente, para el Ca^{2+} y el Cl^-, y en menor medida para el Na^+. Tanto la salinidad de la solución del suelo como los valores medios de concentraciones iónicas de la solución del suelo del tratamiento S de la TLA94 son claramente superiores a los de GOT94, por lo que la comparación de dicho índice no deja de ser una aproximación. Considerado esta diferencia, en el tratamiento más salino de la TLA (S), sí que se está produciendo una absorción foliar importante, especialmente de Ca^{2+} y el Cl^-, de nuevo.

Un análisis de correlación lineal de las relaciones (M/C y S/C) de los 18 cultivares de cebada analizados entre los dos sistemas (Tabla 3-5) parece indicar que no existe ninguna correlación entre los patrones de acumulación en ambos ensayos, lo que parece que puede ser debido a diferencias en absorción foliar entre los distintos cultivares. Esta conclusión debe confirmarse con un análisis de los valores en hoja relativos a las concentraciones en la solución del suelo en cada uno de los sistemas.

Relación	Ca^+	Na^+	$C1^-$
M/C	$0,16^{ns}$	$-0,27^{ns}$	$-0,06^{ns}$
S/C	$-0,24^{ns}$	$0,43^{ns}$	$0,08^{ns}$

Tabla 3-5. Correlaciones lineales (r) entre las concentraciones iónicas en savia relativas al control (M/C= conc. savia en M/conc. savia en C; S/C= conc. savia en S/ conc. savia en C) obtenidas en los dos sistemas TLA94 Y GOT94 para los 18 cultivares. (C-control, M-intermedio, S-salino).
(Significación: ^{ns}, P>0,05).

Concentraciones relativas a la solución del suelo

Si se calcula para cada cultivar el cociente entre la concentración foliar de un determinado ion en la hb-1 y la concentración del mismo en la solución del suelo, se obtiene un índice de acumulación iónica para dicho cultivar y en ese tejido. Al aumentar este índice, mayor es la acumulación iónica. Para un nivel salino determinado en el suelo, si en la TLA existe absorción foliar, el valor de esos índices para los diferentes cultivares será mayor que los mismos índices obtenidos en el ensayo de Goteo, donde la absorción de sales es exclusivamente radicular. La Tabla 3-6 presenta el valor medio que presentan estos índices para cada ion, y en cada ensayo y tratamiento. Lo primero que llama la atención es que para todos los iones, al aumentar la salinidad disminuye dicho índice. Este hecho puede ser debido fundamentalmente a dos motivos de forma no excluyente: (1) que las plantas en condiciones salinas sean capaces de restringir de forma más acusada la absorción de iones tóxicos y (2) que la eficiencia en el uso del agua (EUA) sea superior en condiciones de salinidad que en condiciones control (hecho verificado en la bibliografía), lo cual provoca que en condiciones salinas se transpire menos agua por unidad de biomasa producida, y por lo tanto menos masa de sales por unidad de biomasa producida. Sin embargo no parece razonable que las diferencias en EUA expliquen diferencias tan grandes como las encontradas, por lo que posiblemente existe un control más estricto de la absorción de iones (o retranslocación a tejidos jóvenes) en condiciones salinas que en condiciones control no salinas. Otro hecho a destacar es que el valor de este índice para el catión K^+, elemento muy importante para el metabolismo de las plantas, es dos órdenes de magnitud superior al del resto de los elementos, que son excluidos de forma muy importante. Los valores de los índices del K^+ son mucho mayores en TLA94 que en GOT94 debido a que, tal

como se observa en la Tabla 3-2, los contenidos de K^+ en la solución del suelo de la TLA son mucho más bajos que los del ensayo GOT94, ya que las diferencias en las concentraciones en hoja entre ambos sistemas fueron muy pequeñas, especialmente en los tratamientos C y M.

Sistema	**Trat**	**Ca^{2+}**	**K^+**	**Na^+**	**$C1^-$**
		----------mmol L^{-1} savia/ mmol L^{-1} solución suelo----------			
TLA94	C(0)	2,00±0,62(31)	201,9±32,8(16)	1,43±0,35(25)	3,61±0,39(11)
	M(4)	1,48±0,36(25)	133,4±29,4(22)	0,98±0,22(22)	1,34±0,21(16)
	S(8)	1,65±0,54(32)	99,8±25,4(26)	0,85±0,23(27)	1,47±0,38(26)
GOT94	C	4,09±0,94(23)	59,9±12,1(20)	4,36±1,30(24)	10,63±1,63(15)
	M	0,77±0,19(25)	51,1±8,7(17)	1,06±0,28(26)	1,29±0,24(18)
	S	0,54±0,17(32)	42,0±11,9(28)	0,78±0,19(25)	0,92±0,24(26)

)**Tabla3-6**. Concentración de los distintos iones en la hoja hb-1 en relación con la concentración en la solución del suelo. Se presenta la media y la desviación estándar de los 18 cultivares de las relaciones para cada sistema y en los distintos tratamientos salinos. Entre paréntesis el CV.

Otro hecho destacable es el comportamiento del catión Ca^{2+}, muy similar a los iones monovalentes tóxicos Cl^- y Na^+ por lo que parece que debido a los altos contenidos de Ca^{2+} en la solución del suelo, éste debe ser excluido de la planta.

Sin embargo, en sentido estricto, la comparación de los índices de exclusión medios de los 18 cultivares en ambos sistemas debe hacerse para un nivel osmótico similar en la solución del suelo, así como para unas concentraciones de los distintos iones similares en la solución del suelo. En base a la CEss, los tratamientos más próximos son los de salinidad intermedia de la TLA (CEss=17,09 dS m^{-1}), y del Goteo (CEss=20,11 dS m^{-1}). En el caso del Ca^{2+}, el índice para la TLA fue de 1.48, muy superior al del Goteo (0,77), indicando una fuerte absorción foliar de dicho ion en la TLA. En el caso del catión Na^+, no parece que la absorción foliar sea muy importante en la TLA, ya que el índice es 0,98 frente a 1,06 en el Goteo. El Cl^- presenta un índice de 1,34 en la TLA frente a 1,29 en el Goteo. Si bien en el caso del Cl^- y Na^+ las diferencias no son significativas, teniendo en cuenta que el contenido de Cl^- en la solución del suelo en el ensayo de Goteo es un 19% superior al del ensayo de TLA, asumiendo una relación lineal de absorción, sí que parece existir una cierta absorción foliar del ion Cl^-. Si bien los tratamientos de salinidad alta (S) no son totalmente comparables debido a que presentan valores bastante diferentes de salinidad en la solución del suelo, se observa que la absorción foliar de Cl^- y Ca^{2+} es mucho más acusada que la del Na^+. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Maas *et al*. (1982), según los cuales en cebada la absorción foliar de Cl^- es superior a la del Na^+. Asimismo a pesar de los elevados niveles de Cl^- en las hojas, no se observaron síntomas de necrosis en las mismas hasta que se producía su senescencia, si bien esto sí ocurría en tejidos más viejos, no muestreados. El efecto visual es una senescencia acelerada, reflejando posiblemente una buena exclusión de los iones tóxicos en vacuolas (exclusión a nivel celular) y en tejidos más viejos (exclusión a nivel planta), produciéndose las necrosis en los bordes de los limbos, donde se encuentran las células de más edad.

En la Figura 3-1 (a,b,c,d) se representan gráficamente los índices de cada cultivar en los dos ensayos y para cada uno de los iones para el tratamiento intermedio (M). Los cultivares en los que no exista una absorción foliar importante teóricamente deberían encontrarse sobre la línea 1:1, representada en cada figura, o cerca de ella, si las CEss fueran iguales. En la Figura 3-1 (a) puede verse que a pesar de que bastantes de los cultivares absorben Cl^- a través de las hojas, no todos lo hacen en la misma proporción. El cv. Cameo muestra una absorción muy elevada a través de las hojas, así como los cv. Dpche-18, Mogador, Reinette, Barbarrosa. El resto de los cultivares se dispone muy cerca de la línea 1:1, o incluso por debajo de ella, lo que indica una menor absorción en la TLA que en el ensayo GOT94. Estas diferencias pueden atribuirse, al menos en parte, a diferencias en concentraciones iónicas en la solución del suelo dentro de un mismo tratamiento, ya que los valores de la solución del suelo empleados para calcular dichos índices, no han sido medidos en todas las parcelas, por lo que no dejan de ser valores puntuales. La magnitud de estas diferencias, debidas a diferencias en la solución del suelo entre los distintos cultivares, no puede estimarse con los datos de los que se dispone, si bien debido a la elevada frecuencia de los riegos y a la elevada fracción de lavado en ambos sistemas resulta

razonable pensar que la diferencias en contenidos iónicos en la solución del suelo entre los distintos cultivares y dentro de un mismo tratamiento son pequeñas, y no causantes de las diferencias observadas entre cultivares.

En el caso del Ca^{2+} (Figura 3-1(b)), todos los cultivares se encuentran por encima de la línea 1:1, lo que indica que la absorción foliar es considerable en todos ellos excepto quizá en el cv. Criter, que es el que más se aproxima a la línea 1:1. En el ensayo GOT94 el intervalo de variación de los valores de Ca^{2+} es menor, lo que refuerza la conclusión de que las diferencias encontradas en la TLA son debidas a diferencias en tasas de absorción foliar entre los cultivares.

Los resultados en el caso del Na^{+} son diferentes al del resto de los iones, ya que en la Figura 3-1(c) se observa que el grado de absorción foliar es muy diferente según el cultivar considerado. Así, la absorción foliar en Barbarrosa, Criter y Dpche-18 parece muy importante, mientras que en otros cultivares como Asni, Annoceur, Igri y Kvl-468 la absorción foliar es irrelevante y tienen mayor índice de acumulación en el Goteo que en la TLA. Este resultado confirma los resultados parciales obtenidos por Gorham *et al*. (1994) con dos cultivares de cebada, indicando una importante variabilidad en el grado de absorción foliar entre los distintos cultivares.

Dado que la solución salina que se aplica no contiene K^{+}, la Figura 3-1(d), refleja los menores valores de K^{+} en la solución del suelo de la TLA. Sin embargo los índices obtenidos en ambos sistemas están correlacionados (r=0,61; P^{+} en hb-1, así como que no existe interacción entre la absorción foliar de Na^{+}, Cl^{-}, Ca^{2+} y las concentraciones de K^{+} en el tejido analizado.

Este triple análisis (concentraciones brutas, concentraciones relativas al control y concentraciones relativas a la solución del suelo), permite indicar que existen diferencias en el grado de absorción foliar entre los cultivares analizados, no pudiendo descartarse que parte de las diferencias entre cultivares sean debidas a diferencias en las concentraciones de los distintos iones en la solución del suelo. Parece claro, sin embargo que el ión Ca^{2+} es el mayor absorción foliar, el Na^{+} el de menor absorción, presentando el Cl^{-} una absorción foliar intermedia, en relación a los iones anteriores.

3.3.3. Grado de tolerancia establecido en ambos sistemas

Comparación de rendimientos absolutos

Una primera forma de comparar el grado de tolerancia de los 18 cultivares establecido en ambos sistemas, es comparar sus rendimientos de grano absolutos a distintos niveles salinos. La Figura 3-2 presenta la relación entre los rendimientos de grano (g m^{-2}) de los 18 cultivares en los tratamientos control, intermedio y altamente salino en ambos sistemas. Existe una correlación significativa en condiciones control de valor r=0.69 (P0,05). Las diferencias en el rendimiento de grano entre los dos sistemas se encuentran resumidas en la Tabla 3-7, en la que se observa que, en condiciones no salinas, el rendimiento medio de los 18 cultivares en el ensayo GOT es un 14% superior al ensayo de TLA. Las diferencias en los tratamientos salinos (M y S) son mucho más elevadas y no parece que debidas a salinidad del suelo, ya que la CEss en el ensayo GOT es superior al ensayo TLA en dichos tratamientos. Las diferencias en el rendimiento entre ambos ensayos aumentan de forma muy importante al aumentar la salinidad del suelo, siendo el rendimiento un 50% superior en el tratamiento intermedio y un 225% en el tratamiento de salinidad alta. Una de las causas que pueden originar estas diferencias es la absorción iónica foliar en el ensayo de TLA, lo que ocasionaría mayor senescencia foliar y menor biomasa y producción de grano.

Sistema	Control (C)	Intermedio (M)	Salino (S)
TLA94	696±147	481±111	168±58
GOT94	790±107	717±90	554±75

Tabla 3-7. Rendimiento de grano en los distintos tratamientos y en los dos ensayos realizados. Se presenta la media y la desviación estándar de los 18 cultivares analizados.

Sin embargo, no parece que ésta sea la única causa, ya que algunos cultivares de baja absorción foliar en la TLA (ver apartado 3.3.2) ven también muy deprimido su rendimiento en condiciones salinas en relación al ensayo de goteo. Parte de las diferencias pueden atribuirse al diferente antecedente en cada una de las parcelas, ya que la parcela donde se situó la TLA llevaba siendo cultivada con cebada durante 5 años consecutivos, mientras que la parcela de Goteo llevaba 4 años sin cultivo. Además de los factores citados, el hecho de que la textura en el ensayo GOT94 es mucho más ligera (50% arena) que la de la TLA (15%) (Ver capítulo 2), puede ocasionar una mejor aireación en el ensayo de Goteo, provocando un efecto negativo sinérgico entre salinidad e hipoxia en el primer ensayo citado, tal como ha sido descrito por Akhtar *et al*. (1994) en trigo. Otro motivo que puede ser causa de las diferencias entre ambos sistemas es que la frecuencia de riego es superior en el ensayo de

goteo, con un mayor volumen total aplicado, lo que hace que el potencial matricial del suelo sea menos negativo y que la fracción de lavado (especialmente en los horizontes superficiales) sea mayor. Estos resultados parecen apuntar a unas mayores posibilidades de uso de agua salina en suelos de textura arenosa, y cuestiona la validez de las tablas de tolerancia establecidas por distintos autores (Maas y Hoffman, 1977; Ayers y Westcott, 1985) para estimar el descenso de rendimiento para un nivel salino determinado.

Comparación de la tolerancia relativa

Si bien la tolerancia absoluta es un parámetro de gran importancia, en un programa de mejora genética, la tolerancia relativa tiene gran interés, por lo que es necesario comparar ambos sistemas en esos términos. Cuando se dispone de suficientes tratamientos salinos, como es el caso de la TLA, el parámetro más consistente (Van Genuchten, 1983; Royo, 1989; Royo *et al*., 1991c; Royo y Aragüés, 1993) para definir la tolerancia de un cultivar es la CE_{50}, que es la salinidad que hace disminuir el rendimiento de grano en un 50% respecto al obtenido en condiciones no salinas. Este parámetro se estima en la TLA para los 18 cultivares utilizando el modelo curvilíneo propuesto por Van-Genuchten (1983) usando técnicas de ajuste no lineal. Tal como se observa en la Figura 3-3, este parámetro está altamente correlacionado (r=0.85, P únicamente un tratamiento salino y un control.

Debido a la mayor consistencia del parámetro CE_{50} en la TLA, y a que ha sido habitualmente utilizado en este sistema (Royo y Aragüés, 1993), se utiliza éste como índice de tolerancia relativa para cada cultivar. En el ensayo GOT94 se calcula para cada cultivar la relación entre el rendimiento grano en el tratamiento de salinidad alta (S) y el rendimiento grano en el tratamiento control (C) ya que se dispone únicamente de tres tratamientos. Debido a que en el ensayo GOT94, por falta de semilla de los cultivares procedentes de Marruecos, únicamente se sembraron en los dos primeros bloques, se ha calculado el índice de tolerancia promedio de los bloques 1 y 2, en los que se encontraban los 18 cultivares, para una mayor consistencia de los mismos. La Figura 3-4 (a) presenta la relación existente entre los índices de tolerancia relativa de ambos sistemas para los 18 cultivares de cebada analizados, encontrándose una correlación baja (r=0,47), aunque significativa (P_{50} entre las dos repeticiones en la TLA (1,49 en la rep1 y 0,97 en la rep2), por lo que al eliminar dicho cultivar del análisis (Figura 3-4 (b)), la correlación aumenta hasta un valor de 0,54 ($P<0,05$).

Estos resultados permiten concluir que la TLA es un método aceptable para la evaluación de la tolerancia relativa a la salinidad de cultivares de cebada, ya que, el orden de tolerancia de los 18 cultivares establecido en la TLA y en el Goteo es relativamente parecido y estadísticamente significativo ($P<0,05$). Asimismo existe correlación significativa entre los rendimientos absolutos de grano en niveles de salinidad moderados, pero no para niveles salinos elevados. Un inconveniente encontrado en el sistema de Goteo es que la elevada frecuencia de riego provoca un sistema radicular muy superficial y poco desarrollado, lo que además de provocar problemas de encamado de algunos cultivares, hace que las condiciones de ensayo se alejen de las condiciones reales de campo, donde la frecuencia de riegos es mucho menor y el sistema radicular está mucho más desarrollado. Trabajos recientes de Meiri (1994) cuestionan la utilización de un régimen estacionario, como el establecido en estos ensayos para la evaluación de la tolerancia de los cultivos a la salinidad, resaltando la importancia de los cambios temporales del nivel salino del suelo en la respuesta de los cultivos. En condiciones naturales, la cebada en el valle del Ebro recibe un máximo de 3 riegos, lo que origina que en suelos salinos, no existe ni mucho menos un régimen estacionario, existiendo simultáneamente un cierto estrés hídrico en los cultivos. En estas condiciones, tal como sugirió Richards (1992), las diferencias en eficiencia en el uso del agua pueden ser extremadamente importantes para el resultado final, por lo que es necesario comprobar si la existencia de un régimen no estacionario de salinidad en el suelo, influye sobre la tolerancia de los cultivos a la salinidad.

En el caso de la TLA, parece que resultaría interesante estudiar la posibilidad de llevar a cabo los riegos por la noche, para minimizar la absorción foliar, así como realizar riegos de mayor duración y menor frecuencia, intentando mantener una elevada fracción de lavado. Para esto sería recomendable disponer de una parcela con una buena infiltración y con un suelo lo suficientemente profundo que permita ampliar el intervalo entre riegos.

3.4. CONCLUSIONES

1. Con el manejo habitual de riegos salinos cortos (30 min de duración) y frecuentes (2-3 riegos por semana) y aplicación de pre y post-riegos con agua dulce (3 min de duración) antes y después de cada riego salino, la triple fuente lineal de aspersión (TLA) provoca una importante absorción foliar del ion Ca^{2+} en todos los tratamientos salinos y cultivares analizados. Por el contrario, la absorción foliar de los iones Cl^- y Na^+ es poco importante para los niveles salinos bajos y moderados y aumenta, especialmente para el Cl^-, en los niveles salinos más elevados.

2. Se constata la existencia de variabilidad en el grado de absorción iónica foliar alcanzado en la TLA entre los 18 cultivares estudiados. Dicha constatación debe sustanciarse en futuros trabajos en los que exista un mayor control del nivel de las concentraciones iónicas en la solución del suelo en los distintos tratamientos salinos.

3. La comparación de los resultados obtenidos con la TLA (en la que existe absorción iónica foliar y radicular) y con el sistema de riego por goteo (GOT) (en el que existe únicamente absorción iónica radicular) indica que, para niveles de salinidad bajos y moderados (CE de la solución del suelo (Ce_{ss}) < 17-20 dS m^{-1}) existe una correlación significativa ($P<0,05$) entre los rendimientos absolutos de los 18 cultivares evaluados en ambos sistemas de riesgo. Por el contrario, esta correlación no es significativa ($P>0,05$) en condiciones de salinidad elevada (Ce_{ss}= 25-32 dS m^{-1}).
4. Existe una correlación positiva y significativa ($P<0,05$), aunque baja ($r=0,47$), entre la tolerancia relativa a la salinidad de los 18 cultivares de cebada establecida en la TLA y en el GOT, lo que valida la TLA como sistema para evaluar la tolerancia relativa de la cebada a la salinidad del suelo.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO 4: EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE DISTINTOS CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SU UTILIZACIÓN COMO INDICADORES DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA

4.1. INTRODUCCIÓN

La salinidad del suelo produce un efecto negativo sobre el crecimiento de los cultivos, habiendo establecido Maas y Hoffman (1977) y Maas (1986) relaciones empíricas entre la salinidad del suelo y el descenso en el rendimiento que se produce. Estas relaciones son ampliamente usadas, a pesar de que no consideran las diferencias en el grado de tolerancia entre los distintos genotipos de cada cultivo. Pasternak (1987) clasificó los efectos de la salinidad desde el punto de vista fisiológico, los cuales se traducen en alteraciones de los caracteres morfo-fisiológicos, que son las que se aprecian visualmente al someter el cultivo a condiciones salinas.

En el caso concreto de la cebada, por ser este un cultivo tolerante a la salinidad, ha sido estudiado de forma extensiva por distintos autores (Greenway, 1962a, 1962b, 1963; Royo, 1989; Gorham, 1992; Aloy, 1995; Angas, 1995; Royo y Aragüés, 1995), abarcando aspectos tales como el efecto sobre el crecimiento, la producción de grano y sus componentes, efecto sobre las relaciones iónicas en planta, efecto sobre las raíces etc.. En la mayor parte de los casos, el número de cultivares utilizados ha sido escaso, y en algunos de ellos se ha trabajado en condiciones de cultivo hidropónico o invernadero, que ya por sí mismas suponen un efecto importante sobre las plantas en relación a condiciones naturales. Esto ha hecho que, en general, no haya sido posible asociar diferencias en el grado de tolerancia a diferencias en otros caracteres morfológicos o fisiológicos, lo que permitiría diseñar un ideotipo de planta para condiciones salinas.

Algunos autores (Schaller *et al*., 1981) han sugerido realizar la selección de genotipos en la fase de germinación debido a la posibilidad de trabajar en laboratorio y a la abundante variabilidad encontrada en la tolerancia en dicha fase en la cebada (Martínez-Cob *et al*., 1987; Royo y Aragüés, 1991a; Royo *et al*., 1991b). Robinson *et al*. (1986) realizaron la selección en la fase de germinación en el caso de la alfalfa, consiguiendo mejorar el porcentaje de germinación en condiciones salinas. Sin embargo, Royo *et al*. (1991b) descartaron esta opción en el caso de la cebada debido a la ausencia de correlación entre la tolerancia en la fase de germinación y en fases posteriores. Los resultados encontrados por Martínez-Cob *et al*. (1987) utilizando un número elevado de cultivares de cebada, indicaron una mayor tolerancia en dicha fase que en fases posteriores, lo que obliga a un cribado a lo largo del ciclo del cultivo. Además de dichos motivos, en condiciones de regadío, con un adecuado manejo de los riegos puede lograrse una cama de siembra libre de sales, lo que hace que la germinación no sea la fase más crítica en zonas de salinidad moderada, donde la mejora genética tiene posibilidades razonables de ser una estrategia útil. Todo esto motiva el que sea necesario una selección en fases más avanzadas.

En el caso de un programa de mejora para condiciones salinas, al considerar los criterios de selección, se pueden establecer dos tipos de estrategias: la primera, tiene una base empírica, y consiste en seleccionar los genotipos de mayor rendimiento grano en condiciones salinas. La segunda estrategia, más analítica, consiste en seleccionar sobre algunos caracteres morfológicos y/o fisiológicos que previamente se hayan correlacionado con el rendimiento en condiciones salinas. La primera vía se encuentra con el inconveniente de la baja variabilidad genotípica del rendimiento en condiciones de elevado estrés, lo que provoca una heredabilidad muy baja de dicho carácter y por ello la respuesta a la selección es muy baja. Además es necesario completar el ciclo del cultivo para llevar a cabo la selección, con lo que el avance genético es lento. La segunda vía requiere sin embargo un estudio previo para comprobar la relación elevada (a ser posible causal) entre el carácter a seleccionar y el rendimiento, así como un estudio de la variabilidad de dicho carácter. A pesar de que esta segunda metodología ha recibido un gran atención en los últimos años, raramente los mejoradores la han utilizado, debido fundamentalmente a que en pocos casos se ha demostrado una relación consistente entre rendimiento y el carácter en cuestión con un número elevado de genotipos. Otros aspectos, tales como el hecho de que la medida del carácter sea o no destructiva, el que pueda ser seleccionado a nivel de planta y con una sencillez y coste que permita evaluarlo en un número elevado de genotipos, tienen una gran importancia para ser utilizados en la selección.

Debido al importante efecto de la salinidad sobre distintos procesos fisiológicos, Noble y Rogers (1992) propusieron seleccionar utilizando caracteres fisiológicos directamente relacionados con los mecanismos de tolerancia, lo que permitiría un mayor avance genético. Algunos de estos caracteres propuestos son la exclusión de sodio (Greenway y Thomas, 1965; Shannon, 1978; Schachtman *et al*., 1991), discriminación sodio/potasio (Gorham *et al*., 1986; Flowers *et al*., 1988), eficiencia fotoquímica del PSII (Krishnaraj *et al*., 1993; Belkhodja *et al*., 1994), eficiencia en el uso del agua (Richards, 1992). Sin embargo, a pesar de que todos esos caracteres se ven afectados, en mayor o menor medida, en muchos cultivos en condiciones salinas, sólo en muy pocos casos y en pocas especies se ha encontrado una relación clara entre dichos caracteres y la tolerancia a la salinidad en un grupo suficientemente amplio de genotipos. La causa de este fracaso puede ser por una parte, la falta de líneas

isogénicas para dichos caracteres, que permitiría evaluar de forma precisa el impacto de dicho carácter en varias situaciones y, por otra, el hecho de que la tolerancia a la salinidad sea un carácter complejo que depende de muchos genes/caracteres que es preciso agrupar según un procedimiento piramidal, tal como sugieren Yeo y Flowers (1986).

Otra posibilidad es recurrir a otros caracteres que se encuentren a un nivel superior de organización y que por lo tanto están más relacionados con el rendimiento final, que es el objetivo principal en un programa de mejora vegetal. En esta línea, Grieve y François (1992) encontraron que el tamaño de la semilla de siembra en trigo era más importante sobre el rendimiento final de grano en condiciones salinas que en condiciones de cultivo óptimas. Esto lo atribuyeron a un mayor vigor de las plantas procedentes de las semillas de mayor peso, no siendo estos resultados confirmados en cebada por Isla y Royo (1995), no obteniendo ventajas de la utilización de semilla de mayor tamaño en condiciones salinas, para un mismo cultivar. Regan *et al*. (1992) no encontraron tampoco en un conjunto de cultivares de trigo relación entre el tamaño de la semilla y el vigor inicial. Recientemente Martin *et al*. (1994) han propuesto en el caso de cereales, la selección a las cuatro semanas de desarrollo en condiciones salinas, utilizando una técnica de cultivo llamada NFT ("nutrient film technique"). Sin embargo para que esta selección tenga validez, es preciso asociar tolerancia en fases iniciales con tolerancia en el rendimiento de grano.

Un vigor temprano fue propuesto por Rawson *et al*. (1988b) como un carácter a seleccionar en trigo y cebada para condiciones salinas. El vigor temprano fue asociado también por Ceccarelli (1987), Acevedo (1989) y Nachit y Ketata (1989) a tolerancia a sequía, si bien parece que es debido más a una rápida cobertura del suelo, que permite un mayor aprovechamiento del agua disponible que a motivos fisiológicos. Esto hace que el vigor inicial puede no ser tan importante en condiciones de estrés salino, en condiciones de regadío, donde el agua no es, en principio, un factor limitante para el cultivo.

El rendimiento en grano está determinado por sus componentes, que de una manera compleja interactúan para dar lugar al mismo. La salinidad provoca una disminución en todos los componentes (Royo *et al*., 1994; Royo y Aragüés, 1995) en la cebada, si bien parece que no existe un acuerdo total acerca de qué componentes son los más afectados por la salinidad. Dutt (1988) concluyó que el descenso de rendimiento de la cebada se debía a un menor peso de mil granos, mientras que para Francois *et al*. (1988) el descenso de rendimiento en triticale estaba ligado al menor número de espigas, en coincidencia con los resultados obtenidos por Royo *et al*. (1994) en cebada. Una estrategia sería seleccionar cultivares empleando como criterio de selección aquel componente del rendimiento que se encontrara más directamente asociado con el rendimiento de grano en condiciones salinas. Sin embargo, no resulta evidente sobre cuál de ellos se debe incidir en la mejora para condiciones salinas, debido a que tal como encontraron García del Moral *et al*. (1991) la importancia de cada componente varía según las condiciones ambientales. Estudios de Isla y Royo (1994) sugieren que en el caso de la cebada, en condiciones de salinidad moderada (CEss alrededor de 16 dS m^{-1}) el número de espigas es el componente que determina la producción final de grano, teniendo mucho más peso que el resto de los componentes. Los mismos autores encontraron que en condiciones de salinidad alta (CEss alrededor de 20 dS m^{-1}), el peso de mil granos tiene tanta importancia como el número de espigas por unidad de superficie. Sin embargo el trabajo realizado por estos autores se llevó a cabo sobre un sólo cultivar, por lo que es necesario verificar estas correlaciones entre un número suficientemente elevado de cultivares.

En relación al efecto de la salinidad sobre el índice de cosecha (IC), los resultados son contradictorios, ya que Ayers *et al*. (1952), Bernstein y Hayward (1958) y Greenway (1965), Kelman y Qualset (1991) encontraron un aumento del índice de cosecha con la salinidad, mientras que Pal *et al*. (1984) no encontraron un efecto sobre el mismo. Recientemente Royo y Aragüés (1995), encontraron que, trabajando con varios cultivares de cebada, el IC es el carácter más tolerante a la salinidad.

Kelman y Qualset (1991) encontraron que la altura final de la planta en condiciones salinas tiene una elevada heredabilidad, por lo que parece que podría ser un carácter interesante si se encuentra una asociación entre la altura y el rendimiento final de grano. Sin embargo los resultados existentes, en relación a este carácter, no son concluyentes, habiéndose estudiado fundamentalmente en condiciones de sequía. Así, mientras Ortíz-Ferrara *et al*. (1989) encontraron correlación positiva entre altura y rendimiento de grano para un conjunto de cultivares de trigo blando sometidos a sequía, Nachit y Ketata (1989) en el caso del trigo duro no encontraron dicha correlación significativa. Todos estos autores encontraron correlación positiva entre la longitud del último entrenudo y el rendimiento final en grano, lo que hace que dicho carácter sea muy prometedor como indicador de tolerancia a un estrés hídrico medio-términal.

En el caso de la cebada, a pesar de que la biomasa total en condiciones salinas sería el indicador más preciso para definir la tolerancia entre distintos genotipos, desde el punto de vista agronómico y por su implicación económica, el rendimiento en grano es el carácter más utilizado (Maas y Hoffman, 1977; Ayers y Wescott, 1985; Richards *et al*.,1987; Rawson *et al*., 1988b). Sin embargo la estimación directa de la biomasa resulta costosa, por precisar la siega manual de pequeñas microparcelas y la pesada de las mismas, por lo que Richards

et al. (1987) en cebada y trigo y Yeo y Flowers (1982) en arroz trataron de utilizar índices visuales para discriminar la tolerancia de distintos genotipos a la salinidad, con resultados poco prometedores.

Una cuestión que a pesar de haber recibido bastante atención en condiciones de estrés hídrico, no lo ha tenido en condiciones de estrés salino es conocer si existen diferencias en la tolerancia a la salinidad entre cebadas de dos y seis carreras. En este sentido Bole y Wells (1979) encontraron mayor tolerancia absoluta y relativa a condiciones de salinidad moderada en cebadas de seis carreras respecto a las de dos carreras, asociándolo a una mayor capacidad de producción de materia seca, mayor longitud de espiga y un mayor índice de cosecha.

En condiciones naturales, la salinidad edáfica tiene una evolución temporal en la zona radicular durante el ciclo del cultivo ligada a la evapotranspiración del mismo, lo que supone unos niveles más altos en las etapas finales del desarrollo de los cultivos. Esto hace que resulte de interés conocer si la precocidad resulta un carácter útil en condiciones salinas, por su componente de escape, al igual que sucede en condiciones de estrés hídrico terminal (Ceccarelli, 1987; Nachit y Ketata, 1989; Ortiz-Ferrara *et al*., 1989; Sayre *et al*., 1995). Sin embargo los resultados existentes en condiciones salinas son contradictorios, ya que mientras Torres y Binghan (1973) indicaron que los cultivares de trigo más tardíos eran los más tolerantes, Kingsbury y Epstein (1984) llegaron al resultado opuesto. Recientemente Pasternak *et al*. (1995) encontraron una correlación negativa entre la tolerancia relativa a la salinidad y los días a floración en un conjunto de 14 híbridos de maíz.

A pesar de que existe numerosa información acerca del efecto de la salinidad sobre los cultivos, y en concreto sobre la cebada, la mayor parte de los mismos se han realizado con un número escaso de cultivares, buscando más una descripción del efecto de la salinidad sobre un determinado carácter, que conocer como influye la expresión de los distintos caracteres sobre la tolerancia a la salinidad. Esto hace que resulte de interés establecer, en un número elevado de cultivares, una correlación entre algún carácter morfológico o de desarrollo, como los citados anteriormente, y el rendimiento final en grano en condiciones salinas. Con estos antecedentes, se establecieron dos ensayos de campo en condiciones de salinidad controlada (TLA94 y GOT94) en los que se sembraron 18 cultivares de cebada, con los siguientes objetivos:

- Evaluar el efecto de distintos niveles salinos sobre la biomasa aérea final, la altura final, el rendimiento y componentes en 18 genotipos de cebada con respuesta diferencial a la salinidad.
- Determinar si alguno de los caracteres morfo-fisiológicos analizados, así como el vigor inicial, pueden ser utilizados directamente para evaluar tanto la tolerancia absoluta, como la tolerancia relativa a la salinidad.
- A la búsqueda de un ideotipo de cebada para condiciones salinas, se pretende evaluar también la importancia de la precocidad en condiciones salinas, así como la posible superioridad de las cebadas de 6 carreras frente a las cebadas de 2 carreras.
- Analizar la posibilidad de usar índices visuales en fases avanzadas para discriminar la tolerancia a la salinidad de distintos genotipos de cebada.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Material vegetal y dispositivo experimental

El estudio se realizó sobre los 18 cultivares de cebada siguientes: Albacete, Alpha, Barbarrosa, Cameo, Criter, Dpche-18, Igri, KVL-468, Malta, Mogador, Pen, Reinette, Acsad-60, Acad-176, Aglou, Annoceur, Asni y Merzaga. Estos cultivares se sembraron en los ensayos TLA94 y GOT94, cuya descripción detallada se encuentra en el Capítulo 2.

4.2.2. Caracteres medidos

Los caracteres evaluados en los 18 cultivares fueron el vigor inicial, la altura final de la planta, la longitud del último entrenudo, el número de espigas por metro cuadrado, el peso de mil granos, el índice de cosecha y el rendimiento final de grano.

En la Tabla 4-1 se muestra sobre qué ensayos y tratamientos salinos se midieron cada uno de los caracteres. En el ensayo de TLA94 se escogieron los tratamientos 0, 4 y 8 como control, intermedio y salino respectivamente. En el ensayo GOT94 se muestreó sobre una o varias repeticiones según el carácter, y en los tres tratamientos existentes (C, M y S). La descripción de los niveles salinos se encuentra detallada en el capítulo 2.

Carácter	Ensayo	Nº genot.	repet.	trat.
Vigor inicial	TLA94	18	1	1 (0)
Núm. espigas m^{-2} (NEM)	TLA94	18	1	3 (0, 4, 8)
Altura final, [1]LUE	TLA94	18	1	3
	GOT94	18	3	3
Biomasa aérea	TLA94	18	1	3
	GOT94	18	3	3
[2]RG, [3]PMG	TLA94	18	2	10
	GOT94	18	3	3
Índice visual	TLA94	18	2	3
	GOT94	18	3	3

Tabla 4-1. Caracteres evaluados en cada uno de los ensayos.
[1]LUE- longitud último entrenudo; 2RG- Rendimiento de grano;
[2]PMG- peso de mil granos

El vigor inicial de cada cultivar se evaluó midiendo el área de la 3ª hoja en el tratamiento control, tal como sugieren Rawson *et al.* (1988b); el área se estimó sobre 10 plantas midiendo su longitud y anchura máxima. Previamente sobre un total de 78 hojas se midió el área foliar utilizando un medidor Delta T MK2, obteniendo la relación *Area=Longitud x Anchura máxima x 0,665* (R^2 *=0,997)*. Aplicando la ecuación obtenida se estimó el área de la 3ª hoja en las 10 plantas muestreadas. Este carácter se midió solamente en el ensayo TLA94 y en la primera repetición. También se midió únicamente en TLA94 el número de espigas, evaluándose sobre los dos surcos centrales de la parcela, en una superficie de 0,5 m^2. La altura final se midió sobre 5 tallos principales desde la superficie del suelo hasta el collar de la espiga. Sobre esos mismos tallos se midió la longitud del último entrenudo (LUE). La biomasa aérea final se midió el día anterior a la cosecha mecanizada de las parcelas, segando a ras de suelo las parcelas completas de la repetición 1, en el caso de la TLA94 y un surco (0,3 m^2) de todas las parcelas en GOT94. El rendimiento grano se evaluó mediante la cosecha mecanizada de todas las parcelas y la pesada del mismo en laboratorio. Sobre una muestra del material cosechado se determinó el peso de mil granos (PMG).

Para el establecimiento de los índices visuales, el 4 de Mayo de 1994, cuando todos los cultivares estaban en la fase de llenado de grano, todas las parcelas de los ensayos de TLA94 y GOT94 fueron visitadas por dos observadores. Se realizó una primera visita rápida a todas las parcelas, para establecer unos estándares comunes para ambos observadores, así como para estimar visualmente la variabilidad existente. Se utilizó una escala de 1-10 (1- la peor; 10 - la mejor) para cada ensayo. A continuación cada observador visitó cada una de la parcelas estableciendo su valor para cada una de las mismas, tomándose un tiempo de no más de medio minuto por parcela.

4.2.3. Tratamiento estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988). Para el cálculo de las correlaciones se utilizó el procedimiento CORR, el procedimiento TTEST para la comparación de medias y el procedimiento STANDARD para la normalización de las variables.

4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.3.1. Efecto de la salinidad sobre los caracteres estudiados

La Tabla 4-2 presenta los valores medios de los distintos caracteres medidos en los dos ensayos y en tres tratamientos evaluados: control, intermedio y salino. La diferencia más importante entre ambos ensayos es el mayor desarrollo vegetativo en el ensayo de riego por goteo (GOT94), con una biomasa aérea muy superior al ensayo de triple línea (TLA94) en todos los tratamientos, probablemente debido a un riego más frecuente, mayor dosis total de riego, así como a unas características de suelo más favorables en cuanto a textura. También

hay que señalar que la parcela donde se situó el ensayo de goteo no había sido salinizada en años anteriores, lo que pudo retrasar algo el estrés salino en relación al ensayo de TLA, en el que existía salinidad en capas profundas, por haber sido utilizada la parcela para ensayos similares en campañas anteriores. Las diferencias en rendimiento grano en condiciones control no son sin embargo significativas, indicando que las capacidades productivas de grano de ambas parcelas no son muy diferentes bajo esas condiciones. Las diferencias en los niveles salinos hay que atribuirlas a que los tratamientos de TLA y GOT no son equivalentes en cuanto a salinidad en la solución del suelo, debido a las diferencias en humedad del suelo y de porcentaje de saturación, tal como se indica en el Capítulo 3 (Tabla 3-1).

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

	Control		Medio		Salino	
	TLA94	**GOT94**	**TLA94**	**GOT94**	**TLA94**	**GOT94**
NEM	852±68	-	705±52	-	625±48	-
Altura planta(cm)	80,0±2,3	72,6±2,1	64,7±2,4	62,2±1,6	48,3±2,0	53,1±1,5
LUE(cm)	21,5±0,9	18,1±0,9	20,6±0,9	16,5±0,7	16,4±0,7	13,6±0,6
Biomasa aérea (gm^{-2})	2039±60	2936±122	1199±48	2303±112	693±30	2019±96
RG(gm^{-2})	746±40	790±25	509±25	707±21	275±16	554±18
PMG(g)	36,1±1,2	37,1±1,2	33,9±1,4	32,8±0,8	24,3±1,1	28,8±0,9
Índice cosecha (IC)	0,36±0,01	0,28±0,01	0,43±0,01	0,32±001	0,40±0,02	0,28±0,01

Tabla 4-2. Valores observados para cada una de los caracteres analizados (media ± error estándar) en los 18 cultivares. Se presentan los valores para los dos ensayos y los tres tratamientos analizados.

La biomasa aérea final y el rendimiento de grano son los caracteres más afectados por la salinidad en ambos ensayos, considerando la disminución en el tratamiento de salinidad más elevada (S) con respecto al control, con descensos de 67 y 30% (en TLA y GOT respectivamente) para la biomasa y de 63 y 30% para el rendimiento de grano. Considerando todos los genotipos en conjunto, la salinidad no provoca una disminución en el índice de cosecha, mostrando incluso un ligero incremento en condiciones salinas intermedias respecto a condiciones control no salinas, lo que coincide con los resultados obtenidos por Kelman y Qualset (1991) en trigo. El peso de mil granos muestra poco descenso en condiciones de salinidad moderadas, un 6% y 9% en TLA y GOT respectivamente, pero se produce un descenso mucho más importante (33 y 22% en TLA y GOT) en condiciones de salinidad elevada. Estos resultados confirman los obtenidos por Royo *et al.* (1994) y Royo y Aragüés (1995) según los cuales la biomasa aérea final y el rendimiento grano son los caracteres más afectados por la salinidad, con un escaso efecto sobre el índice de cosecha en la cebada. Se confirma también el mayor efecto de niveles salinos moderados sobre el número de espigas que sobre el PMG, disminuyendo de forma importante este último componente en condiciones salinas elevadas. El carácter altura final se ve muy afectado por la salinidad del suelo, produciéndose en el ensayo de TLA un descenso mucho más elevado (40%) que en el ensayo de GOT (27%) en el tratamiento más salino (S), en relación al control (C). Sin embargo, la reducción de la longitud del último entrenudo es similar (24 y 25% en TLA y GOT respectivamente) en ambos ensayos. Esta disminución tan importante de la LUE en el ensayo GOT indica un mayor estrés terminal, en términos relativos, en relación al ensayo de TLA. La mayor reducción en biomasa final y en altura final en el ensayo de TLA parece indicar que se trató de un estrés más continuo a lo largo de todo el ciclo del cultivo.

En general para todas los caracteres analizados y en los dos ensayos, la variabilidad entre el conjunto de 18 cultivares, disminuye al aumentar la salinidad. Esto dificulta la búsqueda de caracteres de interés en condiciones salinas, debido a las menores diferencias de los mismos entre los cultivares analizados.

4.3.2. Correlación de los caracteres con el rendimiento de grano

Vigor inicial

El vigor inicial, estimado como el área de la 3ª hoja completamente expandida en condiciones control, varía entre 449 y 984 mm^2, con un valor medio de 626 mm^2. El coeficiente de variación entre los 18 cultivares es del 27%. Dicho parámetro no se encuentra significativamente correlacionado con la biomasa aérea final en condiciones salinas ($r=-0,43$; $P>0,05$), ni en condiciones control ($r=0,25$, $P>0,05$). Tampoco existe una correlación significativa ($P>0,05$) con el rendimiento de grano en ninguna de las condiciones (ni en control ni en el tratamiento salino). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Regan *et al.* (1992), los cuales encontraron también una falta de correlación entre vigor temprano y biomasa final en trigo. Sin embargo, difiere de los resultados encontrados por Rawson *et al.* (1988b), ya que la correlación encontrada en este caso, si bien no significativa, es de signo negativo, lo que sugeriría conclusiones opuestas. El motivo de esta discrepancia puede ser que estos autores trataron de forma conjunta cebadas, trigos y triticales, cuyas diferencias interespecíficas en área foliar y tolerancia a la salinidad pudieron causar dicha correlación positiva, no implicando necesariamente que sea válida para cada una de las especies por separado.

Altura final, biomasa y componentes del rendimiento

En la Tabla 4-3 aparecen las correlaciones lineales entre el rendimiento en grano y los distintos caracteres evaluados para los 18 cultivares analizados en los tres tratamientos seleccionados. Se presentan las correlaciones para cada uno de los ensayos por separado (TLA y GOT), así como para los dos ensayos de forma conjunta, estandarizando previamente las variables.

	Control			**Medio**			**Salino**		
	TLA94	GOT94	(1+2)	TLA94	GOT94	(1+2)	TLA94	GOT94	(1+2)
NEM	0,37	-	-	0,25	-	-	0,05	-	-
Altura	-0,43	-0,45	-0,44**	-0,14	-0,16	-0,15	-0,16	-0,34	-0,25
LUE	-0,39	-0,19	-0,29	-0,30	0,09	-0,10	-0,16	0,22	0,03
Biomasa	0,76**	0,05	0,41*	0,72**	0,61**	0,67**	0,65**	0,48*	0,56**
PMG	0,36	0,31	0,33*	0,28	-0,07	0,10	0,44	0,09	0,26
IC	0,87**	0,50*	-	0,60	-0,05	-	0,74**	0,16	-

Tabla 4-3. Correlaciones lineales (r) entre el rendimiento en grano y los distintos caracteres medidos para los 18 genotipos analizados en los ensayos de TLA94 y GOT94. (Significación: *-P<0,05; **-P<0,01; no símbolo - P>0,05).

(1+2). Correlación con todos los datos (n=36), estandarizando las variables para cada uno de los ensayos según una N(0,1).

El número de espigas m^{-2} no tiene una relación con el rendimiento de grano en ninguna de las condiciones, lo que implica que una mayor capacidad de ahijamiento no parece un carácter interesante "per-se" en condiciones salinas en la cebada, a pesar de ser un carácter muy afectado por la salinidad, tal como encontraron Francois *et al*. (1988) y Royo y Aragüés (1995). Realizando el análisis de correlación por separado (datos no mostrados) para las cebadas de dos y seis carreras, las correlaciones tampoco son significativas.

Considerando los datos de los dos ensayos de forma conjunta, la altura de la planta se encuentra correlacionada negativamente (r=-0,44) con el rendimiento de grano en condiciones control no salinas de forma significativa (P<0,01), posiblemente debido al peor índice de cosecha de los materiales de mayor altura. Esta correlación no existe en condiciones salinas. La longitud del último entrenudo (LUE), carácter propuesto como de interés en condiciones de sequía (Pecetti y Annicchiarico, 1995), no se encuentra correlacionada con el rendimiento en grano en ninguna de las condiciones, a pesar de que las diferencias en altura final pueden en gran parte atribuirse a diferencias en LUE, ya que considerando los resultados de ambos ensayos de forma conjunta, la correlación lineal entre ambos caracteres es altamente significativa (P<0,01) y de valor r= 0.75, 0.73 y 0.73 en condiciones control, intermedias y altamente salinas respectivamente. Resultados de Cecarrelli (1987) en condiciones de estrés hídrico indicaban una correlación entre altura final de planta y rendimiento grano, lo que pudo ser debido a unas condiciones de estrés hídrico terminal, que influyeron negativamente sobre el crecimiento del último entrenudo que como se ha visto está muy relacionado con la altura final.

La biomasa final está correlacionada positivamente con el rendimiento en los tres niveles evaluados. Parece que la biomasa es un buen indicador del rendimiento grano en todas las condiciones analizadas, excepto en condiciones control del ensayo GOT. Tomando los datos de los dos ensayos en conjunto, la biomasa final está significativamente correlacionada con el rendimiento final en grano en condiciones control (r=0.41), salinidad intermedia (r=0.67), y salinidad elevada (r=0.56). La discrepancia en la correlación entre ambos sistemas en condiciones no salinas puede ser por los motivos apuntados anteriormente, que propiciaron un desarrollo excesivo del sistema aéreo en el ensayo GOT. La Figura 4-1 presenta las rectas de regresión lineal entre ambos caracteres en el ensayo TLA, del que se han eliminado los cultivares Dpche-18 y KVL-468 por presentar problemas de encamado y pérdida de grano en el tratamiento control. En dicha figura se observa una relación (pendiente) muy similar entre ambos caracteres en los tres tratamientos estudiados, lo que indica un escaso efecto de la salinidad sobre el índice de cosecha, que parece ser un carácter que pierde importancia en la determinación del rendimiento grano final al aumentar la salinidad, aumentando la importancia del rendimiento biológico total, tal como encontraron Richards *et al*. (1987). A pesar de la aparente relación entre altura de planta y biomasa aérea, para el conjunto de los dos ensayos, dicha correlación no es significativa (P>0,05) ni en

condiciones control ni en condiciones posiblemente debido a que la biomasa total aérea viene determinada más por el número de tallos y el tamaño de la espiga que por la altura de los tallos principales.

El peso de mil granos, parámetro muy relacionado con la retranslocación de nutrientes en la fase de llenado del grano, no se encuentra significativamente correlacionado con el rendimiento de grano en ninguno de los niveles salinos estudiados, si bien en el tratamiento de salinidad elevada en la TLA, tiene un valor (r=0,44) próximo a la significación (P=0,07). En condiciones control, no salinas, al incluir los datos de los dos ensayos de forma conjunta, se encuentra una débil correlación positiva (r=0,33), aunque significativa (P*et al.* (1995) en trigo, según los cuales, para un conjunto de cultivares, la relación entre el rendimiento y el PMG es negativa en condiciones control y positiva en condiciones de estrés.

La conclusión global de estos resultados es que las diferencias en rendimiento de grano entre los distintos cultivares no pueden atribuirse exclusivamente a diferencias en ninguno de los componentes analizados por separado. La salinidad establecida en estos ensayos, al igual que la que aparece en condiciones reales, fue un estrés continuado a lo largo de todo el ciclo del cultivo, afectando a todos los caracteres estudiados. Únicamente la biomasa aérea final, como carácter que integra el resto de los caracteres analizados, nos permite conocer el rendimiento en grano en condiciones salinas, y por lo tanto es el mejor indicador de la tolerancia absoluta de cada genotipo.

El hecho de que la biomasa aérea final sea el único carácter relacionado con el rendimiento grano, abre las puertas a su estimación indirecta utilizando técnicas radiométricas, ya que Smith *et al.* (1993) y Peñuelas *et al.* (1993) encontraron una buena correlación entre biomasa aérea y algunos índices de vegetación que relacionan reflectancias de radiaciones de distinta longitud de onda (infrarrojo próximo y visible generalmente) procedentes de la cubierta vegetal. Dichas medidas pueden realizarse de forma rápida con un radiómetro portátil, si bien es preciso disponer de semilla suficiente para una parcela de al menos 1 m^2 para tener una cobertura mínima que evite los efectos negativos del suelo desnudo sobre dichas medidas, lo que impide su utilización en fases iniciales de un programa de mejora.

Otra forma de analizar la importancia de los diferentes caracteres morfológicos estudiados es establecer la correlación entre el efecto de la salinidad sobre cada carácter relativo al control (valor en el tratamiento salino (S o M) / valor en tratamiento control (C)) con la tolerancia relativa (rendimiento de grano en tratamiento salino (S o M) / rendimiento de grano en control (C)) para los 18 cultivares de cebada analizados. Estas correlaciones se presentan en la Tabla 4-4, considerando tanto las relaciones S/C como las relaciones M/C. En la misma se observa que, en la TLA, la reducción en el rendimiento de grano (tolerancia relativa) está positiva y significativamente (P<0,01) correlacionada con la reducción de la biomasa aérea final en el tratamiento intermedio (r=0,72) y en el tratamiento de salinidad alta (r=0,80). Esta correlación no es significativa en el GOT, lo que puede ser debido a que la reducción de biomasa aérea es mucho más importante en la TLA que en el GOT, por los motivos discutidos anteriormente (apartado 4.3.1), por lo que su importancia global sobre el rendimiento de grano puede ser mayor. No puede descartarse, sin embargo, que parte de la correlación observada en la TLA sea ambiental, ya que se trata de valores medidos en una única repetición. La reducción de la altura final de la planta esta positivamente, aunque de forma moderada, correlacionada significativamente (P^{-2} no parece estar correlacionado con la tolerancia relativa, a pesar de sufrir una reducción considerable, especialmente en condiciones salinas elevadas.

Nivel	Ensayo	Biomasa	Altura	LUE	PMG	NEM
M/C	TLA94	0,72**	0,47*	0,21	0,26	0,22
	GOT94	0,12	0,47*	0,49*	0,51*	-
S/C	TLA94	0,80**	0,46*	-0,05	0,30	0,12
	GOT94	0,09	0,13	0,30	0,69**	-

Tabla 4-4. Correlaciones lineales (r) entre la tolerancia relativa evaluada como la relación medio/control y salino/control del rendimiento grano (rto M ó S/ rto C) y la relación medio/control y salino/ control para los caracteres evaluados (carácter$_i$ M o S/ carácter$_i$ C). (Significación: *-P<0,05; **-P<0,01; no símbolo -P>0,05).

Si bien los resultados no son demasiado consistentes, coinciden con los obtenidos por Sayre *et al.* (1995) en trigo, los cuales encontraron que una baja reducción en la altura final de la planta estaba correlacionada con la tolerancia al estrés hídrico. La ventaja del carácter altura final es que integra todo el ciclo del cultivo, resulta rápido y fácil de medir, no es destructivo y puede ser evaluado en parcelas de un surco o incluso en plantas

aisladas. Una característica interesante es que puede evitar el cosechado de todas las parcelas, y que puede realizarse una vez que se produce la extensión completa del último entrenudo. A pesar de que en todos los casos (GOT y TLA y relaciones S/C y M/C) la reducción de la altura de la planta se encuentra correlacionada positiva y significativamente (P<0,05) con la reducción en LUE, estas correlaciones son moderadas (entre r= 0,51 y r= 0,65), por lo que el carácter altura final parece más interesante en condiciones salinas que el carácter LUE.

4.3.3. Diferencias en tolerancia asociadas al tipo de cebada y al ciclo

Tal como se observa en la Tabla 4-5, no se encuentran diferencias en tolerancia absoluta entre cebadas de 2 y 6 carreras, ya que en términos absolutos no difieren significativamente ni en biomasa aérea final ni en rendimiento en grano. Este resultado es diferente del encontrado por Bole y Wells (1979), según los cuales las cebadas de seis carreras son un 20% superiores en rendimiento de grano frente a las de dos carreras en condiciones de salinidad moderada. En condiciones control, sin salinidad, tampoco existen diferencias en la biomasa aérea ni en el rendimiento en grano. Extrañamente no hay diferencias significativas (P>0,05) en el PMG en ninguno de los niveles evaluados, si bien las cebadas de 2 carreras siempre presentan una media mayor. Donde sí se encontraron diferencias es en el número de espigas m^{-2}, presentando las cebadas de 2 carreras mayor NEM que las de seis carreras en los tres tratamientos estudiados.

		Control (C)		**Medio (M)**		**Salino (S)**	
Carácter	**[1]Tipo**	**TLA94**	**GOT94**	**TLA94**	**GOT94**	**TLA94**	**GOT94**
NEM	2c (n=10)	1040 a	-	814 a	-	759 a	-
	6c (n=8)	616 b	-	569 b	-	457 b	-
Biomasa	2c	2087 a	3085 a	1175 a	2420 a	678 a	2089 a
(g m^{-2})	6c	1978 a	2750 a	1227 a	2156 a	711 a	1933 a
PMG	2c	38,0 a	38,7 a	35,0 a	34,0 a	25,3 a	30,2 a
(g)	6c	33,8 a	35,1 a	32,5 a	31,3 a	23,0 a	27,1 a
RG	2c	765 a	794 a	506 a	707 a	270 a	556 a
(g m^{-2})	6c	722 a	784 a	514 a	708 a	282 a	550 a

Tabla 4-5. Valores medios observados de los distintos caracteres analizados para las cebadas de dos y seis carreras. Medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (P>0,05).
[1]- 2c: Igri, Pen, Mogador, Malta, Reinette, Alpha, Cameo, Aglou, Acsad-60, Asni
6c: Albacete, Criter, Barbarrosa, Dpche-18, Kvl-468, Merzaga, Acsad-176, Annoceur

En condiciones de salinidad moderada (tratamiento intermedio) la reducción del rendimiento es debida fundamentalmente a una reducción del número de espigas por unidad de superficie, mientras que en el tratamiento de salinidad alta la reducción es debida en la misma proporción a una disminución en el numero de espigas y en el peso de mil granos. A diferencia de los resultados obtenidos por Bole y Wells (1979) la reducción en el número de espigas es similar en las cebadas de 2 y 6 carreras, siempre mostrando (a diferencia del citado trabajo) las cebadas de dos carreras un número de espigas más elevado que las de seis carreras.

No se observa (Tabla 4-6) un efecto positivo de la precocidad sobre el rendimiento en condiciones salinas, no encontrándose diferencias significativas en el rendimiento grano entre las 5 variedades más precoces y la 5 más tardías en el tratamiento más salino. Además la correlación lineal entre el rendimiento en grano y los días entre siembra-espigado, para el conjunto de los 18 genotipos, no es significativa (P>0,05) ni en condiciones control (C) ni en condiciones salinas (S). El carácter precocidad ha sido asociado a tolerancia a sequía (Ceccarelli, 1987), debido a su componente de escape de dichas condiciones. Sin embargo, el estrés salino, en las condiciones establecidas en estos ensayos, se establece ya en fases iniciales, si bien puede ser más importante en las fases finales debido a la mayor demanda evaporativa. Esto hace que la precocidad tenga menor interés en condiciones salinas, siempre que el agua no sea un factor limitante en las fases finales, lo que coincide con los resultados obtenidos por Rawson *et al.* (1988b) en trigo, cebada y triticale.

Ciclo (días siembra-espigado)	Control (C)	Salino (S)
Precoces (DSE= 134,2±1,3)	770±113 a	281±40 a
Tardías (DSE= 153,8±2,0)	693±64 a	251±30 a

Tabla 4-6. Rendimiento de grano (media ± error estándar) de los 5 cultivares más precoces y de los 5 cultivares más tardíos en el ensayo de TLA94. Medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (P>0,05).
Precoces: Acsad-17, Acsad-60, Aglou, KVL-468, Reinette
Tardías: Albacete, Asni, Barbarrosa, Dpche 18, Igri

4.3.4. Utilización de índices visuales

En la Tabla 4-7 se presentan los coeficientes de rangos de Spearman entre los ordenamientos establecidos por cada uno de los observadores para los 18 cultivares. Se observa una relación muy estrecha entre los ordenamientos según los índices visuales establecidos por dos observadores distintos, tanto para condiciones control no salinas como para tratamientos altamente salinos. Los resultados parecen indicar que la concordancia entre los observadores aumenta (mayor correlación) al aumentar la salinidad. Esta concordancia resulta de especial interés en un programa de mejora genética donde una gran cantidad de parcelas deben ser visitadas para realizar la selección de los materiales, lo que es imposible de realizar por una única persona.

MIGUEL DE CERVANTES
UNIVERSIDAD

	TLA94			GOT94		
	Control (C)	**Medio (M)**	**Salino (S)**	**Control (C)**	**Medio (M)**	**Salino (S)**
Repetic 1	0,50*	0,70**	0,83**	0,69**	0,44	0,71**
Repetic 2	0,21	0,87**	0,86**	0,74**	0,64**	0,77**
Repetic 3	-	-	-	0,79**	0,71**	0,87**
Media	0,50*	0,70**	0,83**	0,82**	0,70**	0,89**

Tabla 4-7. Índices visuales. Coeficientes de rangos de Spearman (r_s) entre los ordenamientos establecidos por los dos observadores en los dos ensayos, las distintas repeticiones y los tres tratamientos analizados. (Significación: *-P<0,05; ** -P<0,01; no símbolo -P>0,05).

La Tabla 4-8 presenta los coeficientes de rangos de Spearman entre las estimaciones de biomasa establecidas por cada uno de los observadores y la biomasa real medida en el campo para cada cultivar. Se presentan las correlaciones para cada una de las repeticiones en que se realizó, así como haciendo la media de las tres repeticiones tanto para el índice establecido como para la medida de campo de biomasa aérea.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

	OBSERVADOR Nº 1					
	TLA94			GOT94		
	Control (C)	**Medio (M)**	**Salino (S)**	**Control (C)**	**Medio (M)**	**Salino (S)**
Repetic 1	0,25	0,55*	0,59**	0,61**	0,19	0,17
Repetic 2	-	-	-	0,80**	0,31	0,53*
Repetic 3	-	-	-	0,37	0,87**	0,37
Media	-	-	-	0,79**	0,66**	0,35
	OBSERVADOR Nº 2					
	TLA94			GOT94		
	Control (C)	**Medio (M)**	**Salino (S)**	**Control (C)**	**Medio (M)**	**Salino (S)**
Repetic 1	0,42	0,50*	0,64**	0,26	0,07	-0,17
Repetic 2	-	-	-	0,58*	0,54*	0,74**
Repetic 3	-	-	-	0,21	0,62*	0,57*
Media	-	-	-	0,59**	0,47*	0,45

Tabla 4-8. Índices visuales. Correlación de rangos de Spearman (r_s) entre los índices visuales establecidos por los observadores y los valores de biomasa aérea medidos.

En el ensayo TLA94 (sólo se midió la biomasa en la repetición 1), la correlación aumenta con la salinidad, siendo las correlaciones significativas en condiciones salinas, pero no en condiciones control, sin salinidad. En el ensayo GOT94 las correlaciones de los valores medios presentan un mayor significado práctico ya que indican la correlación debida únicamente al genotipo. Para estas, se observa una disminución de la correlación al aumentar la salinidad del suelo, obteniéndose una correlación positiva y significativa (P0,05) en condiciones de alta salinidad (S). El hecho de que se obtengan diferencias tan importantes en las correlaciones encontradas en las distintas repeticiones (r=-0,17 en rep1 y r=0,74 en rep2 en tratamiento S de GOT94), hace que resulten muy poco consistentes, y que deba considerarse con mucho cuidado su utilización, especialmente en condiciones salinas elevadas. Estos resultados poco alentadores concuerdan con otros obtenidos por Yeo y Flowers (1982)

en arroz y Richards *et al*. (1987) en cebada y trigo, los cuales no obtuvieron buenas correlaciones entre índices visuales de necrosis y tolerancia en condiciones de campo, y obligan a ser cautelosos en la utilización de índices visuales como único criterio de selección en un programa de mejora, especialmente si se desea emplear fuertes presiones de selección. Sin embargo Pecetti y Annicchiarico (1995) encontraron de gran utilidad la selección utilizando índices visuales en trigo duro para condiciones de sequía, lo que hace pensar que el éxito con la utilización de índices visuales depende de la variabilidad en el material que se está evaluando, así como de la elección del nivel adecuado de estrés salino.

4.4. CONCLUSIONES

1. Los resultados obtenidos con 18 cultivares de cebada en TLA indican que no existe una correlación significativa ($P>0,05$) entre el vigor en fases iniciales, evaluado como el área de la 3ª hoja completamente expandida en condiciones control, y el rendimiento de grano final el condiciones salinas. El vigor en fases iniciales no puede por lo tanto utilizarse como un criterio predictor de tolerancia en programas de mejora de la cebada por su tolerancia a la salinidad.
2. Los caracteres altura final de planta, longitud del último entrenudo, número de espigas por unidad de superficie y peso de mil granos se ven sensiblemente afectados por la salinidad. Sin embargo dichos caracteres no están significativamente ($P>0,05$) correlacionados con el rendimiento en grano en condiciones salinas, razón por la cual no pueden utilizarse en programas de mejora de la cebada por su tolerancia a la salinidad.
3. La biomasa aérea de la cebada se encuentra correlacionada positiva y significativamente ($P<0,05$) con el rendimiento absoluto y relativo de grano, tanto en condiciones control como en condiciones salinas impuestas a lo largo de todo el ciclo del cultivo. Este resultado confirma trabajos anteriores que sugerían que, al contrario que en condiciones de estrés hídrico, el índice de cosecha de la cebada es relativamente constante e independiente del estrés salino. El efecto de la salinidad sobre la altura total de la planta también está correlacionada significativamente ($P<0,05$) con la tolerancia relativa a la salinidad, lo que permite concluir que el incremento de la biomasa y de la altura de la cebada pueden ser estrategias razonables de mejora para incrementar el rendimiento en grano bajo condiciones salinas. Esta estrategia se ve favorecida por el hecho de que la biomasa aérea final y las estimaciones visuales realizadas, fácilmente medibles al final del ciclo del cultivo están positiva significativamente ($P<0,05$) correlacionados tanto en condiciones control como en condiciones salinas moderadas. Sin embargo dichos índices visuales no deben constituir el único criterio de selección ya que dichas correlaciones no han sido elevadas (valores del coeficiente de correlación inferiores a 0,70).
4. Las cebadas de dos y seis carreras evaluadas en este trabajo han mostrado una tolerancia similar a la salinidad. Los programas de mejora genética no pueden basarse por lo tanto en este carácter ni en el carácter precocidad, que tampoco ha mostrado estar correlacionado con el nivel de tolerancia al estrés salino. La estrategia de escape, recomendable en ciertas situaciones de estrés hídrico, no es por lo tanto aplicable a condiciones de salinidad en campo en las que este estrés abiótico tiene típicamente un nivel de afección continuo.

CAPÍTULO 5: EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE LAS CONCENTRACIONES IÓNICAS FOLIARES Y SU UTILIZACIÓN COMO INDICADORES DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA

5.1. INTRODUCCIÓN

Los suelos salinos se caracterizan por un exceso de sales solubles en la solución del mismo. Desde el punto de vista agronómico, un suelo se considera salino cuando la conductividad eléctrica del extracto de pasta saturada (CEe a 25º C) es mayor de 4 dS m^{-1} (Richards, 1954). A efectos de abordar el estudio del efecto de la salinidad sobre los cultivos Pasternak (1987) separó tres tipos de estrés: (1) disminución del potencial hídrico del suelo debido a una disminución del componente osmótico; (2) toxicidad iónica específica debida a un exceso de iones tales como el Na^+, Mg^{2+}, $SO4^{2-}$, Cl^-; (3) desequilibrios nutricionales que dificultan la absorción de determinados iones como el K^+, Ca^{2+} y NO_3.

A pesar de que esos tres estreses actúan de forma combinada y están relacionados entre sí, este capítulo está relacionado fundamentalmente con los dos últimos efectos de la salinidad sobre los cultivos.

Según su comportamiento frente a la salinidad, las plantas se clasifican como acumuladoras o exclusoras de iones. Bastantes halófitas, especialmente dentro del grupo de las dicotiledóneas, especializadas para crecer en ambientes muy salinos, son acumuladoras de sales, lo que les permite mantener el balance hídrico con el suelo. Sin embargo disponen de mecanismos de suculencia o glándulas secretoras de sales con los que disminuyen la concentración de sales en sus tejidos, ya que niveles elevados afectan a diferentes procesos metabólicos. Sin embargo, la mayor parte de esas plantas se caracterizan por su lento crecimiento, además de estar poco relacionadas filogenéticamente con la mayoría de las especies cultivadas, lo que hace que tengan poco interés tanto desde un punto de vista agrícola por la dificultad de su cultivo, como desde la perspectiva de la mejora genética, por la dificultad de utilizarlas como donantes de genes de tolerancia. Otras halófitas, generalmente dentro del grupo de las monocotiledóneas, no disponen de dichas glándulas, por lo que basan su tolerancia en una exclusión de iones tóxicos del sistema aéreo. Sin embargo, hace ya casi 20 años que está admitido que los sistemas enzimáticos de las halófitas son tan sensibles a las sales como los de las glicófitas (Flowers *et al*., 1977). Esto sugiere que cualquier mecanismo de tolerancia pasa por una exclusión de los iones tóxicos del simplasto celular, lugar donde se llevan a cabo la mayor parte de los procesos vitales de las plantas.

Para euhalófitas (plantas de hábitat natural moderadamente salino) y glicófitas (plantas de hábitat natural no salino), el modelo propuesto y aceptado por distintos autores (Gorham *et al*., 1985; Wyn Jones, 1985; Flowers y Yeo, 1986), es que los iones tóxicos son alojados en las vacuolas, ajustando el potencial osmótico del citoplasma utilizando solutos compatibles. Este modelo no ha podido ser comprobado en la mayoría de las plantas, debido a la dificultad técnica de conocer la ubicación exacta de los iones dentro de las células. El hecho de que el volumen del citoplasma suponga únicamente un 5-10% del volumen protoplásmico, y el apoplasto alrededor de un 3% del volumen del mesófilo (Flowers y Yeo, 1986), otorga a las vacuolas un papel preponderante en la acumulación de iones, considerando además que no se desarrollan dentro de ella los procesos celulares más sensibles a los iones tóxicos. La existencia de solutos orgánicos ha sido estudiada de forma extensiva (Jefferies, 1980; Wyn Jones *et al*., 1984; Wyn Jones, 1985; Gorham *et al*., 1986), concluyéndose que varían entre las distintas familias vegetales, siendo glicinabetaina, prolina, manitol, sorbitol y distintos azúcares los más frecuentes, producidos no sólo como respuesta a un estrés salino, sino también como respuesta al estrés hídrico o a altas temperaturas. En muchos casos, no se conoce realmente si el incremento en solutos orgánicos observado en muchas plantas sometidas a estrés es una consecuencia del desajuste fisiológico causado por el mismo o una respuesta de la planta ante dicho estrés. Jefferies (1980) indica que no está muy claro si estos solutos orgánicos, como prolina y polioles, actúan interfiriendo la estructura del agua más que como osmoreguladores. Weimberg (1986, 1987) en distintas especies de la tribu *Triticeae* , sugiere que en condiciones salinas el ajuste osmótico se lleva a cabo fundamentalmente con iones inorgánicos, lo que hace que los mecanismos de exclusión de iones puedan no ser ventajosos en ciertas condiciones, por el menor coste energético que supone el ajuste con iones inorgánicos en relación al ajuste utilizando solutos orgánicos. Sin embargo, parece claro que las plantas deben limitar en cierta medida la absorción de iones para evitar una senescencia rápida de sus tejidos.

La mayor parte de los trabajos para dilucidar la toxicidad se han centrado en el catión Na^+. Leopold y Willing (1984) encontraron en soja que el ion Na^+ provocaba una alteración de la permeabilidad de las membranas. Estos mismos autores encontraron una mayor toxicidad de los cationes monovalentes que de los divalentes. Resultados similares fueron encontrados por Ponnamperuma (1984) y Muhammed *et al*. (1987) en arroz. Gary-Bobo (1970) encontró que la salinidad provocaba un debilitamiento de las membranas al ser desplazado el Ca^{2+} por Na^+. Estudios llevados a cabo por Marschner (1986) y Cramer *et al*. (1991) señalan la importancia del Ca^{2+}

en condiciones salinas, siendo necesaria una concentración mínima de dicho catión para mantener la integridad de la estructura de las membranas y el correcto funcionamiento del transporte selectivo de iones. Suayda *et al*. (1992) y Curtin *et al*. (1993) encontraron que la deficiencia de Ca^{2+} en suelos salinos puede ser la causa principal del descenso del crecimiento en la cebada. Efectos positivos del Ca^{2+} en el medio en condiciones salinas han sido encontrados en judía (Cachorro *et al*., 1994), sorgo (Colmer *et al*., 1994), cebada (Cramer *et al*., 1991; Huang y Redmann, 1995a), alfalfa (Chaundary *et al*., 1994), arroz (Zhong y Laüchli, 1994; Lin y Kao, 1995), maíz (Alberico y Cramer, 1993), tomate (Satti *et al*., 1994), mostazas (Huang y Redmann, 1995b), y en diversas gramíneas (Galvez *et al*., 1993).

En muchos casos no es posible determinar si los efectos tóxicos son debidos al Cl^-, al Na^+, o a una combinación de los dos, ya que generalmente la concentración de ambos en los tejidos se incrementa simultáneamente. Resultados de Munns *et al*. (1983) y Cramer *et al*. (1990b) revelan que el ion K^+ es tan tóxico como el Na^+, aunque esto no tiene una importancia práctica ya que en muy pocos casos se encuentran en la solución del suelo niveles de K^+ potencialmente tóxicos para los cultivos, a diferencia de lo que sucede con los iones Na^+, Cl^- y SO_4^{2-}, que son los predominantes en los suelos salinos.

En relación a los desequilibrios nutricionales hay gran cantidad de datos (Epstein, 1980; Boursier y Laüchli, 1990; Cramer *et al*., 1990a; Wolf *et al*., 1991) que indican que en ambientes con alto nivel de Na^+ se produce una disminución de los niveles de K^+, sin que pueda establecerse claramente una relación causal entre ambos fenómenos, y habiéndose atribuido a una competencia en la absorción de dichos iones. Por ello, bastantes autores han sugerido que, en condiciones salinas, la relación K/Na es la que indica la capacidad para discriminar K^+ en contra de altas concentraciones de Na^+ en la solución del suelo. Una alta concentración de Cl^- en el medio ha sido asociada con problemas en la absorción de NO^{3-} en cebada (Aslam *et al*., 1984) y en judía (Ullah *et al*., 1993) lo que es atribuido por Marschner (1986) a una competición por los puntos de unión de la plasmamembrana. Helal y Mengel (1979) encontraron que tratamientos de NaCl en cebada, afectaban al metabolismo del nitrógeno, desajustando la incorporación de éste a las proteínas. Este efecto se veía atenuado aumentando el K^+ en el medio, lo que indica que las relaciones existentes entre los distintos iones en el medio tienen una gran influencia en la respuesta de las plantas a condiciones salinas. Cramer *et al*. (1991) trabajando con cebada, indicaron que en condiciones salinas se interfería la nutrición del manganeso, produciéndose una disminución en su absorción, debido a una menor actividad del mismo en el medio, más que a un efecto sobre la planta. Sin embargo, tal como afirmaron Grattan y Grieve (1994), la información acerca del efecto de la salinidad sobre la adquisición de micronutrientes no es consistente entre los distintos autores, existiendo resultados contradictorios en relación al efecto sobre los niveles de Fe, Zn y Mn en plantas en condiciones salinas.

Debido a que la salinidad de los suelos suele estar asociada a elevadas concentraciones de ClNa, muchos autores se han centrado en la búsqueda de relaciones entre tolerancia a la salinidad y concentración de Na^+ y Cl^- en diferentes partes de la planta y en distintos momentos a lo largo de su ciclo de desarrollo. Así, se ha encontrado una asociación entre exclusión de Na^+ y tolerancia en mijo (Sharma y Gill, 1992), sorgo (Maas *et al*.,1986;Yang *et al*., 1990), trigo (Weimberg, 1987; Schachtman *et al*., 1991; Salama *et al*., 1994), cebada (Greenway, 1962a, 1962b), agropyro (Shannon, 1978; Mahmmood y Quarrie, 1993), diversas forrajeras (Johnson, 1991), y cebadas silvestres (Suayda *et al*., 1992). En otros casos (Sharma y Gill., 1992) se ha encontrado una relación entre tolerancia y acumulación de Na^+ y K^+ en ciertos órganos como los entrenudos. Boursier y Laüchli (1990) encontraron que el sorgo acumulaba Cl^- en vainas y entrenudos, excluyéndolo de los limbos de las hojas, mientras que para Igartua *et al*. (1995) existe asociación entre tolerancia y contenido de potasio en hoja. Sin embargo en otros cultivos como el lino, Ashraf y Fatima (1994) asociaron la tolerancia a la salinidad con acumulación de Na^+ y Ca^{2+} en el sistema aéreo y exclusión en las raíces, atribuyéndolo a un mejor ajuste osmótico.

Si bien hay gran cantidad de datos que indican el efecto negativo derivado de la acumulación de iones en las plantas en suelos salinos, tal como ya indicaban Bernstein y Hayward (1958), el descenso en el crecimiento aparece muy a menudo sin signos de daño, marchitamiento o necrosis foliar. Munns *et al*. (1988) encontraron que en tejidos en expansión de la cebada, tales como hojas jóvenes o meristemos, la concentración de iones tóxicos era más el resultado del crecimiento que a la inversa. Rawson *et al*. (1988a) encontraron que las concentraciones iónicas tampoco eran las responsables de la disminución en la capacidad fotosintética en condiciones salinas. Weimberg (1986) encontró que, en agropiro, la inhibición del crecimiento era más función del potencial osmótico del medio que de los iones que lo producían. Esta falta de relación entre acumulación de iones y reducción del crecimiento puede ser debida a que es necesario conocer la ubicación de los iones dentro de los tejidos o a que, tal como señala Munns (1993), salvo para niveles salinos extremadamente elevados, la acumulación de iones per-se en los tejidos no resulta tóxica ni afecta a los procesos metabólicos hasta que se alcanza un nivel tal que conduce a la rápida (nivel de horas) deshidratación de las células y, por tanto, de los tejidos que acumulan dichos iones. Esto es lo que sucede en los tejidos maduros, lo que hace que en muchos

casos la salinidad se presente como una aceleración de la senescencia, siendo difícil ver síntomas en tejidos jóvenes. Únicamente en especies muy sensibles, tales como la mayoría de las hortícolas y frutales, y ciertas leguminosas, los síntomas de toxicidad aparecen de forma rápida y resulta más fácil discriminar entre la tolerancia de distintos genotipos.

Otra de las causas de la dificultad de encontrar una relación entre tolerancia a la salinidad y exclusión iónica procede de que, en la mayor parte de los casos, se ha evaluado un escaso número de materiales, frecuentemente sólo dos o tres genotipos, que supuestamente difieren en su tolerancia a la salinidad, así como, de forma mucho más acusada, en otros caracteres. La exclusión de iones es un carácter más, dentro de un conjunto de caracteres no muy bien conocidos, tales como el vigor, la fenología, la eficiencia en el uso del agua, la relación sistema radicular/sistema aéreo etc. Estos caracteres se encuentran a distintos niveles de organización, pudiendo variar la importancia de cada uno de ellos con la especie, las condiciones ambientales y el nivel salino, lo que hace que combinaciones diferentes de estos caracteres den lugar a un mismo nivel de tolerancia a la salinidad.

El modelo bifásico propuesto por Munns y Termaat (1986) propone que en una primera fase (nivel de horas-días) de someter a las plantas a la salinidad predominan los efectos osmóticos, predominando los efectos tóxicos en una fase posterior, tanto más tarde en el desarrollo cuanto más tolerante es la especie de la que se trate. Esto hace que para una especie tolerante como la cebada las diferencias en concentraciones iónicas a nivel foliar asociadas a tolerancia habría que buscarlas en tejidos maduros y no en tejidos recién expandidos. La mayor parte de los trabajos se han llevado cabo en condiciones de laboratorio y/o en cultivo hidropónico, en plantas jóvenes, y sin llegar a evaluar el rendimiento final del cultivo. Esto ha hecho que, a pesar de la numerosa información recopilada, la exclusión iónica no haya sido incorporada en los programas de mejora para condiciones salinas. Los mejoradores necesitan caracteres que se encuentren correlacionados con el rendimiento final y no con un supuesto mejor crecimiento en un intervalo corto de tiempo; además precisan trabajar con caracteres que sean fáciles (rápidos y económicos) de medir y preferiblemente, que puedan seleccionarse a nivel planta para ser utilizados en etapas tempranas de los programas de mejora donde la variabilidad es máxima.

No hay hasta la fecha, conclusiones ciertas entre concentraciones foliares y tolerancia agronómica a la salinidad en la cebada, quizás en parte debido a la forma en que se han planteado los experimentos. Por todo ello, resultaría relevante conocer si existe alguna relación entre concentraciones iónicas foliares y tolerancia a la salinidad en experimentos efectuados en condiciones controladas de salinidad en campo, con un número suficientemente elevado de cultivares, y analizados hasta el cosechado de los mismos.

En este Capítulo se presentan los resultados obtenidos en tres ensayos, dos de ellos en la TLA (TLA93 y TLA94) y un tercero en un sistema de riego por goteo (GOT94). Si bien los resultados obtenidos en la TLA pueden estar influidos por la absorción foliar de sales, se presentan debido a que en el Capítulo 3 se encontró una correlación en la tolerancia establecida en ambos sistemas. Además, en el ensayo TLA93 se presentan resultados obtenidos en 10 tratamientos salinos, analizando también el efecto de la edad de la hoja y la fecha de muestreo. En los otros dos ensayos (TLA94 y GOT94) se analiza la posible correlación entre tolerancia a la salinidad y concentraciones foliares de distintos iones en un conjunto de 18 cultivares de cebada. En definitiva, los objetivos planteados son los siguientes:

- Cuantificar la acumulación iónica foliar en cebadas sometidas a distintos tratamientos salinos en un sistema de triple fuente lineal de aspersión (TLA), en distintos estados fenológicos y sobre tejidos de diferente edad. Se trata de conocer cuales son los momentos en que aparecen mayores diferencias entre los tratamientos salinos, en los cuales será más fácil detectar diferencias entre materiales.
- Estudiar la importancia de cada uno de los iones en los dos sistemas de riego, así como las relaciones entre los mismos, intentando determinar las diferencias en los patrones de acumulación de cada uno de ellos.
- Conocer la contribución de los iones inorgánicos al potencial osmótico total de las plantas en distintos niveles salinos.
- Estudiar una posible correlación entre la concentración iónica foliar (Na^+, Cl^-, Na^+/K^+, Ca^{2+}, el potencial osmótico total) y la tolerancia absoluta a la salinidad en la cebada, evaluada como rendimiento en grano, en varios niveles salinos. Evaluar la posibilidad de utilizar las concentraciones iónicas foliares como criterio de cribado en un programa de mejora de cebada para condiciones salinas.
- Estudiar la correlación entre exclusión iónica foliar de Na^+, Cl^-, Na^+/K^+, Ca^{2+} y tolerancia relativa a la salinidad, evaluada como rendimiento en grano en condiciones salinas en relación a un control no salino.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Dispositivo experimental

Se efectuaron tres ensayos, dos de ellos con la TLA (TLA93, TLA94) y otro con un sistema de goteo (GOT94), ya descritos anteriormente en el Capítulo 2.

Durante el año 1993, y utilizando el ensayo TLA93, se estudió el efecto de un gradiente salino en el suelo (10 tratamientos) sobre las concentraciones iónicas foliares en tres muestreos llevados a cabo en diferentes estadios

fenológicos del cultivo sobre los 6 cultivares Albacete, Igri, Barbarrosa, Begoña, CM-67 y Mogador. El primer muestreo se efectuó en la fase vegetativa, sobre la 6ª hoja completamente expandida (h6); el segundo en espigado, sobre la hoja bandera (hb) y dos hojas por debajo de la bandera (hb-2), y el tercero 15 días después del espigado, muestreando de nuevo la hoja bandera (hb15).

Durante el año 1994 se llevaron a cabo dos ensayos aumentando el número de cultivares evaluados y disminuyendo el número de tratamientos salinos, para estudiar las relaciones entre concentraciones iónicas foliares y tolerancia a la salinidad. En el ensayo TLA94, sobre un total de 18 cultivares, se seleccionaron los tratamientos números 0, 4 y 8 como control (C), intermedio (M) y salino (S) respectivamente, llevándose a cabo un único muestreo sobre la hoja anterior a la hoja bandera en el momento del espigado (hb-1). En el ensayo GOT94, sobre los mismos 18 cultivares, se realizaron dos muestreos, el primero, sobre la primera repetición, durante la fase vegetativa tomando la última hoja completamente expandida (h6) y la inmediatamente anterior (h6-1), y el segundo, sobre la segunda repetición, durante el espigado tomando la hoja anterior a la hoja bandera (hb-1).

5.2.2. Análisis químicos efectuados

El muestreo de las hojas se llevó a cabo por la mañana temprano para evitar la pérdida de humedad en el transporte y para minimizar las posibles diferencias en contenido hídrico. Cada repetición estaba constituida por 6-10 hojas (6-10 plantas) según el tamaño de las mismas, cortándolas a la altura del las aurículas, tomando únicamente el limbo. En todos los casos se muestrearon hojas completamente verdes, eliminando si era necesario los ápices necróticos en los tratamientos más salinos. Cada variedad se muestreó en fecha distinta de acuerdo con su ciclo fenológico. Una vez en el laboratorio, las hojas se lavaron sumergiéndolas durante 15-20 segundos en agua destilada, para eliminar posibles restos de sales adheridas a la superficie, secándolas a continuación con papel de filtro. Un vez secas se introdujeron en jeringas de plástico previamente taponadas con lana de vidrio y se colocaron en el interior de un congelador convencional a -25º C. La congelación supone la rotura de las membranas celulares, lo que posibilita la extracción de un contenido acuoso que denominaremos 'savia' y que incluye tanto líquido intercelular como intracelular. Para la extracción se descongelaron las muestras a temperatura ambiente y se extrajo la savia por presión manual sobre las jeringas. El Potencial osmótico de la savia se analizó mediante un Osmómetro Wescor-5500. La concentración de cloruros se analizó mediante una valoración potenciométrica con plata metálica en un clorurómetro Buchler (Cotlove, 1963). Los análisis de Na^+, Ca^{2+}, K^+ se llevaron a cabo por absorción atómica utilizando un Perkin Elmer-3030, usando una llama de aire-acetileno y ajustando el aparato a máxima sensibilidad. Las muestras fueron diluidas en función de su concentración. Con el objeto de evitar interferencias de fosfatos en el análisis de Ca^{2+}, así como problemas de ionización de Na^+ y K^+, se usó una solución Schinkel (Cs-La) al 10%. Siguiendo la metodología propuesta por Wyn Jones y Gorham (1983) para el cálculo de la contribución osmótica de los distintos iones inorgánicos se empleó la fórmula siguiente:

Osmolaridad = Molalidad ***x*** *Nº partículas* ***x*** *Coeficiente osmótico*

Para una concentración baja como la existente en la savia, puede equipararse la molalidad a la molaridad, que es la variable medida en el laboratorio. El nº de partículas de disociación es de 2 para los cationes monovalentes y de 3 para los divalentes. Los coeficientes osmóticos son de 0,92 para los monovalentes y 0,88 para los divalentes.

Los valores de rendimiento en grano fueron obtenidos mediante la cosecha mecanizada de cada una de las parcelas elementales, expresados en g m^{-2}.

La Tabla 5-1 resume las características de los muestreos llevados a cabo en cada uno de los ensayos, el número de tratamientos salinos y el número de repeticiones para cada parcela elemental.

Característica	TLA93	TLA94	GOT94
Nº cultivares	6	18	18
Nº tratamientos	10	3 (0, 4, 8)	3 (C, M, S)
Nº muestreos	3	1	2
Hojas muestreadas	M1: h6		M1: h6 y h6-1
	M2; hb y hb-2	M2: hb-1	M2: hb-1
Nº repeticiones	5	3	3
Iones analizados	$C1^-$, Na^+, K^+, Ca^{2+}	PO, $C1^-$, Na^+, K^+,Ca^{2+}	PO, $C1^-$, Na^+, K^+,Ca^{2+}

Tabla 5-1. Características de los muestreos de hoja.
nota: h6: hoja 6ª completamente expandida (hoja joven)
h6-1: hoja 5ª (hoja vieja)
hb: hoja bandera completamente expandida (joven)
hb-1: primera hoja debajo de la bandera (vieja)
hb-2: segunda hoja debajo de la bandera (vieja)
hb+15: hoja bandera 15 días después del espigado

5.2.3. Tratamiento estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988). Para el cálculo de las correlaciones se utilizó el procedimiento CORR.

5.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.3.1. Relaciones "concentración iónica foliar-salinidad del suelo"

Concentración de Cl^-

La Figura 5-1 (a) indica que, al aumentar la salinidad del suelo, la concentración de Cl^- en la savia (mmol L^{-1} savia) aumenta en todos los muestreos y en todas las hojas. Los resultados sugieren que la exclusión de Cl^- en tejidos jóvenes aumenta con la edad de la planta, ya que la hoja bandera (hb) es capaz de excluir mejor el Cl^- que la 6ª hoja (h6). Mientras que en la hoja bandera el Cl^- no aumenta de forma apreciable en los siete primeros tratamientos, hasta un nivel de CEa=1,6 dS m^{-1}, en la h6 lo hace de una manera prácticamente lineal (R^2 =0,95, P-<0,001) y a una tasa muy superior, desde el tratamiento control hasta el más salino. Se produce también un importante aumento de $C1^-$ en hojas viejas (hb-2 y hb15) en el segundo y tercer muestreo respectivamente, lo que puede ser debido a (1) la retranslocación de Cl^- desde tejidos más jóvenes a tejidos más viejos, (2) la incapacidad de los tejidos viejos para excluir el Cl^-, y (3) el mayor tiempo acumulado de exposición al riego salino, con lo que aumenta el tiempo de oportunidad de absorción directa a través de las hojas. Greenway (1965) encontró una relación negativa entre transpiración y concentración de Cl^- en el xilema radicular, lo que podría ser la explicación de los menores valores obtenidos en hb, ya que esta hoja se desarrolla en un período de mayor transpiración, en relación al período en el que crecen las hojas más jóvenes, tomadas en el muestreo 1. La variabilidad entre los 6 cultivares es distinta según la hoja muestreada, ya que los valores medios de los coeficientes de variación (media de los 10 tratamientos) son de 18, 12 y 18% para h6, hb-2 y hb15 respectivamente, siendo sin embargo de 46% para hb (variando entre 26 y 63%), indicando que en esta última hoja, a pesar de tener unos menores incrementos con la salinidad, la variabilidad entre cultivares es mayor.

Concentración de Na^+

El patrón de acumulación del Na^+ (Figura 5-1(b)) es similar al del Cl^-, con valores bajos en hb, altos en hb15 e intermedios en h6 y hb-2. Se produce un aumento prácticamente lineal (R^2 >0,9; P<0,01) de las concentraciones en hoja al aumentar la salinidad del suelo en todos los tejidos analizados. Sin embargo al igual que en el caso del Cl^-, el incremento es mucho mayor en los tejidos más viejos como hb-2 y, de forma más acusada, hb15. Los valores más altos de Cl^- que de Na^+ reflejan probablemente las concentraciones más altas de Cl^- en el agua de riego y en la solución del suelo (relación Cl^-/Na^+ ~1,8-2,1).

Los valores de la relación Cl^-/Na^+ en hoja en los tratamientos más salinos oscilaron alrededor de 2.5, indicando una peor exclusión de Cl^- en relación al Na^+, que puede ser debida a fenómenos de exclusión radicular, exclusión en diferentes partes de la planta y también a menor absorción foliar, tal como se encontró en el

Capítulo 3. La variabilidad en la concentración de Na^+ entre los distintos cultivares es mayor que la del Cl^- en, prácticamente, todos los muestreos a excepción de la hb que es ligeramente inferior. Los valores medios de los CV son 28, 42, 20 y 42% en h6, hb, hb-2 y hb15 respectivamente.

Concentración de Ca^{2+}

La Figura 5-2 (a) muestra el patrón de acumulación del Ca^{2+}, que es diferente de los obtenidos para Cl^- y Na^+, ya que las diferencias entre hb y hb-2 son pequeñas, y sólo estadísticamente diferentes en los tratamientos más salinos. El diferente comportamiento del Ca^{2+} puede ser atribuido a su menor movilidad dentro de la planta (Marschner, 1986), y a su menor toxicidad, por lo que no necesita ser excluido de los tejidos jóvenes en la misma proporción que el Cl^- y el Na^+. Los valores de Ca^{2+} en hb15 son de nuevo los más altos, debido posiblemente al mayor tiempo de exposición a los riegos salinos, así como al menor contenido hídrico de la hb15 en los tratamientos más salinos. Fricke *et al*. (1994) encontraron que en cebada se producía un aumento de la concentración de Ca^{2+} al aumentar la edad de la hoja, lo que puede también contribuir a explicar esos valores más altos, ya existentes en condiciones control. La variabilidad (expresada por el CV medio) en los 6 cultivares, es baja en los dos primeros muestreos (14, 28 y 13% en h6, hb y hb-2 respectivamente), siendo mayor en la hoja más vieja (CV=42%). Suhaida *et al.* (1992) y Curtin *et al*. (1993) en cebada señalan que la falta de Ca^{2+} es la principal causa de la disminución del rendimiento en condiciones salinas moderadas. Los niveles de Ca^{2+} en la solución del suelo en los ensayos es muy elevado por la necesidad de preservar las características físicas de los suelos donde se llevan a cabo. La falta de Ca^{2+}, a la vista de estos resultados, no es la causa de la disminución del crecimiento observado en este ensayo.

Concentración de K^+

Las concentraciones de K^+ tienden en general a aumentar ligeramente o a mantenerse casi constantes al aumentar la salinidad del suelo (Figura 5-2(b)). Este comportamiento difiere del encontrado por bastantes autores en muchos cultivos, según los cuales la salinidad hace disminuir la concentración de K^+ en la planta. En la hoja h6 no hay un efecto significativo de la salinidad sobre las concentraciones de K^+. Si bien en las hojas hb y hb-2 hay un aumento de la concentración al aumentar la salinidad, aunque significativos (P^{-1}/dSm^{-1} respectivamente), lo que es posiblemente debido a las diferencias entre cultivares. Sin embargo en el caso de hb15 el aumento es mayor (52 $mmolL^{-1}/dSm^{-1}$) y altamente significativo (P^{2+} en el medio dificultan el efecto de sustitución del ion Na^+ por el K^+ mostrado en otros ensayos con niveles inferiores de Ca^{2+} en la solución del suelo. En el muestreo 2, las concentraciones de K^+ son más altas en hb que en hb-2, lo cual está de acuerdo con el modelo de Wolf *et al*., (1991), que encontraron un gradiente positivo de K^+ desde los tejidos más viejos (cerca del suelo) hacia los tejidos más jóvenes. Según estos autores este gradiente es controlado por el tallo, a través de los tejidos xilemáticos y floemáticos, redistribuyendo los contenidos de los distintos iones en las hojas. Este modelo no ayuda sin embargo a explicar el incremento significativo (P^+ que se observó en hb15 al aumentar la salinidad. La variabilidad entre los distintos cultivares es baja en el primer y segundo muestreo (CV=18, 13 y 11% en h6, hb y hb-2 respectivamente) y más elevada en la hb15 (33%).

Relación Na/K

La Figura 5-3 sugiere que las plantas son capaces de discriminar de forma muy importante a favor del K^+ y en contra del Na^+, ya que en la TLA la relación Na^+/K^+ en la solución del suelo es del orden de 50-60 (ver Tabla 2-8, Capítulo 2) en los tratamientos más salinos, mientras que en los tejidos analizados dicha relación es en todos los casos inferior a 1,5. En los dos primeros muestreos (Figura 5-3(a)) hay un aumento significativo (P^+/K^+ en las hojas con la salinidad, no siendo significativo (P>0,05) en el tercer muestreo (Figura 5-3(b)). En el primer muestreo (h6), la relación Na^+/K^+ aumenta de forma lineal con la salinidad, y a una tasa superior a la del segundo muestreo. En el muestreo 2, se observa una mayor discriminación (valores menores de Na^+/K^+) en la hb que en la hb-2, resultado de la distribución de Na^+ y K^+ en ambos tejidos. La variabilidad media de los 10 tratamientos es mayor en el muestreo 3 (51%), que en el muestreo 1 (32%). Sin embargo, en el muestreo 1 la variabilidad aumenta con la salinidad, mientras que esta disminuye en el muestreo 3. Esto puede ser debido, en parte, a que la senescencia de los tejidos en el último muestreo iguala los contenidos iónicos de los distintos cultivares. Los aumentos de la relación Na^+/K^+ en los tejidos h6 y hb-2 son debidos más a un incremento de Na^+ que a una disminución del K^+, lo que coincide con los resultados obtenidos por Curtin *et al*. (1993) también en cebada, con un mejor balance Na/K en condiciones salinas cuando existe suficiente Ca^{2+} en el medio.

5.3.2. Relación entre los iones

La Tabla 5-2 muestra los valores medios de las concentraciones iónicas de los 18 cultivares de cebada en los distintos tratamientos salinos, en los dos muestreos y para los dos ensayos llevados a cabo en 1994, TLA94 y GOT94.

Mues.	Ensayo	Hoja	Trat.	Pot. Osmot.	$C1^-$	Na^+
				mosm Kg^{-1}	mmol L^{-1}	
1	GOT94	h6	C	-	153±31 (20)	41±15(37)
			M	-	168±21 (13)	85±25 (29)
			S	-	197±19 (10)	105±26 (24)
		h6-1	C	-	188±26 (14)	65±15 (23)
			M	-	217±18 (9)	112±24 (21)
			S	-	252±21 (8)	129±22 (17)
2	GOT94	hb-1	C	745±121 (16)	232±35 (15)	71 ±21 (30)
			M	807±111 (14)	247±46 (18)	89±23 (25)
			S	945±176 (19)	301±80 (26)	109±27 (25)
2	TLA94	hb-1	C (T0)	692±104 (15)	206±22 (11)	67±17 (25)
			M (T4)	779±122 (16)	216±33 (15)	82±18 (22)
			S (T8)	1068±260 (24)	386±99 (26)	110±31 (28)

Mues	Ensayo	Hoja	Trat.	Ca^{2+}	K^+	Na/K
				mmol L^{-1}		
1	GOT94	h6	C	14,3±4,5 (32)	199±25 (13)	0,21±0,08 (38)
			M	20,5±63 (31)	181±22 (12)	0,48±0,17 (35)
			S	23,0±4,3 (19)	180±22 (12)	0,59±0,16 (27)
		h6-1	C	22,3±8,2 (37)	180±34 (19)	0,38±0,11 (29)
			M	31,7±8,6 (27)	149±30 (20)	0,79±0,22 (28)
			S	41,2±8,4 (20)	148±24 (16)	0,90±0,22 (24)
2	GOT94	hb-1	C	35,6±7,2 (23)	227±46 (20)	0,33±0,15 (45)
			M	43,0±10,4 (24)	215±37 (17)	0,43±0,15 (35)
			S	52,7±17,4 (33)	232±66 (28)	0,51±0,19 (40)
2	TLA94	hb-1	C (T0)	45,6±14,1 (31)	184±30 (16)	0,38±0,12 (32)
			M (T4)	58,7±14,5 (25)	189±42 (22)	0,47±0,19 (40)
			S (T8)	103, 5±33,6 (32)	231±59 (25)	0,52±0,20 (38)

Tabla 5-2. Concentraciones iónicas. Media ±desviación estándar y, entre paréntesis, coeficiente de variación (%) de las concentraciones iónicas foliares en los distintos tratamientos y muestreos realizados sobre 18 cultivares de cebada en los ensayos de 1994.

En el muestreo 1, que se realizó sólo en el ensayo GOT94, se observa un aumento importante de las concentraciones de los distintos iones con la salinidad, a excepción del K^+, que presenta un ligero descenso. Se

encuentra una diferencia entre los tejidos jóvenes (h6) y los tejidos más maduros (h6-1) que poseen niveles más altos de Cl-, Na+ y Ca2+ en todos los tratamientos. El mayor aumento en h6-1 es atribuible a una mayor acumulación debida a estar más tiempo transpirando y, por lo tanto, recibiendo iones a través del xilema y/o retranslocación desde los tejidos más jóvenes. Sin embargo, las diferencias debidas a la edad de los tejidos son muy similares en los tres tratamientos, siendo los incrementos de 23, 29 y 28% para los tratamientos control, intermedio y salino respectivamente en el caso del Cl-. Para el Na+ los incrementos son de 59, 32 y 23%. Esto significa que, curiosamente, la acumulación en tejidos más adultos no se acentúa al aumentar la salinidad, lo que puede ser debido, al menos en parte, a la menor transpiración en condiciones salinas. En el caso del Ca2+, se incrementa la diferencia entre h6-1 y h6 en el tratamiento más salino, tal como indican los aumentos del 56, 55 y 79% en los tratamientos C, M y S respectivamente. El K+ se comporta de un modo diferente, ya que no se observa una disminución significativa al aumentar la salinidad del suelo en ninguna de las hojas muestreadas, aunque la diferencia parece ser mayor en h6-1 que en h6. Debido a esto, las diferencias de K+ debidas a la edad de la hoja son más evidentes en los tratamientos salinos (M y S), produciéndose una disminución en h6-1 con respecto a h6, del orden del 18%, frente a una disminución del 10% en condiciones control no salinas. Esta menor concentración de K+ en h6-1 respecto a h6, parece indicar una mayor traslocación en condiciones salinas que en condiciones sin salinidad. La relación Na/K aumenta con la salinidad en todos lo ensayos y en los distintos tejidos debido fundamentalmente al fuerte incremento de Na+.

Tomando el coeficiente de variación (CV) como parámetro de variabilidad entre los distintos cultivares, se concluye que esta disminuye al aumentar la salinidad en todos los iones y hojas muestreados en el primer muestreo, lo que indica que las diferencias entre los cultivares son mucho menores al aumentar la salinidad. Cuantitativamente, la variabilidad es menor en el caso del Cl- y el K+, siendo mayor para el Ca2+ y el Na+.

Para el muestreo 2, se tomaron muestras en los dos ensayos, pero sólo en la hoja anterior a la hoja bandera (hb-1), analizándose, además de los iones, el potencial osmótico de la savia. Los resultados de la Tabla 5-2 indican que en ambos ensayos se produce un aumento importante del potencial osmótico con la salinidad, especialmente en TLA94. Asimismo, se observa un incremento generalizado de la concentración iónica foliar con la salinidad, excepto para el K+ para el cual no se produce una variación significativa con la salinidad. Hay que señalar que los datos de concentraciones iónicas en savia integran tanto el efecto de acumulación iónica como de pérdida de agua debida al efecto osmótico, ya que las hojas se analizaron con el contenido hídrico que tenían en campo. La variabilidad (expresada por el CV) entre los 18 cultivares analizados no muestra una disminución al aumentar la salinidad del suelo, mostrando incluso un cierto incremento en algunos de los los iones y en los dos ensayos.

La variabilidad encontrada dentro de las parcelas, expresada por la media de los 108 coeficientes de variación (2 ensayos x 3 tratamientos x 18 cultivares), obtenidos a partir de las tres repeticiones de cada parcela es de 5, 7, 12, 11 y 8% para el potencial osmótico, Cl-, Na+, Ca2+ y K+, respectivamente. Estos valores incluyen la variabilidad dentro de la parcela así como la debida a los métodos de análisis. Estos valores son inferiores a la variabilidad encontrada entre cultivares, lo que significa que existen diferencias entre cultivares según sus concentraciones iónicas foliares. Sin embargo, el hecho de haber muestreado hojas de varias plantas en cada una de las repeticiones hace que no sea posible determinar la variabilidad entre plantas, lo que sería de utilidad si se deseara seleccionar utilizando el contenido de iones en una única planta.

La Tabla 5-3 presenta las correlaciones lineales entre las concentraciones de los distintos iones en hoja medidos en los 18 cultivares de cebada. En condiciones salinas, a excepción del tratamiento intermedio (M) del ensayo de Goteo y en el muestreo 1, no se encuentra una correlación significativa entre las concentraciones de Cl- y Na+, lo que indica que a pesar de tener una acumulación bastante similar al aumentar la salinidad, tal como se ha visto anteriormente a partir del experimento TLA93, los cultivares que tienen bajos valores de Na+ en condiciones salinas no tienen necesariamente los menores valores de Cl-. Esta falta de correlación no parece que sea debido a la falta de variabilidad entre los cultivares, que es del orden del 20% para el Cl- y del 25% para el Na+ en los tratamientos salinos. Este hecho podría dificultar la mejora genética, ya que en el caso de tener ambos caracteres relación con la tolerancia, sería necesario seleccionarlos independientemente.

Ensayo	Mues.	Hoja	Trat.	$Na^+/C1^-$	Na^+/K^+	$C1-/Ca^{2+}$	Na^+/Ca^{2+}	Ca^{2+}/K^+
GOT94	1	h6	C	0,67**	-0,06	-0,30	0,07	0,00
				0,65**	-0,16	0,29	0,30	0,15
				0,39	-0,01	0,29	0,41	0,13
				0,20	-0,27	-0,16	-0,09	-0,15
				0,23	-0,02	0,11	0,18	-0,22
				0,31	-0,11	0,68**	0,27	0,38
				0,53**	-0,20	0,17	0,52*	-0,07
				0,23	-0,10	0,54*	0,14	0,43
				-0,00	-0,27	0,71**	0,22	0,57*
				0,23	-0,08	0,26	0,37	0,26
				-0,07	-0,70**	0,49*	0,19	0,20
				0,32	-0,30	0,67**	0,37	0,55*

Tabla 5-3. Concentraciones iónicas. Correlaciones lineales (r) entre los distintos iones para los 18 cultivares de cebada en los dos ensayos realizados en 1994 y en los tres tratamientos. (Significación- *: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P<0,05).

A pesar de que todas las correlaciones establecidas entre el Na+ y el K+ son negativas (Tabla 5-3), las mismas no son, con una excepción, estadísticamente significativas, por lo que, no puede deducirse una relación causal entre los concentraciones en hoja de Na^+ y K^+, a pesar de que para muchos autores se produce una competencia entre ambos iones en condiciones salinas.

Tampoco se observa una correlación entre Na^+ y Ca^{2+}, aunque supuestamente debería ser negativa, lo que puede ser debido a que los niveles de Ca^{2+} en la solución del suelo están muy por encima de los valores que indica la bibliografía (unos 10 meq L^{-1}) para atenuar los efectos tóxicos del Na^+. Sin embargo, en los tejidos maduros (hb-1, muestreo 2) existe una correlación positiva y significativa entre las concentraciones de Cl^- y Ca^{2+}, siendo esta correlación moderada en condiciones de salinidad intermedia (r=0,54 y r=0,49 en GOT y TLA, respectivamente) y más alta (r=0,71 y r=0,67) en condiciones salinas elevadas. El hecho de que esta correlación se de en ambos sistemas indica que no está influenciada por la absorción foliar a través de la cutícula, indicando alguna relación en la acumulación de estos dos iones. Es posible que las elevadas concentraciones de Ca^{2+} sean necesarios para compensar eléctricamente los altos niveles de Cl- existentes en las hojas.

Existe una débil correlación (r=0,57 y r=0,55 en GOT y TLA respectivamente), aunque significativa (P^{2+} y K^+ en la hb-1 del tratamiento de salinidad más elevada (S). Esto puede indicar que los cultivares que absorben más Ca^{2+} son capaces de mantener mayores niveles de K^+.

En la Tabla 5-4 se observa que, para todos los iones analizados en el muestreo 1 del ensayo GOT94, existe una correlación significativa entre la concentración de un determinado ion en la última hoja completamente expandida (h6) y en la hoja inmediatamente anterior a esta (h6-1). Esto tiene una implicación práctica, ya que ambas hojas podrían muestrearse simultáneamente para encontrar diferencias entre cultivares en el caso de que exista correlación entre concentraciones de iones en fases tempranas y tolerancia a la salinidad.

Trat.	$C1^-$	Na^+	Ca^{2+}	K^+	Na^+/K^+
C	0,88**	0,79**	0,89**	0,83**	0,87**
M	0,82**	0,76**	0,92**	0,87**	0,80**
S	0,76**	0,84**	0,76**	0,78**	0,74**

)**Tabla 5-4**. Concentraciones iónicas. Correlaciones lineales (r) entre los contenidos iónicos de tejidos jóvenes (última hoja completamente expandida, h6) y los de los tejidos viejos (h6-1) en el primer muestreo del ensayo GOT94. (Significación- *: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

De la Tabla 5-5 se deduce una interacción entre la fecha de muestreo y los cultivares para los contenidos iónicos de Cl^-, K^+, así como para la relación Na^+/K^+, ya que para esas variables no existe correlación entre las concentraciones medidas en el primer y en el segundo muestreo. Sólo en el caso del Na^+ y Ca^{2+} hay una débil correlación (r~0,50; P^+ y Ca^{2+} en h6-1, también son bajas en hb-1, no sucediendo lo mismo para el Cl^- y K^+. La implicación practica de este resultado es que el ordenamiento de los cultivares por su concentración iónica en fases iniciales del desarrollo no es el mismo que en el espigado, lo que de nuevo tiene interés si dichos valores se encuentran asociados a la tolerancia a la salinidad en la cebada.

Trat.	$C1^-$	Na^+	Ca^{2+}	K^+	Na^+/K^+
C	0,51*	0,54*	0,19	0,00	0,42
M	0,24	0,50*	0,48*	0,05	0,38
S	0,22	0,50*	0,55*	0,07	0,37

Tabla 5-5. Concentraciones iónicas. Correlaciones lineales (r) entre las concentraciones iónicas foliares en los dos muestreos realizados en el ensayo GOT94. (Primer muestreo hojas h6-1, segundo hb-1). (Significación- *: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

5.3.3. Contribución osmótica de los iones inorgánicos

La «savia» extraída está constituida por una mezcla de líquidos procedentes de los distintos tejidos de la hoja (epidermis, mesófilo y tejidos vasculares fundamentalmente), así como un mezcla de los distintos volúmenes vacuolares, simplásticos y apoplásticos. Por ello su significado fisiológico resulta difícil de interpretar, a pesar de lo cual es razonable pensar que un alto porcentaje del líquido extraído es vacuolar ya que, en tejidos maduros, este supone alrededor del 90% del volumen de agua libre total de las plantas (Flowers y Yeo, 1986).

La Tabla 5-6 presenta la contribución osmótica teórica de los iones inorgánicos al potencial osmótico total de la savia (PO) extraída de la hb-1.

Ensayo	Trat.	%
GOT94	C	87,2±12,7
	M	84,2±11,1
	S	81,8±11,8
TLA94	C	84,9±13,0
	M	85,4±12,8
	S	85,8±14,0

Tabla 5-6. Potencial osmótico. Media y desviación estándar de la contribución osmótica de los iones inorgánicos al potencial osmótico medido en la savia con el osmómetro sobre la hoja hb-1, en los dos ensayos realizados y en los tres tratamientos para 18 cultivares de cebada.

Dicha contribución es muy alta (entre un 82 y 87%) en los dos ensayos, y de un valor muy similar en ambos, así como en los distintos tratamientos, considerando además que otros iones como el NO_3 - y el PO_4H^{2-} no fueron analizados. En el promedio de los 18 cultivares no se observa una tendencia a incrementar la contribución de los iones inorgánicos conforme aumenta la salinidad, lo que parece indicar que la importancia de los iones inorgánicos en el PO es siempre del mismo orden. Estos resultados parecen dejar un reducido margen a los solutos orgánicos en el papel de la osmoregulación en condiciones salinas, tal como encontraron Weimberg (1986, 1987) en trigo y agropiro, Cachorro *et al*. (1994) en judía, Mahmood y Quarrie (1993) en trigo y Cerda *et al*. (1995) en maíz, que atribuyen a los iones inorgánicos un papel predominante en el ajuste osmótico en condiciones salinas. Sin embargo si se observa la Figura 5-4 (a), en la que se representa la contribución osmótica de los distintos cultivares por separado, parece existir una correlación lineal positiva (P<0,01) entre dicho valor en condiciones sin salinidad (control) y en condiciones de salinidad elevada (S) tanto en la TLA como en el ensayo de Goteo. Algunos cultivares como Reinette en la TLA y Pen en el Goteo presentan una cierta desviación del comportamiento general, indicando una mayor contribución osmótica de los iones en condiciones salinas. Resulta razonable pensar que los cultivares que presentan una menor contribución de los iones tienen una concentración mayor de solutos orgánicos, siendo éste un carácter de tipo constitutivo ya que puede observarse incluso en condiciones sin salinidad. Este carácter parece tener un control genético importante ya que, tal como se observa en la Figura 5-4(b) dichos valores son consistentes en los dos ensayos efectuados, existiendo una correlación lineal significativa tanto en condiciones control (r=0,65; P<0,01).

En condiciones salinas las plantas deben disminuir su potencial hídrico para poder extraer agua del suelo. Esto puede realizarse mediante una cierta deshidratación celular (sólo posible dentro de ciertos límites) o mediante un ajuste osmótico o acumulación neta de solutos que disminuye el potencial osmótico celular. El ajuste osmótico puede efectuarse a través de la acumulación pasiva de iones inorgánicos (que implica un riesgo de toxicidad y aceleración de la senescencia) o mediante la síntesis de solutos orgánicos (que implica un mayor coste energético). Trabajos de Alarcón *et al*. (1994) en tomate y de Huang y Redmann (1995a) en cebada, en condiciones de cultivo hidropónico y en tratamientos salinos de muy corta duración (15-20 días) si bien no encontraron relación con la tolerancia de cada genotipo, sí que vieron que los genotipos supuestamente más tolerantes por experimentos previos, tendían a ajustarse osmóticamente de forma preferente utilizando solutos orgánicos, excluyendo Na^+ y Cl^- del sistema aéreo. Trabajos de Aloy (1995) indican que, en la cebada, la glicinabetaina y la prolina son los compuestos nitrogenados que incrementan más su concentración al aumentar la salinidad, por lo que pueden ser los principales solutos orgánicos osmoreguladores en esta especie.

La variabilidad media (CV) de dicha contribución entre los distintos cultivares es muy similar también en los distintos tratamientos, variando entre un 13,2% para el tratamiento intermedio del ensayo de Goteo y un 16,3% en el tratamiento salino de la TLA. La Tabla 5-7 muestra que la variabilidad en el PO entre los distintos cultivares, resulta mucho mejor explicada por la concentración de Cl^- que por la suma total de cationes. Tampoco existe una correlación significativa (P>0,05) entre el PO de la savia y la concentración de Na^+ en los tratamientos salinos. La correlación entre PO y Cl^- aumenta al aumentar la salinidad del suelo en los dos ensayos, siendo siempre más elevada en el ensayo GOT94 que en TLA94. Estos resultados indican que, en las condiciones en que se llevaron a cabo los ensayos, el Cl^- es el anión predominante en las plantas al aumentar la salinidad.

Ensayo	Trat.	PO/TC	PO/Na^+	PO/$C1^-$
GOT94	C	0,55*	0,53*	0,84**
	M	0,21	0,21	0,86**
	S	0,74**	-0,11	0,95**
TLA94	C	0,52*	0,61**	0,64**
	M	0,46	0,01	0,66**
	S	0,67**	0,21	0,93**

Tabla 5-7. Potencial osmótico. Correlaciones lineales (r) entre el potencial osmótico de la savia (PO) en la hoja hb-1 y distintos componentes del mismo, para los 18 cultivares, en los dos ensayos y en los tres tratamientos. (TC- total cationes, Na^+y $C1^-$). (Significación- *: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

5.3.4. Relación entre iones y tolerancia a salinidad

La existencia de una relación consistente entre tolerancia y concentración iónica foliar sería de gran interés para los mejoradores, ya que permitiría discriminar la tolerancia a través de una medida de laboratorio rápida y sencilla. Idealmente, dicha discriminación sería deseable que se estableciera en fases muy tempranas del cultivo, al objeto de acelerar y simplificar el cribado del material. Las correlaciones lineales establecidas entre el rendimiento final en grano de 18 cultivares de cebada y las correspondientes concentraciones iónicas (Cl^-, Na^+, Ca^{2+}, K^+, y Na^+/K^+) foliares se presentan en la Tabla 5-8 para la fase temprana (ensayo GOT94, hojas h6 y h6-1), y en la Tabla 5-9 para la fase de espigado (ensayos GOT94 y TLA94, hoja hb-1).

Trat	Tejido	$C1^-$	Na^+	Ca^{2+}	K^+	Na^+/K^+
C	h6	-0,38	-0,06	0,10	-0,31	0,04
	h6-1	-0,29	0,12	0,04	-0,32	0,23
M	h6	-0,22	-0,04	-0,35	-0,10	-0,04
	h6-1	-0,20	-0,37	-0,43	-0,03	-0,29
S	h6	-0,22	0,15	0,23	0,08	0,11
	h6-1	-0,11	0,21	-0,03	0,18	0,08

Tabla 5-8. Correlaciones lineales (r) entre las concentraciones iónicas foliares en fases tempranas (muestreo 1) y el rendimiento final en grano para los 18 cultivares de cebada en los tres tratamientos del ensayo GOT94. (Significación - *: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

Ensayo	Trat.	PO	POI/PO	$C1^-$	Na^+	Ca^{2+}	K^+	Na^+/K^+
GOT94	C	0,11	0,16	-0,15	0,15	0,33	0,12	0,05
	M	**-0,52***	0,06	**-0,73****	-0,31	**-0,59***	-0,16	-0,22
	S	-0,37	0,29	-0,45	-0,12	-0,45	-0,48	0,23
TLA94	C	-0,04	0,14	-0,14	0,13	0,18	-0,03	0,14
	M	-0,16	-0,24	-0,16	0,05	-0,36	-0,34	0,26
	S	-0,35	-0,40	**-0,51****	-0,04	-0,18	-0,33	0,25

Tabla 5-9. Correlaciones lineales (r) entre las concentraciones iónicas foliares en espigado (hb-1) y el rendimiento final en grano para los 18 cultivares de cebada analizados en los dos ensayos y en los tres tratamientos. (Significación- *: P<0,05; **:P<0,01; no símbolo: P>0,05).
POI/PO- Potencial osmótico iones / Potencial osmótico total

De estas Tablas se deduce que no existe una correlación significativa consistente entre ambas variables, tanto si el muestreo de hojas se efectúa en fase temprana como si se efectúa en fase de espigado, aunque en esta última fase existen algunas correlaciones significativas entre tolerancia y PO (GOT94-M), Cl^- (GOT94-M y TLA94-S) y Ca^{2+} (GOT94-M). Estos resultados estarían de acuerdo con las conclusiones propuestas por Munns (1993) en el sentido de que las diferencias en acumulación de iones asociadas a tolerancia, excepto en especies muy sensibles, deben establecerse en fases avanzadas. En fases iniciales del cultivo como las que se dan en el inicio del ahijamiento en la cebada (muestreo 1), existe una elevada tasa de multiplicación y de expansión celular, lo que permite acomodar los flujos de iones tóxicos en las vacuolas recién formadas, no suponiendo un problema limitante para las plantas. A pesar de esto, para Suhaida *et al*. (1992) la mayor tolerancia de una cebada silvestre (*Hordeum jubatum* L.) con respecto a la cebada cultivada es debida a una mejor exclusión del Na^+ del sistema aéreo, acumulándolo preferentemente en las raíces, así como unos niveles más favorables de K/Na en el sistema aéreo. Sin embargo dicho experimento se llevó a cabo en cámara de cultivo y solución nutritiva, estableciendo un período de estrés de sólo 21 días, por lo que la forma de definir la tolerancia es muy diferente de la que se utiliza en este trabajo, en la que se somete a los cultivares a un estrés continuado hasta el final de su ciclo, evaluando su tolerancia agronómica.

En la Figura 5-5(a) se representa la relación entre la tolerancia absoluta, o rendimiento en grano obtenido en GOT94-M, y concentración foliar de Cl^-.

Aunque esta relación es significativa (r=0,73; P<0,01), puede observarse que la distribución de los cultivares no es normal, para los caracteres que se presentan, existiendo dos grupos de cultivares que, analizados por separado, no proporcionan correlaciones significativas, lo que indica la fragilidad de dicha correlación lineal. Por otro lado, es interesante resaltar que el cultivar Igri (señalado con una flecha en la Figura 5-5(a)), considerado como tolerante en términos relativos según Royo (1989), aparece como sensible en base a su respuesta a la salinidad en términos absolutos, lo que apunta acerca de la dificultad de establecer conclusiones, ya que las mismas pueden diferir según se hable de tolerancia relativa (tolerancia fisiológica) o tolerancia absoluta (tolerancia agronómica).

En condiciones de salinidad elevada (tratamiento S) las correlaciones entre la concentración de Cl^- y el rendimiento de grano son débiles tanto en el ensayo GOT94 (r=-0,45, P=0,06) como en el ensayo TLA94 (r=0,51; P<0,05) Figura 5-5 (b). Si bien las pendientes de ambas relaciones fueron muy similares, se observa que el comportamiento de algunos cultivares es bastante diferente en los ensayos GOT94 y TLA94. Así, en el ensayo de goteo los cultivares Asni (1) y Merzaga (2), son los que presentan valores más elevados de Cl^- en la hb-1, mientras que estos mismos cultivares (1' y 2') presentan valores intermedios en el ensayo TLA. De la misma manera, el cultivar Cameo (Figura 5-5(b): 3 en GOT94 y 3' en TLA94) presenta grandes diferencias tanto en el rendimiento como en la concentración en Cl^- entre ambos sistemas. Estas diferencias, son debidas, muy posiblemente, a una mayor absorción foliar de Cl^- en el ensayo de TLA en relación al resto de los cultivares.

En la Tabla 5-9 se observa que no existe una correlación significativa entre la concentración de Na^+ en hb-1 durante el espigado y el rendimiento final en grano en condiciones salinas. Esta falta de correlación puede ser debida a los altos niveles de Ca^{2+} utilizados en los ensayos, lo que coincide con resultados de Aloy (1995) en cebada en los que comparó resultados de TLA, con los obtenidos en condiciones de cultivo hidropónico con

unos niveles más bajos de Ca^{2+}. Esto parece indicar en que, en medios salinos donde exista Ca^{2+} en exceso, el ion Cl^- es el principal causante de la toxicidad de los cultivos, lo que coincide con resultados de Greenway (1962) en los que, para 37 cultivares de cebada, encontró una mayor correlación entre daños foliares (necrosis en las hojas) y concentración de Cl^-, que con la concentración de Na^+.

El potencial osmótico se encuentra también correlacionado, aunque de forma débil (r=-0,52; P^- encontrada anteriormente. No se encuentra sin embargo una correlación significativa entre el porcentaje del potencial osmótico debido a los iones, en relación al potencial osmótico total y el rendimiento en grano, si bien en el tratamiento salino de la TLA la correlación negativa esta próxima a la significación (r=-0,40; P=0,10). Esta correlación sugiere que los cultivares que ajustan su potencial osmótico con otros solutos orgánicos son más tolerantes, posibilidad apuntada por Huang y Redmann (1995) comparando una cebada silvestre (*Hordeum jubatum* L.) con una cebada cultivada. El Ca^{2+} presenta una correlación negativa con el rendimiento grano en condiciones salinas, siendo únicamente significativa en el tratamiento salino intermedio del ensayo de Goteo (r=-0,59; P<0,05) y casi significativa en el tratamiento de salinidad alta (r= -0,45; P=0,06). De estos resultados se deduce que en las condiciones en que se realizan los ensayos, no se produce una falta de Ca^{2+}, sino más bien un exceso. La correlación negativa encontrada entre Ca^{2+} y rendimiento también puede ser debida a la correlación positiva existente entre los contenidos de Ca^{2+} y Cl^-.

Ni el contenido en K^+ ni la relación Na^+ /K^+ están correlacionados con la tolerancia en cebada (Tabla 5-9), lo que contrasta con los resultados obtenidos por Weimberg (1987), Johnson (1991), Schachtman *et al*. (1991), y Gorham (1993) en trigo y diversas especies silvestres relacionadas con él. De hecho se han llevando a cabo cruzamientos (Forster *et al*. 1988) para transferir el carácter que controla altos niveles de K^+ desde *Thinopyrum bessarabicum*, halófita silvestre pariente del trigo, a los trigos cultivados. Tal como señala Gorham (1993), parece sin embargo que otros caracteres no relacionados con la acumulación iónica marcan las diferencias en el grado de tolerancia de trigo y cebada, ya que esta última especie tiene mayores contenidos en Na^+ y Na^+/K^+ que el trigo y, sin embargo, es más tolerante. La falta de K^+ se asocia niveles altos de Na^+, lo cual no parece que sea el factor que limite el rendimiento en los ensayos efectuados en la TLA, tal como encontró también Aloy (1995).

En la Tabla 5-10 se presentan las correlaciones lineales entre las concentraciones iónicas en el tratamiento control (C) y el tratamiento de salinidad alta (S) para los 18 cultivares y en los dos muestreos efectuados. En la misma se observa que en fases tempranas (muestreo 1) no existe una correlación significativa (P>0,05) entre las concentraciones iónicas en condiciones control (C) y en condiciones salinas (S), excepto para el Ca^{2+} en h6 y para K^+ en h6-1. En el caso del muestreo 2, el potencial osmótico total y el contenido de potasio parece un carácter de tipo constitutivo, ya que hay una correlación moderada (r~0,6-0,67, P^+ y el Ca^{2+} los resultados son menos claros, ya que si bien las correlaciones son significativas en el ensayo TLA94, no lo son en el ensayo GOT94. Esto puede ser debido al efecto enmascarador de la absorción foliar, al ser imposible separar los iones que se han absorbido a través de las raíces y directamente a través de las hojas mediante el riego por aspersión.

Ensayo	**Mues.**	**Tejido**	**PO**	**C1$^-$**	**Na$^+$**	**Ca^{2+}**	**K$^+$**
GOT94	1	h6	-	0,12	0,39	**0,54***	0,38
	1	h6-1	-	0,05	0,03	0,29	**0,48***
	2	hb-1	**0,79****	**0,56***	0,41	0,44	**0,78****
TLA94	2	hb-1	**0,67****	**0,47***	**0,50***	**0,62****	**0,60****

Tabla 5-10. Correlaciones lineales (r) entre las concentraciones iónicas foliares en el tratamiento control (C) y en el de alta salinidad (S) para los 18 cultivares analizados en los dos ensayos realizados y en los distintos muestreos. (Significación -*: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

Una segunda forma de analizar los resultados obtenidos es normalizando los valores obtenidos en el tratamiento salino (S) respecto a los valores obtenidos en el tratamiento control (C). No se ha normalizado respecto a condiciones de salinidad moderadas, ya que los descensos de rendimiento fueron mucho menores, especialmente en el ensayo GOT94. Las concentraciones iónicas relativas (CIR= valores en S / valores en C) son una indicación de la capacidad de exclusión iónica de cada cultivar, mientras que los rendimientos en grano relativos (RGR= valores en S / valores en C) son una indicación de la tolerancia relativa, que es importante desde el punto de vista de la mejora genética, además de ser el parámetro comúnmente aceptado para definir la tolerancia de los cultivos a la salinidad. Si la tolerancia está relacionada con la exclusión iónica, debería esperarse una

correlación negativa entre RGR y CIR. Los resultados presentados en la Tabla 5-11 indican que no existen correlaciones significativas entre ambas variables, con la excepción de las existentes entre RGR y PO y RGR y CIR-Cl^-.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

Ensayo	Mues.	Hoja	PO	$C1^-$	Na^+	Ca^{2+}	K^+	Na^+/K^+
GOT94	1	h6	-	0,05	0,29	0,30	-0,46	0,38
	1	h6-1	-	-0,03	0,40	0,09	-0,45	0,46
	2	hb-1	**0,55***	**-0,54**	0,09	-0,07	-0,43	0,27
TLA94	2	hb-1	**-0,58***	-0,44	0,43	-0,11	-0,40	0,50*

Tabla 5-11. Correlaciones lineales (r) entre tolerancia relativa, RGR (rend. grano salino/rend. grano control) y las concentraciones iónicas relativas, CIR (valores en S/ valores en C) en los distintos muestreos para los 18 cultivares analizados en los dos ensayos realizados. (Significación-*: P<0,05; **: P<0,01; no símbolo: P>0,05).

Dichas correlaciones significativas, se representan en la Figura 5-6, en la que puede observarse que en el ensayo GOT94 las pendientes son mucho más acusadas que en el ensayo TLA94 debido a un mayor rango de variación en la tolerancia relativa de los distintos cultivares.

Estos resultados contrastan con las numerosas referencias encontradas en la bibliografía que relacionan exclusión iónica con tolerancia a la salinidad. Esto puede ser debido a que generalmente se analizan pocos genotipos, siendo posible que sus diferencias en tolerancia sean debidas a diferencias importantes en exclusión iónica, no siendo si embargo el único mecanismo importante si se considera un número más elevado de genotipos, tal como se ha realizado en este trabajo. Sin embargo recientes trabajos de Cramer *et al.* (1994) trabajando con dos híbridos de maíz indican la ausencia de correlación entre exclusión de Na^+ y tolerancia a la salinidad, lo que indica que la exclusión iónica no es un mecanismo general de tolerancia en glicófítas. Además de esto, los resultados de Fricke *et al.* (1994, 1995) en cebada sometida a salinidad indican una variación en los contenidos de los distintos iones a lo largo del limbo de las hojas (dependiente de la edad), existiendo también diferencias entre células epidérmicas con mayores contenidos de Cl^- y Ca^{2+} que las del mesófilo, no existiendo diferencias en la distribución de K^+ y Na^+. Estos autores encontraron también que las células que rodean los haces vasculares presentaban mayores contenidos en Cl^- que el resto de las células del mesófilo. Los resultados presentados en este Capítulo no permiten conocer si existen diferencias, entre los distintos cultivares, en la compartimentación de los iones entre diversos tejidos, ya que esto requiere técnicas sofisticadas y costosas, que no pueden llevarse a cabo en un número elevado de cultivares. Por todo ello, la ausencia de correlaciones consistentes entre concentraciones iónicas y tolerancia que se concluye en este trabajo no es generalizable, ya que hay bastantes evidencias de lo contrario en la literatura. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que la concentración iónica foliar bruta no puede ser utilizada como único criterio para cribar cultivares de cebada por su tolerancia a la salinidad, ya que las correlaciones encontradas han sido débiles e inconsistentes.

5.4. CONCLUSIONES

1. Las concentraciones foliares de Cl^-, Na^+ y Ca^{2+} aumentan considerablemente al someter las cebadas a condiciones de salinidad. Dicho incremento es mucho más importante en tejidos adultos que en tejidos jóvenes completamente expandidos debido tanto a su mayor tiempo de exposición a la salinidad como a posibles procesos de traslocación dentro de la planta. En este sentido es importante resaltar que la hoja bandera se caracteriza por mantener bajos niveles de Na^+ y Cl^- en condiciones salinas por lo que, en relación a los tejidos jóvenes presentes en fases anteriores, se trata de un tejido especialmente protegido frente a los efectos deletéreos asociados a elevadas concentraciones iónicas foliares.
2. La concentración foliar de K^+ no disminuye de forma consistente con la salinidad por lo que, en contra de resultados previos obtenidos por otros autores, la disminución del crecimiento de la cebada sujeta a condiciones salinas no puede atribuirse fundamentalmente a la deficiencia de este ion. Las estrategias de mejora basadas en una discriminación positiva del ion K^+ frente al Na^+ y postuladas por algunos autores a partir de resultados obtenidos en sistemas hidropónicos son por consiguiente cuestionables y no aplicables a sistemas agrícolas similares a los utilizados en este trabajo.
3. Los patrones de acumulación de Na^+ y Cl^- en las hojas de cebada sujetas a salinidad son bastante similares. A pesar de ello, se ha constatado que los cultivares de cebada analizados difieren en su capacidad para excluir uno u otro ion de las hojas. En condiciones de salinidad caracterizadas por elevadas concentraciones de Ca^{2+} en la solución del suelo, la capacidad de exclusión del ion Na^+ es mayor que la del Cl^-, razón por la cual este último es más tóxico para las plantas de cebada.
4. Las concentraciones iónicas foliares en fases tempranas no se encuentran correlacionadas significativamente

(P>0,05) con el rendimiento final de grano en la cebada. Asimismo, no se han encontrado correlaciones suficientemente consistentes entre las concentraciones iónicas foliares en la hb-1 (hoja anterior a la hoja bandera) durante el espigado y el rendimiento final en grano, ni entre la exclusión de solutos totales o la exclusión del ion Cl^- y la tolerancia relativa a la salinidad. Desgraciadamente estos resultados conducen a la conclusión de que el análisis iónico foliar, extremadamente sencillo y barato con las técnicas actuales de cromatografía iónica, no es una metodología aplicable para el cribado de cultivares de cebada por su tolerancia a la salinidad y no puede utilizarse como criterio de selección en programas de mejora genética.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO 6: EFECTO OSMÓTICO ASOCIADO A LA SALINIDAD. UTILIZACIÓN DE CARACTERES FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LA CEBADA

6.1. INTRODUCCIÓN

La salinidad de la solución del suelo reduce su potencial hídrico, debido a una disminución del componente osmótico. Por ello, uno de los efectos de la salinidad sobre los cultivos es el estrés hídrico fisiológico, que se ha denominado efecto osmótico de la salinidad, en contraposición al efecto iónico. No existe total acuerdo sobre cual de los dos efectos tiene mayor importancia sobre el descenso del crecimiento de las plantas, lo cual es probablemente debido a que depende de las condiciones ambientales y de la especie en consideración. La causa primera por la que el crecimiento de las plantas se reduce al disminuir el potencial hídrico del suelo no está bien establecida, si bien Kriedeman (1986) indicó que la expansión celular es un proceso más sensible que la división celular. Al someter las plantas a condiciones salinas, Termaat *et al.* (1985) encontraron que en una primera fase predominan los efectos osmóticos, similares a los que se producen por un estrés hídrico, lo que fue confirmado por Munns *et al* (1988) en cebada, cuyos resultados indican que las concentraciones de Cl^- y Na^+ en los tejidos de plantas sometidas a salinidad no controlan el crecimiento de las mismas. Este estrés hídrico provocado por la salinidad Munns y Termaat (1986) lo englobaron en lo que ellos llamaron "efecto a corto plazo de la salinidad", debido a su efecto inmediato sobre las plantas. Sin embargo estos mismos autores señalaron, al igual que una reciente revisión crítica del tema efectuada por Munns (1993), que la falta de turgencia no es la causante de la disminución del crecimiento, si bien es imprescindible para que se produzca. Estos autores sugieren la existencia de un compuesto químico producido en las raíces al detectar condiciones salinas o de estrés hídrico, el cual desencadena a su vez la respuesta fisiológica de las plantas en condiciones de estrés. Distintas fitohormonas como las citoquininas y especialmente el ácido abscísico (ABA) (Munns y Sharp, 1993; Thomas y Bohmer, 1993; Talanova y Titov, 1994) han sido propuestas como posibles productos que actúan como señales químicas en dicho proceso. Resultados de Kefu *et al.* (1991) indicaron que la disminución en el potencial hídrico de las raíces, y no de las hojas, causado por la salinidad es el factor que desencadena la producción de ABA en distintas especies. Sin embargo, los resultados existentes acerca del ABA todavía no son suficientemente consistentes, quedando todavía por aclarar en qué parte de la planta se produce y cual es su verdadero papel en condiciones de estrés.

Richardson y McCree (1985) trabajando con sorgo y Shalhevet y Hsiao (1986) con algodón y pimiento indicaron que, para un mismo potencial hídrico del agua en el suelo, se produce un efecto más negativo sobre las plantas cuando es causado por falta de agua (estrés hídrico) que cuando es debido a la salinidad del suelo (estrés salino), atribuyéndolo a un mayor ajuste osmótico en estas últimas condiciones, ya que encontraron que las plantas en condiciones salinas tenían mayor turgencia que las sometidas a estrés hídrico. Este mayor ajuste es debido a la utilización de sales de la solución del suelo, en condiciones salinas, mientras que en condiciones de estrés hídrico las plantas deben sintetizar solutos orgánicos. Shalhevet y Hsiao (1986) indicaron también que al disminuir el potencial mátrico del suelo aumenta la resistencia suelo-raíz al flujo del agua, lo que contribuye al efecto más perjudicial del estrés hídrico frente al salino para una misma disminución del potencial hídrico del suelo. McCree (1986) sugirió que el uso de agua moderadamente salina en condiciones de déficit hídrico, y para un cultivo tolerante a la salinidad como el sorgo, puede ser beneficioso frente al uso de agua de buena calidad, debido al mayor ajuste osmótico. Sin embargo este autor realizó un experimento de corta duración (25 días), por lo que no consideró los efectos negativos de la salinidad a más largo plazo, tales como la toxicidad iónica y los desequilibrios nutricionales que se producen, así como el efecto negativo sobre las propiedades físicas del suelo. Resultados recientes de Nagy y Galiba (1995) indican que en trigo la tolerancia a sequía y a salinidad no están necesariamente correlacionadas.

Sin embargo, a pesar de las diferencias que puedan establecerse entre el estrés hídrico y el estrés salino, no cabe duda de que existen muchos paralelismos en los efectos de ambos fenómenos sobre los cultivos, como son la disminución de la conductancia estomática, del potencial hídrico de la hoja y de la discriminación isotópica de carbono y el aumento de la relación sistema radicular/sistema aéreo, por citar los más importantes y aparentes. Esto hace que ambos estreses, el de la sequía y el salino, hayan sido tratados de forma conjunta en muchos casos, aunque no debe olvidarse la senescencia más acelerada de las hojas en condiciones salinas debido a la acumulación de iones tóxicos.

Rawson *et al.* (1988a) indicaron que no existe una relación entre los niveles de Na^+ y Cl^- en las hojas de plantas de cebada sometidas a concentraciones de hasta 175 $mmolL^{-1}$ de NaCl y el intercambio neto de CO_2, lo que parece indicar que el efecto de la salinidad sobre la fotosíntesis está más asociado a la disminución del potencial hídrico de la solución del suelo (componente osmótico) que a la toxicidad iónica.

El estrés hídrico asociado a la salinidad disminuye las ganancias de carbono producidas por la fotosíntesis a través de dos vías: reduciendo el crecimiento, lo que supone una menor área fotosintéticamente activa, y mediante una reducción de la fotosíntesis por unidad de área foliar. Actualmente no existe acuerdo entre los distintos autores acerca de si esta reducción en la fotosíntesis neta es debida a limitaciones en el intercambio de CO_2 por una menor conductancia estomática, o bien a una disminución de la capacidad fotosintética per-se. Trabajos de Kaiser (1987) sobre distintas especies indicaron que las enzimas responsables de la carboxilación como la RuBCasa y la PEPCasa, así como la ferredoxina y la estructura de los tilacoides son bastante tolerantes a la deshidratación, lo que le llevó a concluir que el cierre estomático es el principal factor que limita la fotosíntesis neta en condiciones de estrés hídrico. Resultados muy similares obtuvieron Sharkey y Seeman (1989) en judía sometida a estrés hídrico. Brugnoli y Lauteri (1991) señalaron también que el cierre de estomas es el principal limitante de la fotosíntesis en judía y algodón en condiciones salinas.

Una tercera vía, mucho menos conocida, por la que disminuye el carbono disponible para el crecimiento, es el aumento de los costes de mantenimiento, con el aumento de la respiración en condiciones de estrés salino, posiblemente asociado al ajuste osmótico, siendo según McCree (1986) de menor importancia en relación a los dos mecanismos citados anteriormente.

Por todo lo dicho anteriormente, la eficiencia en el uso del agua (EUA), definida como la relación entre la biomasa aérea producida y el agua transpirada por un determinado cultivo, parece un carácter de especial interés en condiciones de estrés hídrico. Richards (1992) propone que, en condiciones salinas, tanto un incremento del área foliar como un incremento en la EUA resultarían ventajosos para las plantas, considerando además que gran parte de los suelos salinos se encuentran en zonas áridas, por lo que se produce un estrés hídrico y salino simultáneamente. Sin embargo, la medida en campo de la EUA resulta extremadamente difícil y costosa por la dificultad de llevar a cabo un balance hídrico. Por ello, se han tratado de encontrar medidas fisiológicas relacionadas con dicho carácter que, además, puedan utilizarse como criterio práctico para seleccionar a nivel planta. Mediante medidas de intercambio gaseoso es posible, a nivel de hoja, realizar medidas instantáneas de la EUA, como relación entre las ganancias netas de carbono y las pérdidas de agua por transpiración. Este tipo de medidas, muy extendidas en la bibliografía, presentan muchos inconvenientes para reflejar adecuadamente la EUA a nivel planta, ya que se trata de medidas instantáneas, generalmente durante escasos segundos, por lo que difícilmente pueden correlacionarse con el resultado final a nivel planta y a lo largo de todo el ciclo de la misma. Además, según la edad de la hoja las diferencias pueden ser importantes, lo que hace que sea difícil estandarizar dichas medidas. El intercambio neto de carbono debería medirse al menos durante períodos de un día, para considerar de modo integrado los efectos de la fotosíntesis, fotorespiración y respiración.

En la atmósfera existe una mayor abundancia del isótopo ^{12}C, en relación al isótopo ^{13}C, más pesado. Hace tiempo se observó que las plantas, especialmente de metabolismo fotosintético C_3, presentaban una menor relación $^{13}C/^{12}C$ que la existente en el aire. Esta discriminación se lleva a cabo tanto por la menor difusión del isótopo más pesado a través de los estomas, como por una mayor reacción de la RuBP con el ^{12}C que con el ^{13}C. Farquhar *et al*. (1982) observaron que dicha discriminación es función de la relación entre la concentración de CO_2 intercelular y la del aire que rodea la planta, (Pi/Pa). Estos autores modelizaron para especies C_3 la discriminación mediante la fórmula:

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

siendo Δ la discriminación isotópica con respecto al aire, 4.4 el factor asociado a las diferencias en difusión y 22,6 Pi/Pa el factor asociado a la discriminación de la RuBP.

Farquhar y Richards (1984) fueron los primeros en proponer la discriminación isotópica de carbono (Δ) en trigo como un carácter correlacionado con la EUA, debido a su relación lineal con Pi/Pa. De forma simplificada, y según el modelo propuesto por estos autores, cuando el cociente Pi/Pa aumenta (estomas abiertos, mayor conductancia estomática) Δ aumenta, disminuyendo la EUA a nivel de hoja, mientras que si la relación Pi/Pa disminuye (cierre estomático, menor conductancia) Δ disminuye y la EUA a nivel de hoja aumenta. Todo esto suponiendo que la capacidad de carboxilación no se vea afectada. Estos mismos autores, sometiendo distintos genotipos de trigo a varios niveles de estrés hídrico en contenedores, demostraron la correlación negativa entre EUA y Δ a nivel de hoja. Posteriormente Knight *et al.* (1994) encontraron también correlación negativa entre EUA y Δ en seis cultivos diferentes en condiciones de campo.

Se ha encontrado variabilidad genética de Δ en numerosos cultivos de importancia como agropiro (Read *et al.* , 1991a), alfalfa (Johnson y Tieszen, 1994), cebada y arroz (Austin *et al.* ,1990), trigo (Farquhar y Richards, 1984; Condon *et al.* , 1987; Read *et al.* , 1991b), triticale (Condon *et al.*, 1987) y lenteja (Jonhson *et al.* , 1995), lo que abre posibilidades de su utilización como parámetro de cribado de plantas por su mayor EUA, teóricamente de especial interés en condiciones de estrés hídrico o estrés salino (Richards, 1992). El interés de Δ, radica en que es un parámetro que integra el comportamiento estomático durante un largo período de vida de la planta, lo que es muy útil en el caso de un estrés continuo como el salino. Sin embargo no existe todavía consenso acerca del interés agronómico de una elevada EUA, ya que parece ser un carácter asociado a bajo

rendimiento. En condiciones sin estrés hídrico Read *et al.* (1991a) en agropiro, y Febrero *et al.* (1994) en cebada, encontraron correlación positiva entre rendimiento y Δ, indicando que en dicha situación son más productivos los genotipos «menos» eficientes con el agua. Sin embargo Austin *et al.* (1990) y Craufurd *et al.* (1991) en cebada, encontraron correlación positiva entre Δ y el rendimiento de grano en condiciones de estrés hídrico y correlación negativa en condiciones de regadío. Otros autores, como Ngugi *et al.* (1994) en judía de vaca (*Vigna unguiculata* L. Walp), no encontraron correlación en ninguna situación, mientras que Romagosa y Araus (1991) en cebada y Sayre *et al* (1995) en trigo, encontraron una moderada correlación positiva entre Δ y rendimiento de grano en distintos ambientes que diferían en condiciones hídricas. Estas diferencias en los resultados pueden ser debidas tanto a la especie con la que se trate, el nivel de estrés al que se somete el cultivo, el momento en que se aplica en cada caso, así como la parte de la planta en la que se analiza Δ. Esto hace que resulte muy difícil una comparación de los resultados sin conocer de forma precisa las condiciones experimentales de cada uno de los ensayos.

En condiciones salinas, distintos autores han descrito una disminución de Δ: Brugnoli y Lauteri (1991) en judía y algodón, Johnson (1991) en agropiro, y Lin *et al.* (1992) en *Rhizophora mangle* L. Meinzer *et al.* (1994) describieron un aumento de Δ con la salinidad en caña de azúcar, indicando también una correlación positiva entre tolerancia a la salinidad y Δ. Sandquist y Ehleringer (1995) encontraron también en plantas del género *Atriplex* un aumento de Δ con la salinidad del suelo. Sin embargo estos dos resultados son sobre plantas de metabolismo C_4, en los que los resultados son más difíciles de interpretar, y no comparables a los obtenidos sobre plantas de metabolismo C_3 puro, por depender del balance entre los metabolismos C_3/C_4.

Recientemente Handley *et al.* (1994) sugirieron que los genes que controlan Δ, en cebada, se encuentran en el cromosoma 4, curiosamente el mismo en el que otros autores han encontrado importantes caracteres de adaptación a sequía. La confirmación de este hecho abriría las puertas a un rápido avance en la selección de Δ a través de marcadores genéticos.

Walker y Lance (1991) encontraron que, en cebada en condiciones de campo, se produce una acumulación pasiva de silicio a través del xilema, por lo que su concentración en los tejidos podría ser un indicador de la EUA. En dichas condiciones encontraron una correlación positiva entre el contenido de Si y Δ. En la misma línea, pero en trigo, Masle *et al.* (1992) propusieron el contenido de cenizas en hoja como un carácter relacionado con la EUA en trigo, ya que se encontró correlacionado positivamente con Δ. Febrero *et al.* (1994) en un conjunto de cultivares de cebada en condiciones de estrés hídrico, encontraron que había una débil correlación negativa entre el contenido de cenizas en el grano y Δ, no existiendo dicha correlación en condiciones sin estrés. Estos autores encontraron que utilizando el contenido de cenizas y Δ en grano de forma conjunta, se explicaba casi un 60% de la variabilidad en el rendimiento de grano de cebada en condiciones con y sin estrés hídrico. Si bien la relación entre el contenido de cenizas y la EUA no tiene una adecuada base fisiológica, a diferencia de lo que sucede con Δ, las correlaciones encontradas son del mismo orden de magnitud, lo que hace que dicho carácter requiera más investigación para aclarar los posibles motivos de dicha correlación, ya que podría tener su interés debido a su fácil determinación.

Prácticamente todos los trabajos realizados sobre la discriminación isotópica están relacionados con la sequía, orientados a su utilización como carácter de cribado en esas condiciones de estrés. Sin embargo, existe muy poca información acerca del efecto de la salinidad sobre Δ y la relación entre Δ y el rendimiento en condiciones salinas para un número suficientemente elevado de cultivares de cebada, por lo que resultaría relevante su conocimiento. Esta información nos indicará si, tal como indicó Richards (1992), un aumento de la EUA es importante para la producción en los suelos salinos o si, por el contrario, supone un menor rendimiento de grano, de acuerdo con los resultados obtenidos por la mayor parte de los autores en condiciones de estrés hídrico.

Por todo ello, en este trabajo se planteó evaluar, sobre una serie de cultivares de cebada sometidos a un gradiente de salinidad del suelo en condiciones de campo, el efecto de la salinidad sobre la discriminación isotópica de carbono, el contenido de cenizas en el grano y otros parámetros que pueden estar relacionados con la EUA de la cebada, así como su posible relación con la tolerancia a la salinidad de dichos cultivares. Los objetivos propuestos fueron los siguientes:

- Evaluar el efecto de distintos niveles salinos del suelo sobre varios caracteres fisiológicos que pueden estar relacionados con la eficiencia en el uso del agua, tales como la discriminación isotópica de carbono, la conductancia estomática, la temperatura de cubierta y el contenido de cenizas en el grano.
- Estudiar la variabilidad de los caracteres antes mencionados en distintos cultivares de cebada con respuesta diferencial a la salinidad.
- Estudiar la correlación de estos caracteres con el rendimiento de grano tanto en condiciones control como en condiciones salinas, así como la posible correlación entre dichos caracteres y la tolerancia relativa a la salinidad en la cebada.

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Dispositivo experimental

Para la consecución de los objetivos establecidos en este capítulo se utilizó información procedente de los tres ensayos realizados, TLA93, TLA94 y GOT94. Una descripción detallada de los experimentos se encuentra en el Capítulo 2. Para alguna de las variables evaluadas se utilizaron cultivares no analizados en otros capítulos, al objeto de ampliar la variabilidad en el material vegetal.

La Tabla 6-1 presenta los caracteres medidos, sobre qué tratamientos se midieron y las fechas en que se efectuaron las medidas.

Ensayo	Carácter	Discriminación Isotópica	Temperatura Cubierta	Conductancia Estomática	cenizas grano
TLA93	Nºcultiv.	16, 2	-	-	16
	Tratam.	2, 10	-	-	2 (0, 9)
	Nºmues.	1 (grano y hb)	-	-	1
TLA94	Nºcultiv.	18,1	12	12	26
	Tratam.	3,10	3 (0, 4, 8)	2 (0, 8)	3 (0, 4, 8)
	Nºmues.	1 (grano)	(3) 23/03, 5/05, 6/05	(1) 29/04	1
GOT94	Nºcultiv.	-	18	12	18
	Tratam.	-	3 (C, M, S) x 3 rep	2 (C,S)	2 (C, S)
	Nºmues.	-	(2) 24/03, 29/03	(3) 25/04, 26/04, 28/04	1

Tabla 6-1. Caracteres evaluados en los distintos ensayos. Se indica el número de cultivares, los tratamientos sobre los que se ha medido cada carácter, así como el número de muestreos que se han realizado.

6.2.2. Discriminación isotópica de carbono

En el ensayo de TLA93, cuando las plantas se encontraban en estado de grano pastoso, se muestreó la hoja bandera de los cultivares Albacete e Igri en los 10 tratamientos salinos para caracterizar el efecto del gradiente lineal de salinidad sobre Δ. Por otro lado, en 16 cultivares se analizó Δ sobre el grano cosechado en el tratamiento control (T0) y en el más salino (T9). Estos cultivares, seleccionados por sus diferencias de rendimiento en condiciones control y salinas, así como por sus diferencias en tolerancia relativa, fueron los siguientes: Albacete, Atlas-66, Barbarrosa, Begoña, CA-54, CM-67, Dpche-18, Igri, Kvl-468, Malta, Martín, Mogador, Mut-4210, Pen, Rpb-7078, y Tunis.

En TLA94 todos los análisis de Δ se llevaron a cabo sobre grano. Las espigas, en un número entre 10 y 20 por parcela, se recolectaron en campo antes de llevarse a cabo la cosecha mecanizada, seleccionando espigas de tallos principales. En el cultivar Alpha se muestrearon todos los tratamientos salinos (T0-T9) para caracterizar el efecto de un gradiente lineal de salinidad sobre Δ, al igual que el año anterior se hizo sobre los cultivares Albacete e Igri. Sobre 12 cultivares: Albacete, Alpha, Barbarrosa, Cameo, Criter, Dpche-18, Igri, Kvl-468, Malta, Mogador, Pen y Reinette se analizó Δ en tres tratamientos, control (T0), intermedio (T4) y salino (T8). En los cultivares Acsad-176, Acsad-60, Annoceur, Aglou, Asni y Merzaga se analizaron únicamente los tratamientos T0 y T8.

Las muestras, tanto de grano como de hoja, se secaron durante 3 días en estufa a 60ºC moliéndose finamente a continuación. Las muestras, de aproximadamente 3 microgramos, fueron analizadas el año 1993 en el Laboratorio del Scottish Crop Research Institute, Invergowrie, Dundee (UK). En 1994 fueron analizadas en Isotope Services, Inc, Los Alamos (EEUU). Las muestras fueron analizadas por duplicado, obteniendo el valor medio de cada una de ellas. La precisión media de los análisis fue de 0,1‰. Los resultados de discriminación vienen expresados relativos al estándar PDB (Pee Dee Belemnita). Estos valores fueron transformados a valores de Δ utilizando la fórmula propuesta por Farquhar *et al.* (1989):

$$\Delta = (\delta_{aire} - \delta_{planta})/(1+\delta_{planta})$$

tomando $^{13}\delta_{aire}$=-7,85‰, como valor medio obtenido de la bibliografía, ya que no se analizó en los ensayos.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

6.2.3. Temperatura de cubierta

Durante la campaña 1994 se llevaron a cabo varias mediciones de la temperatura de la cubierta vegetal utilizando una pistola de infrarrojos, modelo Raynger II, Raytek Inc., que permite medidas con una resolución de 0,1ºC. Dicho sensor mide la radiación de onda larga (8-14 mm) emitida por el cultivo, y la convierte en temperatura utilizando la ley de Stefan-Boltzmann ($E=esT^4$). Todas las medidas se llevaron a cabo a mediodía solar y en días soleados sobre una altura del suelo de 1,2 m y con un ángulo sobre la horizontal de 20º. Las medidas se realizaron en sentido perpendicular a las líneas de siembra, manteniendo la pistola apuntando a la parcela durante un tiempo de 10 s, y calculando automáticamente el valor medio de las lecturas tomadas en ese período. Para todos los cultivares se utilizó una emisividad de 0,96. Por limitaciones de tiempo, en el ensayo TLA94 las medidas se realizaron sobre los 12 cultivares que hemos denominado "españoles", mientras que en el ensayo de GOT94 se midieron los 18 cultivares del ensayo. En ambos ensayos las medidas se efectuaron sobre tres tratamientos: un control y dos tratamientos salinos (T4 y T8 en TLA94**,** M y S en GOT94). Asimismo, el 5/05/94 en TLA94 se midió la temperatura de la cubierta del cultivar Alpha en todos los tratamientos salinos para caracterizar el efecto de un gradiente lineal de salinidad en el suelo sobre dicha variable.

6.2.4. Conductancia estomática

Las medidas de conductancia estomática se realizaron en la campaña 1994, utilizando un porómetro LI-1600, Licor Inc. Las mediciones se realizaron a mediodía solar. Debido a limitaciones de tiempo se midieron únicamente los 12 cultivares «españoles», en tres fechas en el ensayo GOT94 y en una fecha en el ensayo TLA94, todas ellas próximas al espigado. Las medidas se realizaron sobre dos tratamientos: un control y un tratamiento salino (T8 en TLA94 y el tratamiento de salinidad elevada, S, en GOT94). En ambos ensayos las medidas se llevaron a cabo 1 ó 2 días después de un riego para evitar diferencias debidas a estrés hídrico. Se realizaron tres repeticiones en cada parcela.

6.2.5. Contenido de cenizas en el grano

El contenido de cenizas en el grano se analizó en los tres ensayos y sobre un número variable de cultivares cada uno de los años. En el ensayo de TLA94 se realizaron las medidas sobre un total de 26 cultivares para tener mayor información acerca de la variabilidad inter-varietal de dicho parámetro. Además de los 18 cultivares ya indicados anteriormente, se tomaron muestras de los cultivares Tunis, Martín, Orge-pays, CA-54, Rcb-92, Wellam, Kym y Dacil, que se encontraban también en la TLA aunque pertenecientes a otro experimento. En TLA93 y GOT94 se analizaron dos tratamientos, un control y un tratamiento de salinidad elevada (T9 en TLA y S en GOT), mientras que en TLA94 para 12 de los cultivares se analizaron tres tratamientos (T0, T4 y T8), analizándose para los 14 cultivares restantes los tratamientos T0 y T8. Las muestras se extrajeron del material cosechado mecánicamente. Una submuestra de dicho material fue molida, pesándose unos 3 g de la misma e introduciéndola en estufa durante 24 h a 105ºC para calcular el peso seco. A continuación se introdujeron en una mufla a 550ºC hasta completa calcinación (7 h. aprox). Una vez calcinadas se pesaron en balanza de precisión. Los datos se expresaron como porcentaje de cenizas respecto al peso seco. Se realizaron dos repeticiones de cada una de las muestras.

6.2.6. Tratamiento estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron mediante el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988), utilizando el proc CORR para el cálculo de las correlaciones lineales y el proc STANDARD para la normalización de las variables.

6.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.3.1. Discriminación isotópica de carbono (Δ)

La Figura 6-1 presenta el efecto de la salinidad del suelo sobre Δ en tres cultivares de cebada, dos de ellos, Albacete e Igri (Figura 6-1(a)), evaluados en TLA93 sobre hoja bandera, y un tercero, Alpha (Figura 6-1(b)), evaluado en TLA94 sobre grano. Dentro del intervalo de salinidad analizado, se encontró en los tres cultivares un descenso lineal de Δ con el incremento de la salinidad del suelo, con unos coeficientes de determinación de las regresiones lineales iguales o superiores a 0,88. Unicamente en el caso de la cebada Igri parece presentarse una fase inicial, a bajos niveles salinos, sin descenso de Δ. Las tres pendientes fueron significativamente diferentes ($P<0,01$), indicando que esos cultivares tienen distinta respuesta de Δ frente a la salinidad. Se observó una pendiente mucho más pronunciada en el caso del cv. Alpha, que en los cultivares Albacete e Igri, si bien no pueden compararse de forma estricta debido al diferente material sobre el que se hizo el análisis, además de tratarse de años distintos. Farquhar y Richards (1984) encontraron en trigo, una alta correlación de Δ entre diferentes partes de la planta, siendo los valores en grano significativamente más bajos que en hoja, debido a

que la formación de algunos aminoácidos en el grano, supone la acción de PEP carboxilasa, que discrimina a favor de ^{13}C.

La Tabla 6-2 presenta los valores de Δ, tanto de hoja como de grano, para las cebadas Albacete e Igri en dos tratamientos salinos, siendo las diferencias mucho menores que las encontradas por los autores citados anteriormente. Esto puede ser debido, al menos en parte, a que tanto la hoja bandera como el grano se forman en fases tardías del desarrollo cuando el grado de estrés al que se sometió el cultivo durante su formación fue similar. Se observa también que el efecto de la salinidad sobre Δ es mayor en grano que en hoja bandera, pues las disminuciones de Δ relativas al control son 16 y 12% respectivamente.

Cultivar	**Δ hoja bandera ‰**		**Δ grano (‰)**	
	Control (T0)	**Salino (T9)**	**Control (T0)**	**Salino (T9)**
Albacete	17,88	15,66	18,38	15,33
Igri	18,16	15,82	18,25	15,19

Tabla 6-2. Discriminación isotópica de carbono (Δ). Valores de Δ (‰) en hoja y grano, media de dos repeticiones en las cebadas Albacete e Igri en TLA93.

La Tabla 6-3 presenta los valores medios de Δ del conjunto de cultivares en cada uno de los ensayos de TLA y en varios niveles salinos. Se observa un fuerte efecto de la salinidad sobre Δ, con una disminución media del 13,9% entre el tratamiento control y el más salino. La variación entre cultivares, dentro de un mismo tratamiento salino, por lo tanto variación fundamentalmente de origen genético, resulta en conjunto de magnitud mucho menor que la variación debida al ambiente. Esto se refleja en los bajos CV, no superando el 4% en ninguno de los casos. En la misma tabla se observan los coeficientes de variación del rendimiento de grano para los mismos cultivares y en los distintos tratamientos salinos, siendo claramente superiores, oscilando entre 21 y 43%. La escasa variabilidad en Δ indica que es necesario una precisión muy alta en la determinación de Δ para detectar diferencias significativas entre cultivares dentro de los distintos tratamientos. Sin embargo el rango de variación de Δ dentro de cada tratamiento salino es aproximadamente de dos unidades de Δ, casi del mismo orden que la variación debida a salinidad, por lo que es posible encontrar genotipos con valores bajos y altos de Δ, a pesar de que la variabilidad media es pequeña. Trabajos de Farquhar y Richards (1984) señalan que una reducción de una unidad de Δ corresponde a un aumento en la EUA de alrededor del 15%, por lo que extrapolando esa cifra a los resultados obtenidos en estos ensayos en los tratamientos más salinos las plantas son alrededor de un 30% más eficientes en el uso del agua en relación a las condiciones control.

Ensayo	Tratam.	n				Δ(‰)	Rend. grano (g m^{-2})	
			media ± desv. Est.	mín.	máx..	CV(%)	media± desv. Est.	CV (%)
TLA93	C (T0)	16	18,23±0,65	17,01	19,70	3,59	512±189	36,8
	S(T9)	16	15,71±0,57	15,06	16,79	3,66	227±98	43,4
	C(T0)	18	18,12±0,71	16,17	19,11	3,92	750±162	21,5
TLA94	M(14)	12	16,77±0,48	15,87	17,62	2,85	496±112	22,6
	S(T8)	18	15,41±0,58	14,42	16,42	3,77	275±69	24,9

Tabla 6-3. Discriminación isotópica de carbono (Δ). Media, desviación estándar y coeficiente de variación (CV) de Δ y del rendimiento en grano en distintos tratamientos salinos en los ensayos TLA93 y TLA94. Se presentan también los valores mínimo y máximo de Δ para cada tratamiento. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso.

Tomando los datos de Δ de los 8 cultivares comunes a los años 93 y 94, se obtiene una baja correlación entre ambos años (r=0,58; P=0,1) en condiciones control y algo mayor (r=0,65; P*et al.* (1987) en trigo indican un importante control genético sobre dicho carácter con una buena correlación de los valores de Δ entre distintos años para un grupo de cultivares. Los recientes trabajos de Handley *et al.* (1994) utilizando líneas de adición aportan pruebas contundentes a favor de esta hipótesis.

La Tabla 6-4 presenta las correlaciones entre el rendimiento de grano y la discriminación isotópica de carbono en los distintos ensayos y tratamientos.

Ensayo	C	M	S	♣Δs/Δc vs Rto-s/Rto-c
TLA93	0,47	-	0,10	0,16
TLA94	0,69**	0,01	0,43	-0,04
1Total	0,58**	-	0,29	0,06

Tabla 6-4. Discriminación isotópica de carbono (Δ). Correlaciones lineales (r) entre Δ y el rendimiento de grano en los distintos ensayos y tratamientos salinos (C, M, S). La columna (♣) presenta la correlación lineal (r) entre la tolerancia relativa a la salinidad y la relación entre los valores de Δ en los tratamientos salino y control. (Significación: **P<0,01; *P<0,05; sin símbolo P>0,05).

[1]Total - Correlaciones para los datos de los dos ensayos (TLA93 y TLA94), estandarizando las variables según una N(0,1) para cada ensayo.

Tal como puede verse en la Tabla 6-4, no se encuentra una relación general entre Δ y el rendimiento de grano en distintos cultivares de cebada. En condiciones control no salinas (C), dicha relación no es significativa en TLA93, pero sí lo es en TLA94. En condiciones de salinidad intermedia (M) y de salinidad alta (S) no existe una relación significativa entre ambas variables. Estudiando todos los datos de forma conjunta, estandarizando los valores para cada año, se observa una moderada correlación positiva (r=0,58) y significativa (P<0,01) entre Δ y rendimiento de grano en condiciones control, no resultando significativa (P>0,05) en condiciones de salinidad elevada. La Figura 6-2 muestra la forma que presentan ambas correlaciones en los dos tratamientos extremos.

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Johnson *et al.* (1991), Read *et al.* (1991a) en agropiro y por Febrero *et al.* (1994) en cebada, según los cuales la correlación desaparecía en condiciones de estrés hídrico. Sin embargo, el resultado es opuesto al obtenido por Austin *et al.* (1990) y Craufurd *et al.* (1991), los cuales encontraron que dicha correlación era más alta en lugares con menor media ambiental (más estrés), siendo incluso de signo negativo en condiciones de regadío. A la vista de estos resultados, parece que en condiciones sin salinidad, con riego suficiente, como las que se dieron en los tratamientos control, al aumentar la eficiencia

del uso del agua disminuye el rendimiento en grano. Esto significa que en dichas condiciones, son preferibles cultivares que abran al máximo sus estomas (mayor Δ), pues a pesar de sufrir mayores pérdidas de agua, el intercambio de CO_2 es máximo, conduciendo a mayores rendimientos. Parece por tanto que Δ puede ser un buen indicador fisiológico de rendimiento potencial en cebada tal como también indicaron los resultados de Kirda *et al.* (1992) en trigo duro. Aplicando el modelo de Farquhar y Richards (1984) a las variaciones de Δ entre 17,5 y 19,0‰ obtenidas en TLA94, en condiciones control, habría una variación en Pi/Pa de 0,58 a 0,65, lo que supone un incremento del 12%, mientras que el incremento de rendimiento en grano fue de 600 a 1000 g m^{-2}, es decir un 67%. Tal como indican Condon *et al.* (1987), esas diferencias en conductancia estomática difícilmente explican las diferencias observadas en rendimiento y sugieren la hipótesis de que existen otros caracteres relacionados con Δ que también influyen en el rendimiento final. Una posible causa de esta relación sería que los cultivares con una mayor relación sistema radicular/sistema aéreo tengan una mayor eficiencia en el uso del agua, por la mayor facilidad con que pueden extraerla del perfil del suelo, por lo que tendrían un menor valor de Δ, siendo a la vez menos productivos (en cuanto a grano producido), por la mayor biomasa destinada a las raíces.

A pesar de que tal como se aprecia en la Figura 6-1, la cebada cv. Alpha (considerada sensible a la salinidad), presenta claramente una mayor pendiente que las cebadas cv. Albacete e Igri (consideradas tolerantes), considerando todos los genotipos, tanto para cada año, como para el análisis global, no se encuentra correlación significativa (Tabla 6-4) entre tolerancia a salinidad (expresada como la relación entre el rendimiento en el tratamiento salino sobre el rendimiento en el control) y disminución de Δ. Este resultado sugiere que diferencias en algún parámetro fisiológico entre dos genotipos, no explican totalmente sus diferencias en rendimiento en grano, ya que éste se ve afectado por muchos otros caracteres. Tal como indican Molina-Cano *et al.* (1990), para evaluar la aportación de un carácter determinado al rendimiento de grano, sería necesario disponer de líneas isogénicas para el mismo, o bien comprobar su correlación en un número suficientemente alto de genotipos, sin significar, a pesar de todo en este último caso, su relación causal con el rendimiento.

En condiciones salinas la correlación entre Δ y rendimiento de grano es en los dos ensayos positiva, aunque muy baja, y no significativa, lo que es una indicación a favor de que, incluso en dichas condiciones, podría ser más favorable un valor alto de Δ, de acuerdo con la mayor parte de los resultados obtenidos en la bibliografía, en condiciones de estrés hídrico con correlaciones positivas entre Δ y el rendimiento de grano en cereales C_3. Sin embargo, esta hipótesis parece ir en contra de lo comúnmente aceptado en cuanto a la importancia de la EUA en condiciones de estrés, ya que sugiere que la alta eficiencia en el uso del agua está ligada a bajo rendimiento, por lo que no tendría sentido seleccionar para aumentar la EUA, ya que el rendimiento sería menor. Esta afirmación posiblemente es cierta para la mayor parte de las condiciones de cultivo, si bien en condiciones de alto estrés, donde los mecanismos de supervivencia (generalmente asociados a un crecimiento lento) tienen mayor importancia, es posible conjeturar resultados opuestos. En las condiciones en que se establecieron los ensayos, la humedad del suelo se mantuvo siempre elevada debido a los riegos frecuentes, mientras que en condiciones donde se combina el estrés hídrico y el salino, tal como proponía Richards (1992), es posible que la mayor eficiencia en el uso del agua (menor) sea ventajosa.

Posiblemente la controversia en relación a la EUA en distintas condiciones ambientales proviene de que en dicho concepto intervienen tanto el agua utilizada (puede ser transpirada o evapotranspirada), como la biomasa producida (del sistema aéreo o biomasa total, incluyendo el sistema radicular). Además, no es lo mismo hablar de EUA de una cubierta vegetal, que sería lo más realista, que de eficiencia de plantas aisladas o incluso de hojas. Puede darse la situación de tener una elevada EUA a nivel de planta, pero si existe muy poca cobertura de la cubierta vegetal, debido a un crecimiento muy lento, la EUA de la cubierta sea baja. En condiciones limitantes de agua, la relación entre el agua transpirada y el agua evapotranspirada puede ser importante para el rendimiento final, dependiendo fundamentalmente de la cobertura del suelo. Tal como afirma Richards (1992), en condiciones salinas, con falta de agua, la producción máxima se obtiene primero con una máxima utilización del agua disponible y después con una elevada EUA de ese agua.

Contrariamente a los resultados de Austin *et al.* (1990) con cebada, de Ngugi *et al.* (1994) con *Vigna unguiculata* L. Walp. y de Sayre *et al*. (1995) en trigo blando, no parece que Δ se encuentre asociado con la fecha de espigado, en las condiciones en que se llevaron a cabo los ensayos. Así, no existe una correlación significativa ($P>0,05$) entre Δ y fecha de espigado, ni en condiciones control ni en condiciones de salinidad alta.

En la Tabla 6-5 aparecen los valores medios de Δ para los 5 genotipos más precoces y los 5 más tardíos en ambos años, no existiendo diferencias en Δ entre ambos grupos en ninguna de las condiciones. Según Austin *et al.* (1990), en condiciones de estrés hídrico (fundamentalmente terminal), los genotipos más precoces desarrollan la mayor parte de su ciclo en condiciones de menor déficit de presión de vapor, con lo que Δ es mayor, por tener los estomas más abiertos. Esto explicaría la correlación positiva encontrada por dichos autores entre Δ y rendimiento en condiciones de sequía, estando la misma asociada a la fecha de espigado. La

condiciones de salinidad establecidas en este ensayo suponen un estrés osmótico continuado desde la nascencia del cultivo hasta su madurez fisiológica, por lo que el espigado precoz, como mecanismo de tolerancia (escape), no tendría utilidad tal como se puso de manifiesto en el Capítulo 4. La idea de una correlación entre fecha de espigado y Δ en cebada, si bien de tipo genético, está también implícita en el trabajo de Handley *et al*. (1994), ya que localiza ambos caracteres en el mismo cromosoma. Otra posibilidad indicada por Austin *et al*. (1990) es que las diferencias en Δ sean debidas a variaciones diarias en conductancia estomática. Según esta hipótesis, los genotipos que mantengan abiertos los estomas a primeras horas de la mañana, cuando el déficit de presión de vapor es más bajo, tendrían mayor Δ. Esta hipótesis no puede ser comprobada con los datos de que se dispone en estos ensayos.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Ensayo	Ciclo	Control (T0) ‰	Salino (T8) ‰	DSE (días)
TLA93	Precoz (n=5)	18,28±103 a	15,71±0,63 a	134,2±2,6 a
	Tardías (n=5)	18,21±0,45 a	15,62±0,60 a	152,4±3,8 b
TLA94	Precoz (n=5)	17,91±1,09 a	15,17±0,57 a	136,2±1,2 a
	Tardías (n=5)	18,35±0,44 a	15,69±0,46 a	147,6±1,4 b

Tabla 6-5. Discriminación isotópica de carbono (Δ). Media y desviación estándar de las cinco variedades más precoces y de las cinco más tardías de cada uno de los ensayos y para cada tratamiento salino. Se presentan también para cada grupo de precocidad los días desde siembra a espigado (DSE) para cada grupo en el tratamiento control. Medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (P>0,05).
Precoces- (93): Rpb-7078, Tunis, CM-67, Atlas-66, Kvl-468.
(94): Aglou, Kvl-468, Acsad-60, Acsad-176, Reinette.
Tardías-(93): CA-54, Dpche-18, Begoña, Albacete, Igri. (94): Albacete, Asni, Igri, Barbarrosa, Dpche-18

Diferencias en la relación sistema radicular/sistema aéreo (SR/SA) entre los distintos cultivares, y el efecto diferencial de la salinidad sobre esa relación, podría ser el origen de las diferencias en Δ de los distintos cultivares. Trabajos recientes de Angas (1995) en cebada, indican diferencias importantes en la densidad radicular, en condiciones control, de distintos cultivares, así como un efecto diferencial de la salinidad sobre el sistema radicular de los diversos cultivares. Este tema ha sido tratado de forma muy escasa en la bibliografía, debido a la evidente dificultad de estudiar el sistema radicular en condiciones de campo. Tal como apunta Passioura (1986), muchos estudios se han llevado a cabo analizando el índice de cosecha, mientras la repartición entre el sistema radicular y el sistema aéreo sigue siendo un enigma. Según este mismo autor, posiblemente la relación SR/SA es demasiado elevada en los cultivares utilizados actualmente, pudiendo ser interesante una reducción del mismo, ya que en el caso de los cereales el índice de cosecha tiene ya muy poco margen de mejora. Sin embargo, es probable que los últimos años de selección para elevado rendimiento potencial en condiciones óptimas haya conducido ya a una reducción en dicha relación. Resultaría extremadamente interesante comparar la relación SR/SA entre los antiguos cultivares («landraces») y los cultivares más modernos, así como el impacto de dicha relación sobre la productividad en distintas condiciones de estrés.

Diferencias en tasas de respiración entre los distintos cultivares (Condon *et al* , 1987), así como un efecto diferencial de la salinidad sobre dicha tasa en diversos cultivares produciría también una desviación entre Δ y el rendimiento. El modelo de Farquhar tampoco considera que diferencias en conductancia estomática supondrían diferencias en el déficit de presión de vapor en el ambiente alrededor de la hoja y en la temperatura de la hoja, lo que a su vez tendría efecto sobre la resistencia de la capa límite a los flujos de CO_2 y H_2O. Este último efecto debe ser de poca importancia en el caso de microparcelas como las utilizadas en estos ensayos.

De la discusión anterior se deduce que la utilización de Δ como indicador de rendimiento de cebada en condiciones de salinidad no resulta interesante. Su débil relación (no significativa) con el rendimiento en dichas condiciones puede ser debido a su efecto indirecto a través del rendimiento potencial, aunque su relación en condiciones no salinas le señala como un indicador de rendimiento potencial, por lo que sería interesante conocer si esa correlación se mantiene en fases más tempranas, tal como sugieren Kirda *et al.* (1992) para trigo duro. Sin embargo el elevado coste de los análisis de Δ hace que sea inviable como carácter de cribado en las fases iniciales de selección dentro un programa de mejora.

6.3.2. Conductancia estomática y temperatura de cubierta

La Tabla 6-6 presenta, para las distintas fechas y tratamientos, los valores medios de conductancia estomática medidos sobre hoja bandera a mediodía solar en 12 cultivares de cebada.

Ensayo	Muestreo	Conductancia estomática (mmol $m^{-2}s^{-1}$)		CV medio (%)		r
		Control	Salino	Control	Salino	
TLA94	1 (29/04)	92,3±29,9 (32,4)	32,9±20,5 (62,2)	29,5	32,5	-0,68*
GOT94	1 (25/04)	87,5±17,1 (19,5)	66,3±28,7 (43,4)	17,1	28,1	0,13
	2 (26/04)	86,5±21,8 (25,2)	50,9±15,3 (30,1)	26,2	26,2	0,38
	3 (28/04)	80,4±17,6 (21,9)	31,3±12,0 (38,3)	37,6	37,6	-0,37

Tabla 6-6. Conductancia estomática. Media, desviación estándar y, entre paréntesis, coeficiente de variación de la conductancia estomática (mmol m^{-2} s^{-1}) de 12 cultivares de cebada en dos tratamientos, en distintas fechas en los ensayos TLA94 y GOT94. Se presentan también la media de los coeficientes de variación de cada cultivar en cada tratamiento, así como la correlación lineal (r) entre la conductancia estomática de los tratamientos salino y control en cada ensayo y muestreo.

En todos los muestreos de los dos ensayos se encontró una importante reducción de la conductancia estomática al aumentar la salinidad del suelo. De hecho, los valores obtenidos son muy bajos en relación a los citados en la bibliografía, debido posiblemente a la baja humedad ambiental que se registra a mediodía solar. Los valores medios para condiciones control sin salinidad oscilan entre 80 y 92 mmol m^{-2} s^{-1}, mientras que en condiciones de salinidad elevada varían entre 31 y 66 mmol m^{-2} s^{-1}, lo que sugiere el cierre casi total de los estomas en este último caso. Los valores tan bajos de conductancia en el muestreo 3 del ensayo de Goteo para los tratamientos salinos, son debidos a que la temperatura media en el momento en que se tomaron las medidas fue casi 4ºC superior a la de los muestreos 1 y 2. Las medidas de conductancia estomática llevan asociadas una alta variabilidad, ya que los CV medios, indicativos de la variabilidad dentro de las distintas parcelas, oscilan entre 17 y 38% (media 28%) en los controles y entre 26 y 38% (media 31%) en condiciones de salinidad alta. Esta variabilidad es un problema si se pretende utilizar valores de conductancia para caracterizar los distintos genotipos, considerando que la variabilidad de la conductancia entre los cultivares analizados varia según los ensayos y muestreos, entre 19 y 32% (media 25%) en condiciones control y entre 30 y 62% (media 44%) en condiciones salinas. En el caso de la TLA94 existe una correlación negativa significativa ($P<0,05$) de valor $r=0,68$ entre la conductancia de los 12 cultivares de cebada medida en condiciones control y en condiciones de salinidad elevada, lo que indicaría que los cultivares que mantienen más abiertos los estomas sin salinidad, son los que presentan un mayor cierre estomático en condiciones de estrés. Esta correlación no se ve confirmada por el ensayo GOT94, por lo que debido a que se trata de medidas puntuales, los resultados de TLA no son concluyentes.

La temperatura de la cubierta vegetal (Tc) de la cebada cv. Alpha muestra un aumento lineal con la salinidad, tal como se aprecia en la Figura 6-3. Este efecto tan lineal indica que, a pesar de la elevada humedad del suelo, bajos niveles salinos son detectados por la cebada, produciéndose una disminución de la transpiración, con lo que parte de la energía que le llega a la planta se disipa en forma de calor. En la Tabla 6-7 se presentan los valores medios de temperatura de cubierta de los distintos cultivares medida en los distintos tratamientos. En los dos ensayos, así como en las distintas fechas en que esta variable fue medida, la Tc media de todos los cultivares aumenta con la salinidad. La variabilidad entre los distintos cultivares es muy baja tanto en condiciones control (CV medio de muestreos y ensayos 4,5%), como en condiciones de salinidad alta (CV medio 7%), lo que indica la dificultad de utilizar la termometría como indicador de tolerancia, teniendo en cuenta además que las medidas de los distintos cultivares se llevaron a cabo el mismo día, por lo que diferencias en fenología (senescencia foliar) pueden producir diferencias en Tc.

Ensayo	Muestreo	n	Control	Intermedio	Salino
TLA94	1 (23/03)	12	18,7±0,4 (1,9)	19,9±1,6 (7,2)	22,7±1,6 (7,2)
	2 (5/05)	10	20,8±1,7 (8,4)	21,5±2,5 (11,7)	2,4±2,6 (11,6)
	3 (6/05)	12	23,1±1,4 (6,3)	24,7±1,8 (7,4)	25,6±1,7 (6,6)
GOT94	1 (24/03)	18	22,3±0,7 (3,4)	24,2±0,7 (3,1)	25,6±1,8 (7,3)
	2 (29/03)	18	20,6±0,5 (2,5)	21,6±0,8 (3,9)	22,2±0,7 (3,2)

Tabla 6-7. Temperatura de cubierta. Media, desviación estándar y, entre paréntesis, coeficiente de variación de la temperatura de cubierta (Tc, ºC) de los distintos tratamientos salinos y muestreos de los ensayos de TLA94 y GOT94. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso.

Incluso con estos inconvenientes, estas medidas resultan de interés para señalar que el efecto osmótico de la salinidad del suelo es importante, a pesar de que autores como Richardson y McCree (1985) y McCree (1986) indicaban que la salinidad podía atenuar los efectos de un estrés hídrico. Además estos resultados son coherentes con la importante disminución encontrada en la conductancia estomática y con la disminución de Δ con la salinidad.

No se existe tampoco una relación general entre Tc en condiciones control y Tc en condiciones salinas, tal como indican la bajas correlaciones en la Tabla 6.8, a excepción del segundo muestreo en TLA94, donde se observa una elevada correlación positiva ($r=0,88$; $P<0,01$) entre los tratamientos más extremos. Este resultado sugiere lo contrario que la correlación encontrada anteriormente con la conductancia estomática, por lo que los valores puntuales de temperatura de cubierta deben ser considerados con muchas precauciones.

BIBLIOTECA VIRTUAL
CERVANTES

Ensayo	Muestreo	n	Control/Medio	Control/Salino
TLA94	1 (23/03)	12	-0,47	-0,00
	2 (5/05)	10	0,94**	0,88**
	3 (6/05)	12	0,23	0,49
GOT94	1 (24/03)	18	-0,25	0,45*
	2 (29/03)	18	-0,31	0,03

Tabla 6-8. Correlaciones lineales (r) entre la temperatura de cubierta de los distintos tratamientos salinos para los distintos muestreos de los ensayos de TLA y GOT. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso. (Significación: **-P<0,01; *-P<0,05; sin símbolo -P>0,05)

Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Kluitemberg y Biggar (1992) en sorgo, en cuanto a que la temperatura de cubierta puede indicar estrés salino. Estos autores señalaron que el momento de realización de las medidas en relación al riego era clave, para no confundir el efecto osmótico de la salinidad con el estrés hídrico asociado a la falta de riego. En este estudio las medidas se llevaron a cabo 1 ó 2 días después de un riego, con lo que el contenido de agua en el suelo en el momento de las medidas era próximo a capacidad de campo.

6.3.3. Contenido de cenizas en el grano

Al aumentar la salinidad del suelo se produce un aumento del contenido de cenizas (CC) en el grano de la cebada cv. Alpha, tal como se observa en la Figura 6-4 (a). Dicho incremento no es, sin embargo, evidente hasta el tratamiento 5 (T5), correspondiente a una salinidad aparente del suelo de 1,25 dS m^{-1}. En la Figura 6-4(b) puede verse que ese efecto es muy similar, pero de signo contrario, al que produce la salinidad sobre el rendimiento en grano y el peso de mil granos, si bien para estos caracteres a niveles salinos bajos se produce un ligero descenso y no un mantenimiento como en el caso del contenido de cenizas.

Considerando el efecto sobre todos los cultivares, la salinidad provoca un aumento del CC en el grano de cebada en los tres ensayos (Tabla 6-9). Este aumento es entre un 12 y un 28% según el ensayo. Aunque no se analizaron químicamente las cenizas, Newman y McGuire (1985) indican que las cenizas del grano están constituidas en un alto porcentaje por cationes como K^+, Mg^{2+} ,Na^+, Ca^{2+}, y en mucha menor medida por microelementos.

	Control		Intermedio		Salino	
Ensayo	**n**	**(%)**	**n**	**(%)**	**n**	**(%)**
TLA94	17	2,72±0,29 (10,7)	-	-	16	3,28±1,40 (42,7)
TLA94	26	2,40±0,43 (17,9)	12	2,47±0,63 (25,5)	26	3,08±0,48 (15,6)
GOT94	18	4,06±0,47 (11,6)	-	-	18	4,56±1,01 (22,1)

Tabla 6-9. Contenido de cenizas (CC). Media, desviación estándar y, entre paréntesis, coeficiente de variación del contenido en cenizas (%) en el grano, en tres tratamientos salinos, en los ensayos TLA93, TLA94, y GOT94. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso.

El aumento del contenido de cenizas con la salinidad puede estar reflejando un aumento de contenidos de Na^+ y Ca^{2+} en los tejidos verdes. Sin embargo, los datos de contenidos de cationes en tejidos verdes en los tratamientos más salinos (T8) (ver Capítulo 5), implican unos contenidos de alrededor del 15% en relación al peso seco, netamente superiores a los contenidos en cenizas encontrados en grano. Esto significa que algunos de estos elementos son bastante inmóviles dentro de la planta, o que se produce una restricción importante en el movimiento de dichos iones al grano, lo que parece lógico ya que tal como indican Febrero *et al.* (1994) los minerales se acumulan activamente en el grano a través del floema más que pasivamente a través del xilema.

Tal como se observa en la Tabla 6-10 no existe una correlación general entre el CC y la discriminación isotópica (Δ) ni en condiciones control ni en condiciones salinas. Unicamente en TLA94 hay una débil correlación negativa ($r=-0,43$; $P<0,1$) entre ambas variables, coincidiendo parcialmente con el resultado obtenido por Febrero *et al.* (1994) también en cebada, quienes encontraron una cierta correlación en condiciones de sequía pero no en condiciones bajo riego. Sin embargo, en el ensayo TLA93 no existió correlación, ni tampoco tomando los datos de los dos ensayos de forma conjunta, lo que parece que apunta a la falta de relación entre ambos caracteres.

Ensayo	Tratam.	n	CC/Δ	CC/RG	CC/PMG	RG/PMG
TLA93	C	15	0,08	0,33	0,11	0,20
	S	15	-0,03	-0,14	-0,41	0,51*
TLA94	C	26	0,05	-0,16	-0,04	0,36
	M	12	0,05	-0,06	-0,40	0,26
	S	26	-0,43	-0,29	-0,33	0,47*
GOT94	C	18	-	-0,06	-0,42	0,44
	S	18	-	-0,37	-0,74**	0,40
[1]Total	C	59	0,03	-0,00	-0,12	0,34**
	S	59	-0,22	-0,28*	-0,47**	0,46**

Tabla 6-10. Correlaciones lineales (r) entre el contenido de cenizas en grano (CC), discriminación isotópica de carbono (Δ), rendimiento de grano (RG) y el peso de mil granos (PMG) en distintos tratamientos, para los ensayos TLA93, TLA94 y GOT94. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso. (Significación: ** P<0,01; *P<0,05; sin símbolo P>0,05).

[1]Total- Correlaciones para los datos de los tres ensayos, estandarizando todas las variables según una N(0,1) para cada ensayo.

Tomando todos los datos estandarizados en conjunto, hay una muy débil (r=-0,28) aunque significativa (P<0,05) correlación entre el contenido de cenizas y el rendimiento de grano en condiciones salinas, no existiendo correlación en ninguno de los tres ensayos por separado en ninguno de los tratamientos.

En los ensayos de TLA las correlaciones entre CC y el peso de mil granos (PMG) no son significativas en ninguno de los tratamientos, aunque en condiciones salinas son siempre negativas y próximas a la significación. Sin embargo, en el ensayo GOT94 existe una correlación negativa (r=-0,74) y significativa (P<0,01) entre ambas variables en el tratamiento salino, así como tomando los datos en conjunto donde la correlación es baja (r=0,47), aunque significativa (P<0,01) en condiciones salinas. Esta aparente relación entre el CC y PMG en condiciones salinas, así como el hecho de que aumenta el contenido de cenizas con la salinidad en el grano parece que puede estar asociado a que las cubiertas de la cebada tienen una mayor proporción de cenizas que el endospermo (Newman y McGuire, 1985), con lo que los cultivares de menor PMG (mayor proporción de cubiertas), poseen mayor % de cenizas. Para comprobar adecuadamente esa hipótesis, en la Tabla 6-11 se presentan los valores medios del rendimiento de grano, peso de mil granos y contenido de cenizas de los cultivares de menor y mayor peso de mil granos. En la misma se observa que a pesar de que en todos los casos hay diferencias significativas en el carácter PMG entre los cultivares del grupo G (mayor PMG) y los cultivares del grupo P (menor PMG), las diferencias en el contenido de cenizas son significativas únicamente en el tratamiento salino del ensayo GOT94, si bien en todos los casos el valor medio del CC es más alto en los cultivares pertenecientes al grupo P que en el grupo G. Las diferencias en el rendimiento de grano entre los dos grupos parecen estar asociadas en condiciones salinas a diferencias en el PMG, pero no en condiciones control sin salinidad. Además, si se analizan los datos procedentes de la publicación de Febrero *et al*. (1994), se obtiene que ni en condiciones de sequía ni en condiciones bajo riego existe una correlación significativa (P>0,05) entre el CC y el PMG.

Ensayo	Tratam.	[1]Grupo	PMG (g)	CC (%)	Rend. Grano (g m-2)
TLA93	C	G	48,1±0,36 a	2,66±0,02 a	548±97 a
	C	P	31,5±2,03 b	2,88±0,24 a	518±110 a
	S	G	33,9±0,44 a	2,82±0,13 a	319±11 a
	S	P	19,9±1,44 b	3,36±0,27 a	205±37 b
TLA94	C	G	43,1±0,75 a	2,57±0,18 a	757±44 a
	C	P	30,1±0,70 b	2,66±0,18 a	600±91 a
	S	G	30,2±0,94 a	2,78±0,14 a	319±17 a
	S	P	18,5±0,59 b	3,14±0,23 a	241±25 b
GOT94	C	G	41,3±1,59 a	3,82±0,18 a	809±56 a
	C	P	30,3±0,58 b	4,30±0,20 a	705±52 a
	S	G	36,9±1,48 a	3,84±0,46 a	626±46 a
	S	P	21,6±1,02 b	5,58±0,59 b	498±b

Tabla 6-11. Peso de mil granos (PMG), contenido de cenizas en grano (CC) y rendimiento de grano. Se presenta la media y el error estándar de dichos caracteres para los 5 cultivares de mayor (G) y menor (P) peso de mil granos en cada ensayo y tratamiento salino. Medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (P>0,05, Test t).

[1]- (G) 5 cultivares de mayor PMG; (P) 5 cultivares de menor PMG

Todos estos resultados parecen indicar que las diferencias encontradas en el contenido de cenizas entre los distintos cultivares, si bien en parte debidas al diferente tamaño del grano, dependen asimismo de otros factores no determinados. Esta hipótesis no contradice la propuesta por Febrero *et al.* (1994), según los cuales, en condiciones de sequía, la fotosíntesis se ve más afectada que la translocación de nutrientes al grano, con lo que se incrementa la proporción de minerales en relación a los carbohidratos en el grano. Ambas causas no son excluyentes, pudiéndose comprobar la importancia de cada una de ellas evaluando por separado el contenido de cenizas en endospermo y cubiertas.

En la Tabla 6-12 aparecen las correlaciones entre tolerancia relativa a la salinidad (RGr) y el efecto de la salinidad sobre el PMG y el CC. Las correlaciones entre las tres variables son del mismo orden, lo que parece indicar de nuevo que las tres variables están mutuamente correlacionadas. El contenido de cenizas en grano no parece tener un valor en sí mismo ni como indicador fisiológico de eficiencia en el uso del agua, ni como indicador de tolerancia absoluta. Su relación con estas variables es en parte a través del PMG, variable más sencilla de determinar.

Ensayo	n	RGr/CCr	RGr/PMGr	CCr/PMGr
TLA93	15	-0,54*	0,35	-0,44
TLA94	26	-0,49**	0,33	-0,41*
GOT94	18	-0,15	0,64**	-0,47*
Total	59	-0,40**	0,43**	-0,43*

Tabla 6-12. Correlaciones lineales (r) entre la tolerancia relativa a la salinidad y el efecto de ésta sobre el contenido de cenizas y el peso de mil granos. Se indica el número (n) de cultivares en cada caso. (RGr-rendimiento grano relativo=RGsalino/ RGcontrol; CCr- contenido de cenizas relativo=CCsalino/CCcontrol; PMGr-peso de mil grano relativo=PMGsalino/ PMGcontrol). (Significación: **-P<0,01; *-P<0,05; sin símbolo -P>0,05).

6.4. CONCLUSIONES

1. Un gradiente lineal de salinidad en el suelo provoca una disminución lineal en la conductancia estomática, un aumento lineal de la temperatura de cubierta y una disminución de Δ en la cebada, indicando un importante efecto osmótico negativo sobre la apertura estomática y, en definitiva, sobre la evapotranspiración de la cebada.
2. La discriminación isotópica en grano de cebada resulta de interés como indicador del rendimiento en condiciones control (sin salinidad), pero no está significativamente correlacionada con el rendimiento en condiciones salinas. Asimismo, el efecto de la salinidad sobre la discriminación isotópica no es un indicador de la tolerancia relativa a la salinidad.
3. La medidas instantáneas de conductancia estomática y temperatura de cubierta resultan de interés para evaluar el efecto de la salinidad sobre la cebada, pero los altos coeficientes de variación asociados a su medida, así como la poca representatividad de dichas medidas instantáneas, hace que no resulten de utilidad como indicadores de tolerancia a la salinidad.
4. La salinidad provoca un incremento del contenido de cenizas en el grano de la cebada. Este incremento, parece estar relacionado, al menos en parte, con el tamaño del grano, teniendo sólo una relación indirecta con el rendimiento en grano. Esto hace que no resulte útil como indicador fisiológico de tolerancia a la salinidad.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO 7: ESTABILIDAD Y ADAPTABILIDAD DE CULTIVARES DE CEBADA A LA SALINIDAD. ESTRATEGIAS DE LA MEJORA GENÉTICA

7.1. INTRODUCCIÓN

La salinidad del suelo tiene distintos grados de afección, por lo que pueden encontrarse desde suelos con problemas leves, a suelos con altos niveles de salinidad donde ninguna planta cultivada es capaz de crecer. Por consiguiente, un programa de mejora genética de cebada para condiciones salinas debe establecer en primer lugar el «ambiente-objetivo», o rango de niveles de salinidad del suelo para el que se desea mejorar la especie. Ello implica tener un conocimiento previo de las afecciones por salinidad presentes en el área en el que se va a cultivar dicha especie, así como la proporción de superficie de cada nivel salino. Así, en el Valle del Ebro, en el que se ha desarrollado este trabajo, pueden citarse los estudios de Alberto *et al*. (1986), Herrero y Aragüés (1988) y Quílez (1991). Sin embargo, esta información, en su mayor parte no está a una escala de trabajo en la que pueda inferirse la productividad de los cultivos, por lo que resulta difícil establecer tanto los objetivos para un programa de mejora de cualquier cultivo para condiciones salinas, como las estrategias generales de manejo de dichas áreas.

Además de la información incompleta sobre el medio, persisten otros problemas de enfoque, entre los que cabe citar (1) el carácter utilizado para definir la tolerancia; (2) el criterio de selección, es decir si se utiliza la tolerancia absoluta o la relativa para seleccionar los materiales; y (3) el ambiente o grado de estrés más adecuado en el que debe llevarse a cabo la selección.

En cuanto al primer aspecto, el carácter que se utiliza para definir la tolerancia a la salinidad es diferente según distintos autores: la supervivencia en fase de germinación-emergencia en trigo (Kingsbury y Epstein, 1984; Shalabi *et al*., 1993) y en sorgo (Igartua *et al*., 1994); el crecimiento inicial del sistema aéreo en especies forrajeras (Ashraf *et al*., 1987); la biomasa total aérea (Richards *et al*., 1987), y el rendimiento en grano (Maas y Hoffman, 1977; Richards *et al*., 1987), siendo este último el carácter más aceptado en cereales por tener un mayor valor agronómico y económico.

En cuanto al segundo aspecto, se habla de tolerancia absoluta, cuando se valora la respuesta de un genotipo a un nivel determinado de salinidad del suelo, y de tolerancia relativa cuando se valora el descenso de su respuesta en condiciones salinas respecto a unas condiciones que se establecen como control, sin salinidad. Ambos conceptos son útiles y deben ser considerados desde el punto de vista de la mejora vegetal, si bien Rawson *et al*. (1988b) trabajando con cebadas, trigos y triticales señalaron que la tolerancia absoluta, entendida como adaptación no específica o rendimiento potencial, supone una mayor contribución a la productividad en condiciones salinas que la tolerancia relativa, entendida como adaptación específica a la salinidad.

El concepto de tolerancia relativa está íntimamente relacionado con el de estabilidad en un rango de condiciones salinas. Este concepto de estabilidad no es único, ya que depende del criterio que se utilice. Siguiendo el esquema de Lin *et al*. (1986) pueden clasificarse tres tipos de criterios: según el primer tipo, un genotipo es estable cuando la varianza que presenta entre distintos ambientes es pequeña. Según el segundo criterio, un genotipo es estable si su respuesta es paralela a la media de los genotipos del ensayo. Según el tercer criterio, un genotipo es estable si el cuadrado medio del error (CME) en el modelo de regresión es pequeño. El primer tipo está asociado con la homeostasis, que si bien tiene importancia desde un punto de vista biológico, tiene escaso valor agronómico. El tercer tipo ha tenido una utilización muy limitada debido a que, tal como indican Lin *et al*. (1986), el CME en un modelo de regresión, más que con la estabilidad, está relacionado con la bondad del ajuste, ya que los modelos de regresión son meramente empíricos y no determinísticos. El segundo tipo es el de mayor interés agronómico y ha sido estudiado de forma importante en los últimos años. Una de las metodologías para abordar la estabilidad de una serie de genotipos es la de regresión lineal, utilizada primero por Finlay y Wilkinson (1963) considerándose estos autores una referencia de su utilización. Más recientemente, se han propuesto otros métodos para estudiar la interacción genotipo x ambiente (GxE), entre los que pueden citarse los métodos no paramétricos y los métodos multivariantes (AMMI, análisis de grupos y otros). Romagosa *et al*. (1993) y Cubero y Flores (1994) realizan una revisión de los distintos métodos, mostrando las ventajas y limitaciones de cada uno de ellos.

La mayor parte de los estudios de estabilidad se han llevado a cabo considerando la sequía como el principal factor que afecta al rendimiento de los cultivos, buscando obtener cultivares estables frente a la variabilidad temporal de la sequía en distintas áreas. En el caso de la salinidad edáfica, la variabilidad temporal entre años para una parcela determinada, puede considerarse poco importante si se compara con la fuerte variabilidad espacial existente dentro de las distintas áreas regadas. Esta última tiene diferentes escalas, existiendo tanto a nivel parcela como a nivel sector de riego. La elevada variabilidad de la salinidad a nivel parcela, junto con el hecho de que, según sus resultados, en zonas de salinidad moderada la mayor parte de la producción proviene de

las áreas menos salinas, condujo a Richards (1983) a postular que no tiene sentido la mejora específica para condiciones salinas, y que es preferible la mejora para incrementar el rendimiento potencial o rendimiento en condiciones no salinas. Sin embargo, estudios de Shannon y Francois (1978) en melón y McColl (citado por Jana, 1988) en cebada demuestran una interacción GxE, lo que hace necesario evaluar la tolerancia de los materiales en distintos niveles salinos. Este es el tercer aspecto, de los enumerados al inicio de esta introducción, en los que persiste todavía la controversia a la hora de plantear un programa de mejora vegetal para condiciones de salinidad edáfica: si la selección debe realizarse o no en condiciones de estrés. Resulta asimismo interesante comprobar si, como han sugerido algunos autores (Rosielle y Hamblin, 1981; Shannon, 1985; Richards *et al*., 1987), existe una correlación negativa entre rendimiento potencial y la tolerancia relativa al estrés hídrico o salino, lo que supondría un serio inconveniente si se seleccionaran los cultivares por su elevado rendimiento potencial, ya que estarían peor adaptados a las zonas de mayor salinidad. Algunos autores como Ceccarelli (1987, 1991) opinan que no existe una amplia adaptabilidad a condiciones de estrés y que, por lo tanto, es necesaria una selección específica para cada ambiente. Este resultado se basa en la hipótesis de que los caracteres asociados con el rendimiento en condiciones de estrés son diferentes a los caracteres asociados en condiciones óptimas, tal como sugieren Acevedo *et al.* (1991) en el caso del estrés hídrico. Si bien se han propuesto algunos caracteres que pueden estar asociados a la tolerancia a la salinidad (exclusión iónica, compartimentación, discriminación K-Na, acumulación de prolina, eficiencia en el uso del agua etc..), los resultados obtenidos no son concluyentes ni generalizables puesto que los caracteres parecen tener distinta importancia según la especie y las condiciones en que se evalúen (medio salino, condiciones del ensayo, etc.). Por ello, no existe actualmente consenso sobre la importancia real de cada uno de ellos en la determinación de la tolerancia a la salinidad en condiciones naturales. Sin embargo, Blum (1983) indicó que el rendimiento potencial y la resistencia a la sequía en trigo eran independientes, lo que permitiría la mejora para ambos caracteres simultáneamente.

Un hecho que indica que la cuestión no está resuelta es que los mismos autores llegan a conclusiones diferentes acerca del ambiente en que debe desarrollarse la mejora, ya que mientras Richards (1983) opinaba que no tenía sentido la selección en condiciones salinas, posteriormente moderó su postura (Richards *et al*., 1987) indicando que la selección en condiciones de salinidad moderada era la más efectiva en el caso del trigo. Más recientemente Kelman y Qualset (1991), también en trigo, indicaron que para zonas moderadamente salinas la selección en áreas no salinas es la estrategia más efectiva.

Un aspecto que no considera el enfoque de Richards (1983) es que las áreas moderadamente salinas son sembradas por cultivos menos sensibles, pero de mayor valor económico como el trigo, o la alfalfa en el caso concreto del Valle del Ebro, lo que desplaza a la cebada a las parcelas de elevada salinidad, donde la contribución de las áreas menos salinas tiene menor importancia en el rendimiento final de la parcela. Asimismo, es evidente que en el caso de riegos con aguas salinas el tema de la variabilidad espacial es irrelevante y, por lo tanto, la única vía para incrementar los rendimientos en dichas condiciones es la mejora de la tolerancia para los niveles de salinidad impuestos por dichas aguas. Esta estrategia será en el futuro muy importante, dado el uso creciente de aguas salinas en la agricultura de regadío. Tal como afirman Flowers y Yeo (1995) las tendencias de aumento de procesos de salinización secundaria, en muchas partes del mundo, son preocupantes, y predicen un mayor impacto de la salinidad sobre la productividad de los cultivos en el futuro. Sin embargo hay que resaltar que la sostenibilidad a largo plazo de estos sistemas agrícolas es altamente cuestionable ya que puede conducir a un ciclo creciente de salinización de las aguas y de los suelos de carácter irreversible.

No cabe duda de que si el problema de la salinidad edáfica se considera de una forma global, a nivel mundial, la superficie afectada (en torno a mil millones de hectáreas) y, por lo tanto, la importancia económica es mucho mayor que si se considera a escala regional o incluso de un país concreto, lo que obliga a que esta problemática deba ser abordada en colaboración con Organismos Internacionales. Hay que considerar además que los mayores problemas de salinidad edáfica y el mayor impacto de ésta sobre las economías regionales se encuentra en los países en vías de desarrollo, razón por la cual el apoyo técnico y económico de dichos Organismos es incuestionable.

A la vista de este estado de conocimientos, resulta relevante conocer si dentro del rango de salinidad de suelo que se encuentra en un área determinada, existe un nivel de salinidad a partir del cual cambia el ordenamiento en el rendimiento absoluto de un abanico lo más amplio posible de cultivares de cebada. Si esto sucede y el área es suficientemente grande, implicaría la necesidad de seleccionar materiales por su adaptación específica a condiciones de salinidad edáfica. En este capítulo se analiza la respuesta de 18 genotipos de cebada en términos de estabilidad y adaptabilidad a distintas condiciones controladas de salinidad de suelo en los ensayos TLA94 y GOT94. Los objetivos establecidos son los siguientes:

- Determinar la existencia o no de una interacción cultivar x salinidad en estos 18 cultivares de cebada así como localizar, si existe, el punto de cruce (nivel de salinidad a partir del cual cambia el ordenamiento de los

cultivares) para el carácter rendimiento de grano.
- Clasificar estos cultivares en función de su estabilidad y/o adaptabilidad a condiciones salinas.
- Evaluar la importancia del rendimiento potencial sobre el rendimiento obtenido en condiciones de salinidad del suelo moderada y alta.
- Determinar el ambiente óptimo donde llevar a cabo la selección de cultivares de cebada para mejorar la tolerancia a la salinidad.

7.2. MATERIALES Y MÉTODOS

7.2.1. Dispositivo experimental

Para el análisis de la estabilidad se utilizaron los datos de rendimiento de grano de 18 cultivares de cebada evaluados en los ensayos TLA94 y GOT94. Los niveles salinos utilizados, así como la disposición de los cultivares se detallan en el Capítulo 2.

7.2.2. Metodología utilizada. Parámetros de estabilidad

La estabilidad en la TLA94 se analizó utilizando el método clásico de regresión lineal propuesto por Finlay y Wilkinson (1963) ya que se dispuso de un gradiente de salinidad de suelo con suficientes niveles (ambientes) de salinidad. Concretamente se emplearon las 2 repeticiones x 10 tratamientos salinos de la TLA para generar un total de 20 ambientes salinos para los 18 cultivares analizados. Siguiendo la metodología propuesta por estos autores, la media del rendimiento en grano de los 18 cultivares constituye el índice ambiental de cada nivel salino. Para cada cultivar se calculó la recta de regresión lineal, en la que la variable dependiente era el rendimiento de grano en cada uno de los ambientes de ese cultivar, y la variable independiente los distintos índices ambientales. Con el objetivo de eliminar el efecto del rendimiento potencial se aplicó también el modelo de regresión lineal de Fischer y Maurer (1978), que consiste en calcular para cada uno de los 20 ambientes establecidos (X_i, i=1..20) un índice ambiental relativo al ambiente de menor estrés (X_i /Xp, siendo Xp el mayor índice ambiental). Como variable dependiente para cada cultivar (j=1..18), se utiliza el rendimiento en cada ambiente relativo al rendimiento potencial de dicho cultivar (Y_j /Yp_j, siendo Yp_j el mayor rendimiento de dicho cultivar). El parámetro que se obtiene de dicho modelo es la pendiente, que es un índice de susceptibilidad a la salinidad.

A pesar de que la metodología de la regresión lineal para estudiar la interacción *genotipo x ambiente* ha sido muy discutida en los últimos años (Cubero y Flores, 1994) se ha utilizado en este trabajo debido a que el número de cultivares era suficientemente elevado y a que la salinidad del suelo fue el único factor de importancia que afectó al rendimiento de los cultivos.

Para clasificar los 18 cultivares según su estabilidad / adaptabilidad, se utilizó para cada cultivar la pendiente obtenida del modelo de regresión lineal y el máximo rendimiento de grano obtenido como un indicador de su rendimiento potencial. Ambas variables se estandarizaron previamente para evitar una mayor influencia de la variable de mayor desviación estándar. Se utilizó el método Ward (1963) para realizar el agrupamiento de los genotipos según su estabilidad. Dicho método permite maximizar Vg/Vt, esto es, la relación entre la varianza existente entre los distintos grupos (Vg) obtenidos y la varianza total (Vt).

En el caso del ensayo GOT94, dado que presentó un diseño estadístico clásico en parcelas divididas, se realizó un análisis de varianza para determinar si existió interacción cultivar x salinidad y debido a que únicamente se dispuso de tres tratamientos (un control y dos salinos), se calculó el índice de susceptibilidad (*Si*) de Fischer y Maurer (1978) utilizando el tratamiento de salinidad más alta, ya que los descensos de rendimiento en el tratamiento intermedio no fueron significativos para el conjunto de cultivares. Para el cálculo de *Si* , se utilizó la fórmula siguiente:

$$Si = \frac{(1-Ys/Yc)}{(1-Yms/Ymc)}$$

donde:
Ys - rendimiento de grano medio del cultivar i en el tratamiento salino
Yc - rendimiento de grano medio del cultivar i en el tratamiento control
Yms - rendimiento de grano medio de los 18 cv en el tratamiento salino
ymc - rendimiento de grano medio de los 18 cv en el tratamiento control

Debido a que en el ensayo GOT94, en la repetición 3 solamente se sembraron 12 cultivares, se utilizaron los valores medios del rendimiento de grano de las dos primeras repeticiones.

7.2.3. Tratamiento estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron mediante el paquete estadístico SAS (SAS Inc., 1988), utilizando el proc CORR para el cálculo de las correlaciones lineales, el proc GLM para los análisis de varianza, y el proc

CLUSTER para el análisis de grupos.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

7.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.3.1. Estabilidad de los materiales

En la Figura 7-1 se presenta el rendimiento medio de grano de los 18 cultivares en los 20 ambientes salinos considerados en el ensayo TLA94. El índice ambiental osciló entre 113 g m^{-2} en el ambiente de mayor estrés y 746 g m^{-2} en el ambiente de menor estrés salino, lo que supone un intervalo de variación muy amplio.

El comportamiento es muy lineal, no apreciándose una fase inicial sin descenso de rendimiento. Este comportamiento difiere del modelo clásico propuesto por Maas y Hoffman (1977) y Van Genuchten (1983) de respuesta de la cebada a la salinidad, en el que existe una zona de baja salinidad en la que el rendimiento de la cebada no se ve afectado. Este comportamiento lineal, en el que resulta difícil estimar un umbral, fue también encontrado por otros autores como Richards *et al*. (1987) en cebada y trigo, y es atribuible a la falta de un verdadero tratamiento control sin salinidad, debido a las oscilaciones en contenido de agua en el suelo y a que, en el caso de la TLA, incluso los tratamientos control pueden recibir una pequeña cantidad de agua salina. Además, la parcela había sido utilizada en años anteriores con el mismo propósito, por lo que existía salinidad previa al experimento. Asimismo, no puede descartarse que los descensos de producción observados para bajas salinidades sean consecuencia de un efecto de absorción foliar de sales. Los valores de salinidad aparente (CEa) en los tratamientos control oscilan entre 0,6 y 0,7 dS m^{-1} (media durante toda la campaña), equivalentes a una salinidad del extracto de pasta saturada (CEe) de entre 3 y 4 dS m^{-1}, valor que coincide con la conductividad eléctrica umbral de 3 dS m^{-1} establecida por Richards *et al*. (1987) para la cebada. Estos resultados parecen indicar que el valor de salinidad umbral de 8 dS m^{-1} (CEe) propuesto por Maas y Hoffman (1977) es demasiado elevado cuando se somete a la cebada a un estrés salino continuo durante todo su ciclo.

La Tabla 7-1 presenta los distintos parámetros obtenidos al aplicar el análisis de regresión lineal según el modelo de Finlay y Wilkinson (1963) a los datos de TLA94.

Y (rendimiento grano) = a+bX (media ambiental)					
Cultivar	**[(1)]b**	**a**	**R2(%)**	**Grupo**	**Rto máx**
	(media±err. est.)	(media±err.est.)			(g m-2)
Kvl-468	0,52±0,07*	64±31	77	A	465
Malta	0,63±0,09*	147±40	75	A	614
Igri	0,71±0,12*	114±56	65	A	714
Pen	0,74±0,06*	116±29	88	A	704
Criter	0,80±0,07*	181±32	88	A	708
Albacete	0,82±0,06*	96±26	92	A	727
Dpche-18	0,78±0,07*	-59±30	88	A	510
Asni	1,07±0,20^{ns}	-4±109	88	B	858
Barbarrosa	1,11±0,07^{ns}	22±34	93	B	811
Acsad-60	1,12±0,14^{ns}	-101±77	94	B	791
Mogador	1,14±0,08^{ns}	15±39	91	B	813
Merzaga	1,15±0,11^{ns}	-67±57	97	B	787
Reinette	1,18±0,11^{ns}	-64±50	87	B	814
Cameo	1,39±0,13**	-196±59	86	B	913
Annoceur	1,39±0,20^{ns}	-115±109	92	B	974
Aglou	1,40±0,22^{ns}	-168±121	91	B	808
Acsad-176	1,46±0,12**	-139±67	97	B	949
Alpha	1,49±0,17**	-203±78	81	B	1019

Tabla 7-1. Parámetros de las regresiones lineales del rendimiento de grano en la TLA94, aplicando el modelo de Finlay y Wilkinson (1963) para los 18 cultivares analizados. Se indica en qué grupo se clasifica cada cultivar según su estabilidad (grupo A- cultivares adaptados a condiciones salinas; grupo B- cultivares peor adaptados a salinidad). Se indica también el valor del rendimiento de grano máximo obtenido para cada cultivar.

[(1)] *: significativamente menor que 1 (P<0,05)
*: significativamente mayor que 1 (P<0,05)
ns: no significativamente distinto de 1 (P>0,05)

Este modelo describe bastante bien el comportamiento de la mayoría de los cultivares, ya que el coeficiente de determinación medio es del 87%, variando desde el 65% en el cultivar Igri al 97% en el cultivar Merzaga. Existe una correlación positiva significativa (P<0,01) de valor r=0,88 entre la pendiente (b) y el rendimiento máximo (rendimiento potencial) para el conjunto de los 18 cultivares, coincidiendo con los resultados de Shannon (1985) y Richards *et al*. (1987), lo que sugiere que los materiales de mayor rendimiento potencial presentan una tolerancia relativa menor a condiciones salinas (mayor pendiente). Una cuestión de suma importancia es establecer si esa correlación tiene bases fisiológicas y, por lo tanto, es de origen genético o bien es debida a una simple auto-correlación matemática, por estar el rendimiento potencial incluido en la definición de la tolerancia relativa. En este sentido resultados de Fischer y Maurer (1978) en condiciones de sequía en trigo indicaban que si bien la combinación alto rendimiento potencial y alta tolerancia fisiológica podía ser biológicamente imposible, se encontraban ejemplos de lo contrario (bajo rendimiento potencial y baja tolerancia fisiológica).

La interpretación del modelo de regresión lineal es que los cultivares que tienen una pendiente próxima a la unidad son los más estables en el intervalo de ambientes estudiado, mientras que los de pendiente

significativamente menor que la unidad están adaptados específicamente a ambientes de alta salinidad y los de pendiente significativamente mayor que uno adaptados a ambientes sin salinidad. La Figura 7-2 presenta las líneas de regresión obtenidas al aplicar el modelo de FInlay y Wilkinson a los resultados del ensayo TLA94.

La tendencia de las líneas de regresión a converger al aumentar la salinidad (menor índice ambiental) indica que la variabilidad disminuye, lo cual es un comportamiento general para cualquier estrés ambiental, y es debido a que la ausencia de estrés salino permite una mayor expresión del genotipo. También se observa que se produce un cruce entre las líneas de regresión, indicando que hay diferencias en la adaptabilidad a las condiciones salinas entre los distintos materiales y que se está produciendo una interacción genotipo x salinidad de tipo cualitativo entre algunos cultivares.

Empleando para cada cultivar la pendiente y el rendimiento máximo, previamente estandarizadas, como variables de entrada en un análisis de grupos, se obtiene una clasificación de los 18 cultivares segun su estabilidad /adaptabilidad. La Figura 7-3 presenta el dendrograma que muestra los grupos obtenidos después de dicha clasificación.

En el dendrograma se observa que es posible considerar la existencia de 2 grupos claramente diferenciados (llamados Grupo A y B), ya que con dicha partición se tiene un 71% de la variabilidad entre los grupos. Dentro del primer grupo, llamado *Grupo A* , se encuentran los cultivares Kvl-468, Malta, Dpche-18, Igri, Pen, Criter y Albacete, caracterizados por su adaptación a ambientes de alta salinidad (pendiente significativamente menor que 1, ver Tabla 7-1), así como por su menor rendimiento máximo o potencial. El segundo grupo, llamado G*rupo B* , incluye el resto de los cultivares, algunos de los cuales se caracterizan por tener una pendiente no significativamente distinta de 1 como son Asni, Barbarrosa, Mogador, Acsad-60, Merzaga y Reinette, por lo que se consideran los cultivares más estables en el rango de salinidad estudiado. El resto de los cultivares del *grupo B* , son Cameo, Annoceur, Aglou, Acsad-176 y Alpha formarían un subgrupo (también separable a partir del dendrograma) caracterizado por su pendiente significativamente ($P<0,05$) mayor que 1, si exceptuamos los cv. Annoceur y Acsad-176 en los que debido al elevado error estándar, no es significativamente distinta de 1. Este subgrupo se caracteriza por su mayor adaptabilidad a condiciones no salinas, o dicho de otra manera, por su mayor susceptibilidad a los niveles de salinidad elevados.

En la Figura 7-2 se observa que, a excepción de los cultivares Dpche-18 y Kvl-468, se intuye un punto de cruce entre los cultivares del g*rupo A* y los del *grupo B* , alrededor del índice ambiental 400 g m^{-2}. Los cultivares Dpche-18 y Kvl-468, pertenecientes al *grupo A* , son los que más se alejan del comportamiento general del grupo, lo que puede ser debido a su bajo interés agronómico, ya que el cv. Kvl-468 tiene problemas de encamado y descabezado de espigas, debido a su elevada talla y el cv. Dpche-18 es una cebada desnuda, que tiene problemas de caída de grano. El resto de los cultivares son o han sido cultivados en algún momento como variedades comerciales, por lo que su comportamiento agronómico es aceptable.

Analizando los datos utilizando el modelo de regresión lineal de Fischer y Maurer (1978), que elimina el efecto del rendimiento potencial, se obtiene un *índice de susceptibilidad* a la salinidad (pendiente de la regresión) en el que se considera únicamente la tolerancia fisiológica. Los resultados de dicho análisis se presentan en la Tabla 7-2, en la que se observa que los valores más extremos son los del cultivar Igri (b=0,74), considerado como el más estable y de menor "índice de «susceptibilidad» a la salinidad y, en el otro extremo, el cultivar Alpha (b=1,38), el de menor estabilidad y mayor "índice de susceptibilidad" a la salinidad. Realizando un análisis de rangos de Spearman entre los ordenamientos establecidos según la pendiente del modelo de Finlay y Wilkinson y el índice de susceptibilidad de F&M, se obtiene una correlación positiva y significativa ($P<0,01$) de valor r_s= 0,70, indicando que no existen diferencias importantes entre ambos métodos, para el conjunto de cultivares utilizados, al ordenar los distintos cultivares por su adaptabilidad a condiciones salinas (tolerancia).

Y (rendimiento grano) a + b X (media ambiental) Otros índices					
Cultivar	**b (Si)**	**a**		**CE_{50}**, TLA9	**Si**, GOT94
	(media±err. est.)	(media±err. est.)		(dS m^{-1}, CEa)	
Igri		0,74 ± 0,13	0.16 ± 0.08	1,60 ± 0,07	0,29
Malta		0.77 ± 0.10	0.24 ± 0.06	1,70 ± 0,07	1,18
Pen		0.79 ± 0.07	0.16 ± 0.04	1,53 ± 0,11	0,50
Criter		0.82 ± 0.07	0.25 ± 0.04	1,76 ± 0,05	0,58
MI-468		0.83 ± 0.11	0.14 ± 0.07	1,58 ± 0,03	0,31
Albacete		0.86 ± 0.06	0.14 ± 0.04	1,53 ± 0,08	0,39
Asni		0.93 ± 0.17	-0.00 ± 0.13	1,55 ± 0,22	0,94
Barbarrosa		1.02 ± 0.07	0.03 ± 0.04	1,34 ± 0,08	1,40
Acsad-60		1.03 ± 0,13	-0.12 ± 0.09	1,29 ± 0,10	1,49
Mogador		1.07 ± 0,08	0.02 ± 0.05	1,51 ± 0,03	0,63
Acsad-176		1.07 ± 0,09	-0.14 ± 0.07	1,41 ± 0,13	1,20
Aglou		1.07 ± 0.17	-0.17 ± 0.12	1,37 ± 0,10	0,89
Reinette		1.08 ± 0,10	-0.08 ± 0.06	1,43 ± 0,06	1,63
Merzaga		1.09 ± 0,10	-0.09 ± 0.07	1,48 ± 0,06	1,74
Annoceur		1.09 ± 0,15	-0.12 ± 0.12	1,35 ± 0,22	0,93
Dpche- 18		1.13 ± 0,09	-0.12 ± 0.06	1,47 ± 0,09	1,13
Cameo		1.13 ± 0,10	-0.21 ± 0.07	1,31 ± 0,11	1,41
Alpha		1.38 ± 0,16	-0.25 ± 0.09	1,34 ± 0,05	0,63

Tabla 7-2. Parámetros de las regresiones lineales del rendimiento de grano aplicando el modelo de Fischer y Maurer (1978) para los 18 cultivares analizados en TLA94, así como el valor de CE_{50} obtenido según el modelo de Van Genuchten (1983). Se presenta también el índice de susceptibilidad (Si) obtenido en el ensayo GOT94.

En el ensayo GOT94, sólo se dispone de 2 tratamientos salinos y un control no salino, por lo que en la Tabla 7-3 \\ se presentan los resultados de un análisis de varianza convencional para estimar la importancia de la interacción cultivar x salinidad. En la misma se observa que la variable tratamiento (nivel salino) es el principal causante de variabilidad aunque la interacción cultivar x salinidad es significativa (F=1,77; P<0,01), indicando diferencias en la tolerancia a la salinidad entre los distintos cultivares. Para este ensayo se ha calculado también (Tabla 7-2) el índice de susceptibilidad de Fischer y Maurer para el tratamiento de salinidad más elevada (s), variando los valores desde 0,29 para el cultivar Igri hasta 1,74 para el cultivar Merzaga. Existe una moderada correlación positiva entre los ordenamientos establecidos en ambos sistemas para el conjunto de los 18 cultivares de cebada, ya que el coeficiente de rangos de Spearman, utilizando en ambos ensayos el índice de susceptibilidad, es de r_s=0,55 (P<0,05). Si bien este resultado es similar al obtenido en el Capítulo 3, donde se compararon ambos sistemas, el hecho de que los intervalos de variación del rendimiento de grano sean muy diferentes (113 a 746 gm^{-2} en TLA y 551 a 782 en GOT), permiten confirmar las diferencias en estabilidad (tolerancia) encontradas entre los cultivares.

Fuente de variación	g.l.	Cuadr. Medios	F
Tratamiento	2	601885	7,99**
Error(a): Trat x bloque	4	75284	-
Cultivar	17	40850	5,47**
Cultivar x Tratamiento	**34**	**13191**	**1,77****
Error(b)	81	7468	

Tabla 7-3. Análisis de varianza del rendimiento de grano en el ensayo GOT94. Diseño en parcelas divididas, desequilibrado al tener los 6 cultivares procedentes de INRA-Marruecos solamente dos repeticiones. (Significación: **, P<0,01).

En la Tabla 7-2 se presentan también los valores de CE_{50} (nivel salino que produce una disminución en el rendimiento de grano del 50%, respecto al control), aplicando el modelo de Van Genuchten (1983), que es el parámetro más utilizado como índice de tolerancia cuando se dispone de varios tratamientos salinos. Se obtiene una correlación negativa de rangos de Spearman entre el ordenamiento de los 18 cultivares utilizando la CE_{50} y la pendiente del modelo de Finlay y Wilkinson (r_s=-0,74; P<0,01), así como una correlación negativa (rs= -0,73; P<0,01) entre la CE_{50} y el índice de susceptibilidad de Fischer y Maurer también obtenido en la TLA. Estos resultados indican que la utilización de la CE_{50} como parámetro de tolerancia conduce a la selección de los mismos cultivares seleccionados por los otros dos métodos, y permite concluir que la CE_{50} es un parámetro adecuado de selección de cultivares por su tolerancia a la salinidad.

En el caso del ensayo de TLA94, se han utilizado los valores del análisis de regresión a pesar de que los errores de las regresiones no fueron homogéneos (P<0,01; test de Barlett). Cuando se da esta situación, Eberhart y Russell (1966) proponían utilizar los valores CME (cuadrado medio del error) de la regresión como parámetros de estabilidad, sin embargo Lin *et al.* (1986) rechazaron esta metodología, debido a que no es posible conocer las causas de las diferencias en CME entre los distintos cultivares. En este trabajo se ha establecido una débil correlación positiva de rangos de Spearman (r=0,49; P<0,05) entre el CME y la pendiente del modelo de regresión de Finlay y Wilkinson, lo que indicaría que los cultivares menos estables a distintos niveles salinos tienen también una mayor componente de variabilidad impredecible (no atribuible a causas conocidas).

Si estos resultados, establecidos únicamente con 18 cultivares y en un solo año experimental, pudieran generalizarse para un número más amplio de cultivares evaluados en distintos años, significaría que los materiales seleccionados en condiciones no salinas no serían los más adecuados para condiciones de salinidad elevada, si bien posiblemente serían los de mayor producción en condiciones de salinidad moderadas.

Una limitación de los modelos de regresión es que son dependientes de los cultivares escogidos para el análisis, por lo que no es correcto extrapolar los resultados, salvo que los cultivares utilizados representen de forma adecuada la variabilidad existente. Sin embargo, en este trabajo, analizando 18 cultivares se han encontrado importantes diferencias en estabilidad, por lo que resulta razonable pensar que la variabilidad sería todavía mayor si se utilizara un mayor número de cultivares o se introdujeran en el análisis materiales con orígenes más diversos. Estos resultados sugieren, al igual que indicaron Ceccarelli (1991) y Ceccarelli y Grando (1991a; 1991b) que no existe la amplia adaptabilidad, en este caso a un intervalo amplio de salinidad del suelo. Si bien Ceccarelli (1987) y Acevedo *et al* (1991) señalaron una serie de caracteres asociados a condiciones de sequía, en estudios posteriores, Ceccarelli y Grando (1991b) no encontraron diferencias significativas en diversos caracteres de materiales seleccionados tanto en condiciones óptimas como en condiciones de bajo rendimiento.

7.3.2. Relación entre el rendimiento de grano en los distintos ambientes y establecimiento del ambiente óptimo de selección

En la Tabla 7-4 se presentan las correlaciones de rangos de Spearman entre los rendimientos de grano en tres tratamientos salinos de los ensayos TLA94 y GOT94. En ningún caso se encuentra una correlación significativa entre el rendimiento potencial (rendimiento control, C) y el rendimiento en condiciones salinas más elevadas (S). Por el contrario se observa una cierta asociación entre el rendimiento en condiciones salinas elevadas (S) y condiciones salinas moderadas (M) en TLA94 (r_s =0,43; P=0,07) y en GOT94 (r_s =0,52; P_s =0,66;P<0,05) cuando se considera la media de las repeticiones para cada cultivar. También parece existir una relación entre el rendimiento en condiciones salinas moderadas y el rendimiento en

condiciones control, siendo significativa y moderada (r_s= 0,66; P<0,01) en TLA94 y próxima a significación pero muy débil (r_s=0,41; P=0,08) en GOT94. Estos resultados contrastan con los obtenidos por otros autores como McColl (citado por Jana, 1988) en cebada y Richards *et al*. (1987) en distintos cereales, quienes, si bien encontraron igualmente una interacción genotipo x salinidad, obtuvieron que los materiales de mayor rendimiento en condiciones no salinas seguían siendo los más productivos en condiciones salinas.

	TLA94			**GOT94**			
	rep1	**rep2**	**media**	**rep1**	**rep2**	**rep3**	**media**
S/C	-0,09	-0,04	-0,01	0,32	-0,03	0,28	0,32
S/M	0,10	0,71**	0,43	0,32	0,40	0,16	0,52*
C/M	0,74**	0,29	0,66**	0,30	0,39	-0,01	0,41

Tabla 7-4. Correlaciones de rangos de Spearman (rs) del rendimiento de grano de los 18 cultivares de cebada entre distintos tratamientos salinos, C-control, M-intermedio, S-salino. Se presentan los valores para cada una de las repeticiones y para la media de cada ensayo. (Significación: **, P<0,01; *, P<0,05; no símbolo, P>0,05). **Nota:** En el ensayo de TLA, se tomó la media de los tratamientos 0 y 1 para el Control, la media de T4 y T5 para el intermedio y la media de T8 y T9 para el salino.-

La existencia de una adaptabilidad específica supone el reconocimiento de que los caracteres (genes en primera instancia) que están relacionados con el rendimiento en condiciones sin salinidad son distintos que en condiciones salinas. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Schatman *et al*. (1991) entre diversas accesiones del género *Triticum*, según los cuales la tolerancia a la salinidad no es únicamente debida al rendimiento potencial sino que está bajo control genético.

La Figura 7-4 representa la variabilidad genotípica del rendimiento de grano de los 18 cultivares (expresada por la desviación estándar) en los distintos ambientes salinos (expresados por su índice ambiental). Se observa que la variabilidad disminuye al aumentar el nivel de salinidad (menor índice ambiental), lo que podría ser una causa fundamental del rechazo a realizar la selección en condiciones salinas, ya que dificulta la selección de materiales.

Según los resultados obtenidos en este trabajo, los materiales seleccionados en condiciones control sin salinidad, donde mejor se expresa el rendimiento potencial y mayor es la variabilidad, estarían peor adaptados a condiciones de salinidad elevada. Sin embargo, si la selección se lleva a cabo utilizando niveles salinos moderados (nivel Medio), podría obtenerse una respuesta a la selección aceptable, ya que la variabilidad es intermedia (Figura 7-4), siendo dichos materiales más tolerantes en condiciones de salinidad moderada y alta. Estos resultados parecen indicar que si se desea seleccionar cultivares de cebada tolerantes a la salinidad (adaptación específica), es preciso emplear un nivel de salinidad, al menos, superior al nivel salino para el que se produce el cruce entre los dos grupos de cultivares, lo que supone una salinidad aparente del suelo de 1,36 dS m^{-1}. Este valor equivale a 7 dS m^{-1} de salinidad en el extracto de pasta saturada (CEe), y 18,5 dS m^{-1} si se considera la salinidad de la solución del suelo (Ce_{ss}) en el ensayo. Si bien este valor puede parecer bajo en relación al valor de salinidad umbral establecido por Maas y Hoffman (1977) de 8 dS m^{-1} para la cebada, hay que considerar que puede estar influido por el mayor daño causado en la TLA debido a la aspersión salina. Expresando dicho nivel salino en términos del descenso de producción causado (Figura 7-1), es el nivel salino en el que el rendimiento de grano (medio de los 18 cultivares) se reduce aproximadamente un 50% en relación a condiciones sin salinidad.

El debate existente sobre la importancia de la estabilidad tiene menos interés cuando se refiere a salinidad del suelo que cuando se refiere a sequía, ya que se trata de un problema que se presenta de forma permanente en amplias zonas del mundo. Dado que la existencia de genotipos de cebada adaptados a condiciones sin salinidad está asegurada, parece interesante la obtención de nuevos materiales que produzcan un rendimiento aceptable en zonas de salinidad moderada-alta. Por lo tanto, hablar de adaptación específica de la cebada a una salinidad moderada puede suponer la rentabilización de millones de hectáreas a nivel mundial, lo que hace viable y justificable económicamente un programa de mejora genética especifica para condiciones salinas. Hay que considerar también que al ser la cebada el cereal más tolerante a la salinidad, su mejora permitiría producir en suelos salinos abandonados, mientras que si se pretendiera mejorar otro cereal menos tolerante (caso del trigo), quizá no podría competir, a pesar de ello, con la cebada, con lo que no se favorecería su producción en esos suelos improductivos.

7.4. CONCLUSIONES

1. Los resultados obtenidos indican que existen diferencias significativas en la adaptabilidad específica a la salinidad de los 18 cultivares analizados. Así, los cultivares Kvl-468, Malta, Igri, Pen, Criter, Albacete y Dpche-18 son los más adaptados (más tolerantes) a condiciones de salinidad elevada, los cultivares Cameo, Annoceur, Aglou, Acsad-176 y Alpha, bien adaptados a condiciones no salinas, son los menos adaptados (más sensibles) a la salinidad, y el resto de los cultivares (Asni, Barbarrosa, Mogador, Acsad-60, Merzaga y Reinette) son los de mayor estabilidad media a lo largo del intervalo de salinidad impuesto experimentalmente.

2. Existe una correlación negativa significativa ($P<0,05$) entre el rendimiento potencial (o rendimiento en condiciones no salinas) y la tolerancia relativa a la salinidad de los 18 cultivares analizados. Por consiguiente, un programa de mejora diseñado exclusivamente para incrementar el rendimiento potencial de la cebada puede conducir a la obtención de líneas mejoradas menos tolerantes a la salinidad que, eventualmente, reducirían su rendimiento absoluto en condiciones de salinidad y/o elevada.

3. Los resultados obtenidos en la TLA sugieren que el ambiente o nivel salino óptimo para seleccionar cultivares de cebada por su tolerancia a niveles de salinidad altos es un nivel de en torno a 19 $dS\ m^{-1}$ de Ce_{ss}. Esta conclusión está basada en que (1) a este nivel existe todavía suficiente variabilidad entre cultivares y (2) existe una correlación significativa entre el rendimiento de grano en condiciones de salinidad media y elevada. Debido a que se ha constatado que un mismo nivel salino en el suelo puede tener un efecto muy diferente sobre el cultivo, en función de otras características ambientales y de manejo agronómico, puede ser preferible hablar de un nivel salino que produzca un descenso en el rendimiento de grano de la cebada de aproximadamente el 50% con respecto a condiciones sin salinidad.

MIGUEL DE CERVANTES BIBLIOTECA VIRTUAL

CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL

La salinidad del suelo es uno de los factores abióticos más negativos para la productividad de los cultivos, ya que no solo afecta actualmente a unas mil millones de hectáreas a nivel mundial (Szabolcs, 1989), sino que las previsiones apuntan a impactos futuros de incluso mayor magnitud.

La salinización de los suelos conduce a su vez al deterioro de la calidad de las aguas superficiales y subterráneas (Aragüés, 1995), estableciéndose de esta manera un ciclo degradativo que puede resultar en la consecución de sistemas agrícolas de regadío no sostenibles.

La creciente degradación de la calidad de las aguas y de los suelos es fundamentalmente debida a la intensificación irracional en el uso de estos recursos naturales así como al manejo inapropiado de los sistemas agrícolas y, en particular, del riego y del drenaje. Junto a estos problemas, de soluciones técnicas y/o socio-económicas no siempre viables, debe aceptarse que la creciente competencia por el agua para otros usos no agrícolas, más rentables económicamente y más exigentes en sus requerimientos de calidad, llevará a la utilización para el riego de aguas de menor calidad.

Las soluciones a este problema son lógicamente multidisciplinares, incluyendo tanto medidas de tipo tecnológico (sistemas de riego más eficientes, instalación de drenajes, aplicación de enmiendas físico-químicas etc..), como medidas de tipo agronómico (fertilización, manejo del riego, densidades de siembra etc..).

En este contexto, la selección de plantas especialmente adaptadas a condiciones salinas se plantea como una de las soluciones a medio/largo plazo para rentabilizar los sistemas agrícolas afectados por la salinidad, siempre que el cultivo de estas plantas mejoradas no conduzca a la salinización progresiva e irreversible de los suelos y de las aguas. Sin embargo, antes de abordar el objetivo último de obtener plantas más tolerantes a la salinidad, es preciso responder a distintas cuestiones cuyas respuestas son necesarias para la consecución eficiente de dicho objetivo.

En este trabajo, se han analizado tres de estas cuestiones:

(1) El desarrollo y validación de métodos de campo para establecer la tolerancia a la salinidad, factor que está limitando de forma relevante los programas de mejora ya que está ampliamente demostrado que los resultados obtenidos en laboratorio, cultivo hidropónico e invernadero no son suficientemente representativos de la respuesta real de las plantas en condiciones de campo salinas. En este trabajo se ha profundizado en la validación de la Triple línea de aspersión (TLA) como herramienta diseñada (Aragüés *et al*., 1992) para el cribado de genotipos de cebada a la salinidad del suelo.

(2) La posible relación de ciertos caracteres morfo-fisiológicos con la tolerancia a la salinidad de la cebada, lo que en teoría (Blum, 1992; Noble y Rogers, 1992; Flowers y Yeo, 1995) permitiría aumentar la eficiencia de la selección ya que ésta se efectuaría directamente utilizando caracteres asociados a los mecanismos de tolerancia.

(3) La definición del ambiente o intervalo óptimo de salinidad del suelo en el que realizar la selección de cultivares de cebada por su tolerancia a la salinidad, lo que depende del tipo de interacción genotipo x salinidad (GxE) existente. Desde el punto de vista práctico dicho intervalo óptimo debe asimismo definirse en función del nivel y extensión de la salinidad de los suelos en los que sólo la cebada mejorada sería económicamente competitiva frente a otros cultivos alternativos.

Validación de la triple línea de aspersión (tla)

El principal factor limitante de la TLA es que los cultivos (cebada en nuestro caso) son mojados por las aguas salinas aplicadas en el sistema de aspersión, lo que puede conducir a la absorción foliar de sales. En consecuencia, los niveles de tolerancia a la salinidad del suelo establecidos con la TLA pueden verse afectados por el grado de absorción foliar y por la sensibilidad diferencial de los cultivares de cebada al mismo.

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que en la TLA se alcanzan concentraciones mayores de iones en las hojas (especialmente de Cl^- y Ca^{2+}) que en un sistema de goteo (GOT) en el que la absorción de iones es exclusivamente vía radicular. Esta absorción foliar es moderada para aguas de salinidad media-alta (CEagua =9 dS m^{-1}), y más elevada para aguas de salinidad muy alta (CEagua = 17 dS m^{-1}). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Benes *et al*. (1996a) en cebada según los cuales, a pesar de efectuar un pre y un post-riego con agua dulce similar al que se efectúa en la TLA, todavía se produce una cierta absorción iónica foliar. Asimismo, los resultados obtenidos indican que existen diferencias en el grado de absorción foliar entre los 18 cultivares de cebada analizados, lo que puede tener importancia si los fenómenos de exclusión radicular en la cebada son los que determinan preferentemente el nivel de tolerancia de los distintos cultivares, tal como indicaron Gorham *et al*. (1994).

La absorción foliar en la TLA puede ser una de las causas de que los niveles de tolerancia deducidos en este sistema sean menores que los deducidos en el sistema de goteo, ya que se observan unos descensos en el rendimiento de grano mayores en TLA que en GOT**,** especialmente para los tratamientos salinos más elevados. Otras características del ensayo de goteo, tales como la mayor frecuencia de riego, el tipo

de suelo más arenoso, y el que la salinidad se estableciera algo más tarde que en el ensayo de TLA, han podido contribuir también a aumentar las diferencias entre los dos sistemas.

A pesar de la evidente absorción foliar de iones inducida en el sistema de TLA, en condiciones de salinidad moderada (CE de la solución del suelo (CEss) alrededor de 18 dS m^{-1}) existe una correlación positiva y significativa ($P<0,05$) entre el ordenamiento de los 18 cultivares según su rendimiento de grano absoluto establecido por la TLA y por el GOT. Por el contrario, dicho ordenamiento no es significativo para condiciones de salinidad elevada (CEss alrededor de 25 dS m^{-1}), posiblemente debido al mayor efecto de la absorción foliar de sales ya mencionado, así como a la menor variabilidad inter-genotípica del rendimiento de grano en condiciones de salinidad elevada en la TLA, lo que dificulta la correlación.

Por otro lado existe una correlación débil, pero significativa ($P<0,05$), entre las tolerancias relativas establecidas por ambos sistemas de riego para el conjunto de los 18 cultivares analizados, lo que tiene gran interés si se considera que la tolerancia relativa es el parámetro utilizado de forma más frecuente por los mejoradores para definir y cribar por tolerancia la salinidad.

Estos resultados sugieren que la absorción foliar inducida por la TLA no limita de forma sustancial su utilización como sistema de cribado de cultivares de cebada tanto para establecer tolerancias relativas como tolerancias absolutas (en este último caso, solo para condiciones de salinidad moderadas), lo que corrobora los resultados de Maas *et al*. (1982) que describieron escasos daños en la cebada sometida a aspersión salina a pesar de que absorbía una cantidad apreciable de sales.

Un aspecto cuestionable del sistema de TLA es que la falta de aleatorización de los tratamientos salinos, inherente al sistema, restringe el análisis estadístico a realizar, si bien presenta la ventaja de obtener las funciones de respuesta a partir de un número elevado de observaciones o tratamientos salinos (10 en nuestros experimentos), lo que confiere una elevada robustez a las funciones de regresión obtenidas. Esta ventaja no sería tan relevante si se confirma la elevada correlación positiva (significativa a $P<0,01$) encontrada en este trabajo entre el parámetro CE_{50} deducido de las funciones de respuesta y la relación entre el rendimiento de grano en el tratamiento salino elevado y en el tratamiento control no salino, lo que permitiría estimar la respuesta de la cebada disponiendo únicamente de dos tratamientos (salino y control).

A pesar de estas limitaciones puede concluirse, de acuerdo con los resultados obtenidos por Aragüés *et al.* (1992) y Royo y Aragüés (1993), que si se respetan ciertas recomendaciones (altas fracciones de lavado y riegos con poco viento), el sistema de TLA permite obtener una serie de niveles salinos, repetibles en el espacio y en el tiempo, con una sencillez y bajo coste difícilmente alcanzables por otros sistemas.

Caracteres asociados a la tolerancia a la salinidad

Caracteres morfológicos

Ninguno de los caracteres morfológicos analizados (vigor inicial, altura, peso de mil granos y número de espigas) se encuentra correlacionado de forma consistente con el rendimiento absoluto de grano en condiciones salinas. Únicamente la biomasa aérea final tiene una correlación positiva consistente con el rendimiento de grano, tanto en condiciones de salinidad moderada como en condiciones de salinidad elevada, debido al escaso efecto de la salinidad sobre el índice de cosecha en la cebada. Obviamente, este resultado no mejora la eficiencia ni la rapidez de la selección, ya que en cualquier caso es preciso llegar al final del ciclo del cultivo. El efecto de la salinidad sobre la altura final y sobre la biomasa aérea está correlacionado con la tolerancia relativa a la salinidad del rendimiento en grano si se utiliza un nivel salino suficientemente elevado y el estrés se inicia desde el establecimiento del cultivo, resultado que coincide con los obtenidos por Ortíz Ferrara *et al.* (1989) y Sayre *et al.* (1995) para el trigo blando en condiciones de sequía. El carácter altura presenta la ventaja de ser fácil, económico y rápido de medir, y no es necesario esperar hasta madurez fisiológica ni proceder al cosechado y pesado de todos los cultivares, además de que puede ser evaluado en plantas aisladas. Por el contrario, ya se ha comentado que la utilización de la biomasa aérea final como criterio de tolerancia no presenta ninguna ventaja frente al rendimiento de grano salvo que pueda ser estimada de forma más sencilla a través de la utilización de índices visuales o mediante técnicas radiométricas de detección remota.

Sin embargo, a pesar de la buena correlación encontrada en los ordenamientos establecidos según índices visuales por dos observadores independientes para un conjunto de 18 cultivares de cebada, la correlación de estos índices con la biomasa aérea sólo ha sido significativa en condiciones control, sin salinidad, o en condiciones de salinidad moderada. Esto indica que en condiciones de estrés salino elevado puede resultar difícil discriminar la biomasa aérea a través de dichos índices, debido posiblemente a la baja variabilidad entre genotipos. Además, los resultados de Kelman y Qualset (1991) indican una baja heredabilidad del carácter biomasa aérea final en el trigo lo que, si se confirma en el caso de la cebada, puede impedir su utilización como carácter de selección en lugar del rendimiento de grano.

A pesar de que la precocidad y el correspondiente escape resulta un carácter interesante en condiciones de sequía (Ceccarelli, 1987; Acevedo *et al*., 1991; Sayre *et al*., 1995), en condiciones salinas no

parece estar asociado al rendimiento de grano, posiblemente debido a que el estrés salino es continuo a lo largo de todo el ciclo del cultivo. El tipo de cebada (dos o seis carreras) no está relacionado con la tolerancia a la salinidad en las condiciones establecidas en nuestros ensayos.

En definitiva, si bien parece existir cierta correlación entre algunos de los caracteres analizados y el rendimiento de grano en condiciones salinas, su nivel de significación es bajo, lo que limita su utilización como únicos criterios para el cribado de cultivares por su tolerancia a la salinidad.

Concentraciones iónicas foliares

Las concentraciones iónicas foliares de Na^+, Ca^{2+} y Cl^- se incrementan de forma importante con la salinidad, si bien no en la misma proporción en las distintas hojas. Este incremento es más importante en las hojas adultas, mostrando la hoja bandera durante el espigado una mayor capacidad para excluir iones que las hojas jóvenes durante la fase de ahijamiento.

Las concentraciones foliares de K^+ no son afectadas en condiciones salinas si existe un suministro adecuado de Ca^{2+} en la solución del suelo por lo que, coincidiendo con los resultados de Aloy (1995), en estas condiciones ni las concentraciones de K^+ ni la relación K^+/Na^+ parecen estar limitando el crecimiento de la cebada. Con los elevados niveles de Ca^{2+} establecidos en los ensayos el ion Cl^- ha resultado ser más perjudicial que el Na^+ en relación al crecimiento y rendimiento final, posiblemente debido a que la exclusión radicular del Na^+ es más eficaz que la del Cl^-.

El hecho de que las concentraciones iónicas foliares en distintos estados fenológicos (inicio de ahijamiento y espigado) no se encuentren correlacionadas sugiere que la capacidad de excluir iones varía con la edad de la planta de forma diferente entre los cultivares estudiados.

La ausencia de correlación entre las concentraciones iónicas foliares en fases tempranas y el rendimiento final de grano indica la imposibilidad de seleccionar en base a dicho criterio como carácter de cribado, al margen de otras consideraciones. Sin embargo, en fases más avanzadas (espigado) tanto las concentraciones de Cl^- como el potencial osmótico total en la hoja anterior a la hoja bandera están correlacionados negativamente con el rendimiento en grano, aunque las correlaciones son bajas y no lo suficientemente consistentes como para utilizar dichos caracteres como únicos criterios para establecer el grado de tolerancia de los distintos cultivares a la salinidad.

Temperatura de cubierta, conductancia estomática y discriminación isotópica

El efecto osmótico de la salinidad sobre la cebada ha conducido a un aumento de la temperatura de cubierta y a una disminución de la conductancia estomática y de la discriminación isotópica de carbono (Δ). Las medidas rápidas del estado hídrico de las plantas, tales como la conductancia estomática y la temperatura de cubierta, llevan asociadas una variabilidad muy alta dentro de cada parcela de un mismo tratamiento, igual o superior a la variabilidad encontrada entre los distintos cultivares, por ser muy sensibles a las condiciones ambientales en el momento de realizar las medidas. Aunque una forma de solucionar este problema sería aumentar el número de repeticiones por parcela, esta solución no es práctica si se desea evaluar un número elevado de genotipos. El hecho de que se trate de medidas puntuales (en tiempo y espacio) así como la imposibilidad de realizarlas (especialmente la conductancia estomática) en un número elevado de cultivares en el mismo estado fenológico, imposibilita su utilización como caracteres indicadores de tolerancia. A pesar de los resultados prometedores obtenidos con Δ por otros autores como carácter indicador de la eficiencia en el uso del agua (EUA) en plantas C_3, y de la correlación positiva encontrada entre Δ y el rendimiento en grano en condiciones de estrés hídrico en cebada (Craufurd *et al*., 1991; Romagosa y Araus, 1991), los resultados obtenidos en este trabajo indican que existe una correlación positiva entre Δ y el rendimiento de grano en condiciones control (sin salinidad) pero no en condiciones salinas. La utilidad de Δ quedaría por lo tanto restringida a su papel como indicador del rendimiento potencial, tal como indican Condon *et al*. (1987) y Kirda *et al*. (1992) en trigo blando y duro respectivamente.Por otro lado,no se ha encontrado una relación entre Δ y la fecha de espigado, en contra de los resultados obtenidos por Austin *et al*.(1990),sugiriendo que las diferencias encontradas en Δ dentro de cada tratamiento son de origen genético más que de origen ambiental.

El contenido de cenizas del grano está correlacionado positiva y débilmente ($P<0,05$) con el rendimiento de grano en condiciones salinas, resultado de simular al obtenido por Febrero *et al.* (1994) en condiciones de sequía. Sin embargo, el contenido de cenizas parece estar asociado al carácter peso de mil granos y no tener relación con la EUA, dada la falta de correlación con Δ en todos los tratamientos estudiados. De cualquier forma, el contenido de cenizas en grano obliga a llevar los ensayos hasta el final del ciclo del cultivo, lo que limita su utilidad práctica.

La idea de seleccionar genotipos utilizando caracteres que supuestamente aumentan su productividad en condiciones de estrés salino (Yeo y Flowers, 1986; Noble y Rogers, 1992; Flowers y Yeo, 1995) tiene posiblemente su origen en el concepto de ideotipo (Donald, 1968) desarrollado originalmente para condiciones sin estrés. Los resultados de este trabajo indican que la selección utilizando esta vía puede no resultar válida para condiciones salinas, aunque algunos de los caracteres estudiados podrían utilizarse en

algunas fases de los programas de selección. La causa principal que impide identificar caracteres correlacionados con tolerancia es la dificultad de asociar caracteres individuales al rendimiento de grano, ya que distintas combinaciones de estos caracteres permiten obtener el mismo grado de tolerancia a la salinidad. Molina-Cano *et al.* (1990) indican que uno o pocos genes pueden tener un efecto importante sobre el rendimiento de grano, y que para conocer la contribución de un determinado carácter (gen) al rendimiento de grano es preciso disponer de líneas isogénicas que permitan eliminar el efecto enmascarador del fondo genético cuando se utiliza un conjunto de cultivares diferentes, como se ha efectuado en este trabajo.

Por todo ello, el procedimiento piramidal (Yeo y Flowers,1986; Flowers y Yeo, 1995) de agrupación de los distintos caracteres morfo-fisiológicos asociados a la tolerancia a la salinidad puede resultar más costoso y ser menos eficiente que los procedimientos clásicos, más empíricos, de selección y mejora basados en el rendimiento de grano final. Los escasos resultados obtenidos en los últimos 20 años, utilizando la estrategia analítica, apuntan a la ineficacia de esta metodología, si bien Flowers y Yeo (1995) indican que los pocos resultados prácticos obtenidos en la aplicación de la fisiología a la mejora vegetal, especialmente en condiciones de estrés salino, son debidos a que no ha existido suficiente presión sobre los mejoradores para obtener materiales seleccionados para condiciones salinas.

Adaptabilidad a condiciones salinas y ambiente de selección

Los resultados obtenidos indican que existe una importante interacción genotipo x salinidad en los cultivares de cebada analizados, de tal manera que es posible separar los 18 cultivares estudiados en al menos dos grupos bien diferenciados por su adaptabilidad a condiciones con y sin salinidad.

Utilizando la metodología de regresión lineal propuesta por Finlay y Wilkinson (1963) se ha establecido que las rectas de regresión entre el rendimiento de grano y la salinidad del suelo de estos dos grupos de cultivares se cruzan alrededor de un valor de CEss de 19 dS m^{-1}. Este resultado indica que no existe una amplia adaptabilidad para condiciones salinas si se considera el intervalo de salinidad utilizado en este trabajo, desde un nivel no salino, hasta un nivel elevado de CE_{ss} =25 dS m^{-1}. Estos resultados difieren de los obtenidos por McColl (citado por Jana, 1987), según el cual aunque existen diferencias en la tolerancia relativa a la salinidad de un conjunto de cultivares de cebada, no se produce una interacción de tipo cualitativo entre los mismos.

La correlación negativa encontrada en este trabajo entre rendimiento potencial y tolerancia (estabilidad) a la salinidad (similar a la encontrada por Ceccarelli (1987) y Ceccarelli y Grando (1991b) en condiciones de estrés hídrico) limita claramente la posibilidad de encontrar cultivares mejorados con rendimientos máximos en todos los ambientes.

Evidentemente, la decisión de llevar a cabo un programa regional o nacional de mejora específica para condiciones salinas depende del ambiente (extensión en superficie y grado de afección salina) en el cual se van a cultivar dichos genotipos. Al contrario que en la sequía, que puede presentarse en diversos grados y en distintas épocas en una misma localidad, se caracteriza por su mayor estabilidad espacial y temporal, por lo que tal como afirma Blum (1992), la probabilidad de obtener un progreso mediante la mejora genética es mayor.

En cuanto al ambiente óptimo de selección para condiciones salinas, los resultados obtenidos muestran una falta de correlación entre el rendimiento de grano en condiciones control y en condiciones salinas elevadas debido a la existencia de la interacción genotipo x salinidad ya discutida. Parece que lo más eficiente, de acuerdo con Richards *et al*. (1987) y Blum (1988), es la selección en condiciones de salinidad moderada, ya que la variabilidad entre los genotipos es aceptable y es posible la selección entre los distintos materiales. Sin embargo, si se desean obtener genotipos adaptados específicamente a condiciones salinas, el nivel salino debería encontrarse a partir del punto en el que se ha producido el cruce entre los grupos de cultivares obtenidos, esto es, un nivel salino superior a CE_{ss} = 18-19 dS m^{-1} durante todo el ciclo del cultivo (desde su establecimiento). Sin embargo, dicho valor salino, si bien válido para el sistema de TLA, puede no serlo en otras condiciones, ya que en el sistema de goteo (GOT) dicho nivel salino en el suelo ha conducido a descensos en el rendimiento de grano mucho menores, por motivos discutidos anteriormente. Esto obliga a expresar el ambiente en función de la respuesta que ha provocado sobre el cultivo, con lo que habría que utilizar un nivel salino (CE_{ss} =18-19 dS m^{-1} en TLA) con el que se reduzca un 50% la media del rendimiento de grano de los genotipos del ensayo, en relación a condiciones sin salinidad.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Acevedo, E. 1989. Improvement of winter cereal crops in Mediterranean environments. Use of yield, morphological and physiological traits. *In* : Physiology-Breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments. (Montpelllier, France, 3-6 July 1989). Ed. INRA, Paris 1991. (Les Colloques nº55).

Acevedo, E., Craufurd, P.Q., Austin, R.B., and Perez-Marco, P. 1991. Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. J. Agric. Sci. (Camb.) 116: 23-36.

Ahmad, N. 1965. A review of salinity-alkalinity status of irrigated soils of west Pakistan. Agroken Talajkan 14 (Suppl): 117-154.

Akhtar, J., Gorham, J., and Qureshi, R. H. 1994. Combined effect of salinity and hypoxia in wheat (Triticum aestivum L.) and wheat-Thinopyrum amphiploids. Plant and Soil 166:47-54.

Alarcón, J. J., Sanchezblanco, M. J., Bolarin, M. C., and Torrecillas, A. 1994. Growth and osmotic adjustment of two tomato cultivars during and after saline stress. Plant and Soil 166:75-82.

Alberico, G. J., and Cramer, G. R..1993. Is the Salt Tolerance of Maize Related to Sodium Exclusion.1. Preliminary Screening of Seven Cultivars. J. of Plant Nutr. 16:2289-2303.

Alberto, F., Machín, J., y Aragüés, R. 1986. La problemática general de la salinidad en la cuenca del Ebro. Seminario "El sistema integrado del Ebro". Barcelona, 23-25 de febrero. 221-236 pp.

Albisu, L.M., Gil, J.M., y Aragüés, R. 1988. Impacto económico de agua salina en la agricultura de la cuenca del Gallego. MAPA. Comunicaciones INIA, serie economía Nº25.

Aloy, M. 1995. Leaf ion concentrations and salt tolerance in barley. Ph.D. Thesis. University of Wales, Bangor, UK. 229 pp.

Angas, P. 1995. Influencia de la salinidad sobre el desarrollo radicular de trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L.). Proyecto Final de Carrera. ETSEALL. 66 pp.

Aragüés, R. 1995. Agricultura de regadío y salinización de suelos y aguas. CSIC ed. Fronteras de la Ciencia y la Tecnología 8: 36-39.

Aragüés, R., y Alberto, F. 1983. La salinización. Ponencia presentada en SMAGUA/83. Zaragoza. 41-78 pp.

Aragüés, R. y Millán, M. 1986. El sensor electromagnético como método de medida "in situ" de la salinidad del suelo. Comunicaciones INIA Nº18: 249-255.

Aragüés, R., Alberto, F., y Quílez, D. 1986. Relaciones entre los parámetros químicos de las aguas superficiales de la cuenca del Ebro. Seminario "El sistema integrado del Ebro". Barcelona, 23-25 de febrero. 253-277 pp.

Aragüés, R., Royo, A., y Faci, J. 1992. Evaluation of a triple line source sprinkler system for salinity crop production studies. Soil Sci. Soc. Am. J. 56: 377-383.

Aragüés, R., Royo, A., and Grattan, S.R. 1994. Foliar uptake of sodium and chloride in barley sprinkler-irrigated with saline water: effect of pre-irrigation with fresh water. Eur. J. Agron. 3(1): 9-16.

Ashraf, M., and Waheed, A. 1993. Responses of Some Genetically Diverse Lines of Chick Pea (Cicer arietinum L) to Salt. Plant and Soil 154:257-266.

Ashraf, M., and Fatima, H. 1994. Intra-specific variation for salt tolerance in linseed (Linum usitatissimum L). Journal of Agronomy and Crop Science - Zeitschrift Fur Acker und Pflanzenbau 173:193-203.

Ashraf, M., McNeilly, T., and Bradshaw, A.D. 1987. Selection and heritability of tolerance to sodium chloride in four forage species. Crop Sci. 27(2): 232-234.

Aslam, M., Huffaker R.C., and Rains W. 1984. Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. Plant Physiol. 76: 321-325.

Austin, R.B. 1987. Some crop characteristics of wheat and their influence on yield and water use. *In* : "Drought tolerance in winter cereals". (J. P. Srivastava, E. Porceddu, E. Acevedo, S. Varma, eds.). John Wiley & Sons, Chichester, 321-336 pp.

Austin, R.B., Craufurd, P.Q., Hall, M.A., Acevedo, E., Siveira Pinheiro, B., and Ngugi, E.C.K. 1990. Carbon isotope discrimination as a means of evaluating drought resistance in barley, rice and cowpeas. Bull. Soc. bot. Fr. 137, Actual bot (I): 21-30.

Ayers, D.A., and Westcott, D.W. 1985. Water quality for agriculture. 97 pp. Irrigation and Drainage. Paper 29. 97 pp, FAO. Roma.

Ayers, A.D., Brown, J.W., and Wadleigh, D.W. 1952. Salt tolerance of barley and wheat in soil plots receivint several salinization regimes. Agron. J. 44: 307-310.

Belkhodja, R., Morales, F., Abadia, A., Gomezaparisi, J., and Abadia, J. 1994. Chlorophyll Fluorescence as a Possible Tool for Salinity Tolerance Screening in Barley (*Hordeum vulgare* L). Plant Physiol. 104:667-673.

Benes, S.E., Aragüés, R., Austin, R.B., and Grattan, S.R. 1996a. Brief pre- and post-irrigation with freshwater

reduces foliar salt uptake in maize and barley irrigated with saline water. Plant and Soil (in press).
Benes, S.E., Aragüés, R., Grattan, S.R., and Austin, R.B. 1996b. Foliar and root absorption of Na^+ and Cl^- in maize and barley: implications for salt tolerance screening and the use of saline sprinkler irrigation. Plant and Soil (in press).
Bernstein, L., and Hayward, H.E. 1958. Physiology of salt tolerance. Ann. Rev. Plant Physiol. 9: 25-46.
Bernstein, L., and Francois, L.E. 1975. Effects of frequency of sprinkling with saline waters compared with daily drip irrigation. Agron. J. 67(2): 185-190.
Blum, A., 1983. Breeding programs for improving crop resistance to water stress. *In* : "Crop reaction to water and temperature stresses in humid, temperate climates". Raper D.C., and Krametr P.Y. eds. Westview Press, Boulder, pp 117-154.
Blum, A. 1992. The role of physiological techniques in breeding for stress tolerance. Workshop on "Field ecophysiological techniques for crop improvement in semi-arid areas". Monterotondo (Rome), 27-29 May.
Blum, A. 1988. Plant breeding for stress environments. 223 O. CRC Press. Florida. USA.
Bole, J.L., and Wells, S.A. 1979. Dryland soil salinity: Effect on the yield and yield components of 6-row barley, 2-row barley, wheat, and oats. Can J. Soil Sci. 59: 11-17.
Boursier, P., and Läuchli, A. 1990. Growth responses and mineral nutrient relations of salt stressed sorghum. Crop Sci. 30: 1226-1233.
Brugnoli, E., and Lauteri, M. 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt sensitive (*Phaseolus vulgare* L.) C3 non-halophytes. Plant Physiol. 95:628-635.
Cachorro, P., Ortiz, A., and Cerdá, A. 1994. Implications of Calcium Nutrition on the Response of *Phaseolus vulgaris* L. to Salinity. Plant and Soil 159:205-212.
Ceccarelli, S. 1987. Tolerance to climatic stresses. Barley genetics V: 689-702.
Ceccarelli, S. 1991. Selection for specific environments or wide adaptability?. *In* : "Improvement and management of winter cereals under temperature, drought and salinity stresses". Monografias INIA. nº76, 227-237 pp.
Ceccarelli, S., and Grando, S. 1991a. Selection environment and environmental sensitivity in barley. Euphytica 57: 157-167.
Ceccarelli, S., and Grando, S. 1991b. Environment of selection and type of germplasm in barley breeding for low-yielding conditions. Euphytica 57: 207-219.
Cerdá, A., Pardines, J., Botella, M. A., and Martínez, V. 1995. Effect of potassium on growth, water relations, the inorganic and organic solute contents two maize cultivars grown under saline conditions. J. of Plant Nutr. 18:839-851.
Chaudhary, T.N., Bhatnagar, V.K., and Prihar, S.S. 1974. Growth response of crops to depth and salinity of ground water ans soil submergence. I. Wheat (*Triticum aestivum* L.). Agron. J. 66: 32-35.
Chaudhary, M. T., Wainwright, S. J., Merrett, M. J., and Shahealam, M. 1994. Salt tolerant plants of Lucerne (*Medicago media* Pers) regenerated from salt-selected suspension cultures. Plant Science 98:97-102.
Colmer, T. D., Fan, T. W. M., Higashi, R. M., and Lauchli, A. 1994. Interactions of Ca^{2+} and NaCl stress on the ion relations and intracellular pH of Sorghum bicolor root tips: An in vivo P-31-NMR study. J. Exp. Bot. 45:1037-1044.
Condon, A.G., Richards, R.A., and Farquhar, G.D. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. Crop Sci. 27: 996-1001.
Cotlove, E. 1963. Determination of true chloride content of biological fluids and tissues. II. Analysis by simple nonisotopic methods. Anal. Chem. 35: 101.
Cramer, G.R., Abdelbasset, R., and Seemann, J.R. 1990a. Salinity-Calcium interactions on root growth and osmotic adjustment of two corn cultivars differing in salt tolerance. J. of plant Nutr. 13(11): 1453-1462.
Cramer, G.R., Epstein, E., and Lauchli, A. 1990b. Effects of sodium, potassium and calcium on salt stressed barley. I.- Growth analysis. Physiol. Plant. 80: 83-88.
Cramer, G.R., Epstein, E. and Lauchli, A. 1991. Effects of sodium, potassium and calcium on salt stressed barley. II.- Elemental analysis. Physiol. Plant. 81: 197-202.
Cramer, G. R., Alberico, G. J., and Schmidt, C. 1994. Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids. Aust. J. Plant Physiol. 21: 75-692.
Craufurd, P.Q., Austin, R.G., Acevedo, E., and Hall, M.A. 1991. Carbon isotope discrimination and grain-yield in barley. Field Crops Res. 27: 301-313.
Cubero, J.I., y Flores, F. 1994. Métodos estadísticos para el estudio de la estabilidad varietal en ensayos agrícolas. Ed. Junta de Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca. Monografías 12/94. 176 pp.
Cullis, B.R., and Gleeson, A.C. 1989. Efficiency of neighbour analysis for replicated variety trials in Australia.

J. Agric. Sci. (Cambr.) 113: 233-239.
Curtin, D., Steppuhn, H., and Selles, F. 1993. Plant responses to sulfate and chloride salinity: growth and ionic relations. Soil Sci. Soc. Am. J. 57: 1304-1310.
Díaz, L., y Herrero, J. 1992. Salinity estimates in irrigated soils using electromagnetic induction. Soil Sci.154 (2): 151-157.
Donald, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17: 385-403.
Dracup, M. 1991. Increasing salt tolerance of plants through cell culture requires greater understanding of tolerance mechanisms. Aust. J. Plant Physiol. 18:1-15.
Dutt, S.K. 1988. Soil salinity effects on the process of grain filling in barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. Indian J. Plant Physiol. XXXI(2): 222-227.
Eberhardt, S.A., and Russel, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci. 6: 36-40.
Epstein, E. 1980. Responses of plants to saline environments. *In* : Genetic Engineering of osmoregulation. D.W. Rains; R.C. Valentine and A. Hollaender eds., Plenum, New York. 7-21 pp.
Epstein, E., and Norlyn, J.D. 1977. Seawater-based crop production: A feasibility study. Science 197: 249-251.
Epstein, E., and Rains, D.W. 1987. Advances in salt tolerance. Plant and Soil. 99: 17-29.
Farquhar, G.D., and Richards, R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. Aust. J. Plant Physiol. 11: 539-552.
Farquhar, G.D., O'Leary, M.H., and Berry, J.A. 1982. On the relatioship between carbon isotope discrimination and the intercelular carbon dioxide concentration in leaves. Aust. J. Plant Physiol. 9: 121-137.
Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., and Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. 40:503-537.
Farooq, S., Asghar, M., Askari, E., and Shah, T. M. 1994. Production and Evaluation of Salt Tolerant Wheat Germplasm Derived Through Crosses Between Wheat (Triticum Aestivum L) and Aegilops Cylindrica. 1. Production of Salt Tolerant Wheat Germplasm. Pakistan J. Bot. 26:283-292.
Febrero, A., Bort, J., Catala, J., Marzabal, P., Voltas, J., and Araus, J. L. 1994. Grain yield, carbon isotope discrimination and mineral content in mature kernels of barley under irrigated and rainfed conditions. Agronomie:127-132.
Finlay, K.W., and Willkinson, G.N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14: 742-754.
Fischer, R.A., and Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. Aust. J. Agric. Res. 29: 897-912.
Flowers, T.J., and Yeo, A.R. 1986. Ion relations of plants under drought and salinity. Aust. J. Plant Physiol. 13: 75-91.
Flowers, T.J., and Yeo, A.R. 1995. Breeding for salinity resistance in crops plants: Where next?. Aust. J. Plant Physiol. 22: 875-884.
Flowers, T.J., Troke, P.F., and Yeo, A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. Annu. Rev. Plant Physiol. 28: 89-121.
Flowers, T.J., Salama, F.M., and Yeo, A.R. 1988. Water use efficiency in rice (*Oryza sativa* L.) in relation to resistance to salinity. Plant, Cell and Environ. 11: 453-459.
Forster, B.P., Miller, T.E., and Law, C.N. 1988. Salt tolerance of two heat *Agropyrum junceum* disomic addition lines. Genome 30: 559-564.
Francois, L.E., and Clark, R.A. 1979. Foliar absorpion of sodium and chloride as a factor in sprinkler-irrigated grapes. J. Am. Soc. Hort. Sci. 104: 11.
Francois, L.E., Donovan, T.J., Maas, E.V., and Rubenthales G.L. 1988. Effect of salinity on grain yield and quality, vegetative growth, and germination of triticale. Agron. J. 80: 642-647.
Fricke, W., Leigh, R. A., and Tomos, A. D. 1994. Epidermal Solute Concentrations and Osmolality in Barley Leaves Studied at the Single-Cell Level - Changes Along the Leaf Blade, During Leaf Ageing and NaCl Stress. Planta 192:317-323.
Fricke, W., Hinde, P. S., Leigh, R. A., and Tomos, A. D. 1995. Vacuolar solutes in the upper epidermis of barley leaves - Intercellular differences follow patterns. Planta 196:40-49.
Galvez, A. F., Gulick, P. J., and Dvorak, J. 1993. Characterization of the Early Stages of Genetic Salt-Stress Responses in Salt-Tolerant Lophopyrum elongatum, Salt-Sensitive Wheat, and Their Amphiploid. Plant Physiol. 103:257-265.
Garcia del Moral, L.F., Ramos, J.M., Garcia del Moral, M.B., and Jiménez-Tejada, M.P. 1991. Ontogenetic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. Crop Sci. 31: 1179-1185.
Gary-Bobo, C.M. 1970. Effect of Ca^{2+} on the water and non electrolyte permeability of phospholipid membranes. Nature 228: 1101-1102.

Gorham, J. 1992. Stress tolerance and mechanisms behind tolerance in barley. Barley Genetics:1035-1049.
Gorham, J. 1993. Genetics and physiology of enhanced K/Na discriminatiom. Genetics aspects of plant Nutr.:151-158.
Gorham, J., Wyn Jones, R.G., and McDonnell, E. 1985. Some mechanisms of salt tolerance in crops plants. Plant and Soil 00: 1-26.
Gorham, J., Budrewicz, E., Mcdonnell, E., and Wyn Jones, R.G. 1986. Salt tolerance in the triticeae: salinitie-induced changes in the leaf solute composition of some perennials triticeae. J. Exp. Bot. 37(181): 1114-1128.
Gorham, J., Papa, R., and AlloyLeonart, M. 1994. Varietal differences in sodium uptake in barley cultivars exposed to soil salinity or salt spray. J. Exp. Bot. 45: 895-901.
Grattan, S.R., and Grieve, C.M. 1994. Mineral nutrient acquisition and response by plants grown in saline environments. In: "Handbook of plant and crop stress". Ed. Mohammad Pessarakli. Marcel Dekker, Inc. New York. 203-226 pp.
Grattan, S.R., Royo, A., and Aragüés, R. 1994. Chloride accumulation and partitioning in barley as affected by differential root and foliar salt absorption under saline sprinkler irrigation. Irr. Sci. 14: 147-155.
Greenway, H. 1962a. Plant response to saline substrates. I.- Growth and ion uptake of several varieties of *hordeum* during and after sodium chloride treatment. Aust. J. Biol. Sci. 15: 16-38.
Greenway, H. 1962b. Plant response to saline substrates. II.- chloride, sodium and potasium uptake and translocation in young plants of *hordeum vulgare* during and after a short sodium chloride treatment. Aust. J. Biol. Sci. 15: 39-57.
Greenway, H. 1963. Plant response to saline substrates. III.- Effect of nutrient concentration on the growth and ion uptake of *hordeum vulgare* during a sodium chloride stress. Aust. J. Biol. Sci. 16: 616-628.
Greenway, H. 1965. Plant responses to saline substrates. IV.- Chloride uptake by hordeum vulgare as affected by inhibitors, transpiration, and nutrients in the medium. Aust. J. Biol. Sci. 18: 249-268.
Greenway H., and Thomas D.A. 1965. Plant response to saline substrates. V.- Chloride regulation in the individual organs of *hordeum vulgare* during treatment with sodium chloride. Aust. J. Biol. Sci. 18: 503-524.
Grieve, C.M., and Francois, L.E. 1992. The importance of initial seed size in wheat plant response to salinity. Plant and Soil 147: 197-205.
Handley, L.L., Nevo, E., Raven, J.A., Martínez-Carrasco, R., Scrimgeour, C.M., Pakniyat, H., and Forster, B.P. 1994. Chromosome 4 controls potential water use efficiency (d^{13} C) in barley. J. Exp. Bot. 45(280): 1661-1663.
Hanks, R.J., Keller, J., Rasmussen, V.P., and Wilson, G.D. 1976. Line source sprinkler for continuous variable irrigation-crop production studies. Soil Sci. Soc. Am. J. 40: 426-429.
Helal, H.M., and Mengel, K.1979. Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl-salinity and potassium. Plant and Soil 51: 457-462.
Herrero, J., y Aragüés, R. 1988. Suelos afectados por la salinidad en Aragón. Surcos de Aragón 9: 5-10.
Herrero, J., y Bercero, A. 1991. La salinidad en el nuevo regadío de Quinto (Zaragoza). Suelo y Planta 1:585-602.
Hockett, E.A., and Nilan, R.A. 1985. Genetics. *In* : "Barley". American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D.C. Rasmusson ed. Agronomy Series nº26. 187-230 pp.
Huang, J., and Redmann, R.E. 1995a. Solute adjustment and calcium supply in cultivated and wild barley. J. Plant Nutrition 18(7): 1371-1389.
Huang, J., and Redmann, R.E. 1995b. Physiological responses of canola and wild mustard to salinity and contrasting calcium supply. J. Plant Nutrition 18(9): 19311949.
Hubick, K.T., and Farquhar, G.D. 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. Plant, Cell and Environ. 12: 795-804.
Igartua, E., Gracia, M. P., and Lasa, J. M. 1994. Characterization and genetic control of germination-emergence responses of grain sorghum to salinity. Euphytica 76:185-193.
Igartua, E., Gracia, M. P., and Lasa, J. M. 1995. Field responses of grain sorghum to a salinity gradient. Field Crops Res. 42: 15-25.
Isla, R., y Royo, A. 1995. Efecto de la densidad de siembra y del tamaño de semilla en cebada sobre la producción de grano en condiciones salinas. III Jornadas técnicas sobre riegos. AERYD.Puerto de la Cruz, Tenerife, 7-9.Junio. 285-293 pp.
Jana, S. 1987. Strategies for breeding salt-tolerant wheat and barley. *In* : "Improvement and management of winter cereals under temperature, drought and salinity stresses". Monografias INIA. 1991. nº76, 351-371 pp.
Jefferies, R.L. 1980. The role of organic solutes in osmoregulation in halophytic higher plants. *In:* Genetic

engineering of osmoregulation. D.W. Rains; R.C. Valentine and Hollaender eds., Plenum. New York. pp 135-154.
Johnson, R.C. 1991. Salinity resistance, water relations, and salt content of crested and tall wheatgrass accesions. Crop Sci. 31: 730-734.
Johnson, R.C., and Tieszen, L. L. 1994. Variation for Water-Use Efficiency in Alfalfa Germplasm. Crop Sci. 34:452-458.
Johnson, R. C., Muehlbauer, F. J., and Simon, C. J. 1995. Genetic variation in water-use efficiency and its relation to photosynthesis and productivity in lentil germplasm. Crop Science 35:457-463.
Kaiser, W.M. 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. Physiol. Planta. 71: 142-149.
Kefu, Z., Munns, R., and King, R.W. 1991. Abscisic acid levels in NaCl-treated barley, cotton and saltbrush. Aust. J. Plant Physiol. 18: 17-24.
Kelly, J.T., Bacon, R.K., and Gbur, E.E. 1995. Relationship of grain yield and test weight in soft red winter wheat. Cer. Res. Comm. 23(1-2): 53-57.
Kelman, W. M., and Qualset, C.O. 1991. Breeding for salinity-stressed environments: recombinant inbred wheat lines under saline irrigation. Crop Sci. 31: 1436-1442.
Kirda, C., Mohamed, A.R.A.G., Kumarasinghe, K.S., Montenegro, A., and Zapata, F. 1992. Carbon isotope discrimination at vegetative stage as an indicator of yield and water use efficiency of spring wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). Plant and Soil 147: 217-223.
Kingsbury, R.W., and Epstein, E. 1984. Selection for salt-resistant spring wheat. Crop Sci. 24: 310-315.
Kluitemberg, G.J., and Biggar, J.W. 1992. Canopy temperature as a measure of salinity stress on sorghum. Irrig. Sci. 13: 115-121.
Knight, J.D., Livingston, N.J., and Van Kessel, C. 1994. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops under wet and dryland conditions. Plant cell and Environment 17: 173-179.
Knotters, M., Brus, D.J., and Oude Voshaar, J.H. 1995. A comparison of kriging, co-kriging and kriging combined with regression for spatial interpolation of horizon depth with censored observations. Geoderma 67: 227-246.
Kriedeman, P.E. 1986. Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth. Aust. J. Plant Physiol. 13: 211-219
Krishnaraj, S., Mawson, M.T., Yeung, E.C., and Thorpe, T.A. 1993. Utilization of induction and quenching kinetics of chlorophyll *a* fluorescence for *in vivo* salinity screening studies in wheat (*Triticum aestivum* vars. Kharchia-65 and Fielder). Can. J. Bot. 71: 87-92
Leopold, A.C., and Willing, R.P. 1984. Evidence for toxicity effects of salt membranes. *In* : " Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement". Staples & Toenniessen. John Wiley & Sons.
Lin, C.S., Binns, M.R., and Lefkovitch, L.P. 1986. Stability analysis: Where do we stand?. Crop Sci. 26: 894-900.
Lin, C. C., and Kao, C. H. 1995. NaCl Stress in Rice Seedlings - The Influence of Calcium on Root Growth. Botanical Bulletin of Academia Sinica 36:41-45.
Lin, G., and Sternberg, L.S.L. 1992. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (Rhizophora mangle L.). Aust. J. Plant Physiol. 19: 509-517.
Maas, E.V. 1985. Crop tolerance to saline sprinkling waters. Plant and Soil 89: 273-284.
Maas, E.V. 1986. Salt tolerance of plants. App. Agric. Res. 1(1): 12-26.
Maas, E.V., and Hoffman, G.J. 1977. Crop salt tolerance. Current Assesment. J. Irrig. Div ASCE 103(IR2): 115-134.
Maas, E.V., Grattan, S.R., and Ogata, G. 1982. Foliar salt acumulation and injury in crops sprinkled with saline water. Irrig. Sci. 3: 157-168.
Maas, E.V., Poss, J.A., and Hoffman G.J. 1986. Salinity sensitivity of Sorghum at three growth stages. Irrig. Sci. 7: 1-11.
Mahmood, A., and Quarrie, S.A. 1993. Effects of salinity on growth, ionic relations and physiological traits of wheat, disomic addition lines from *Thinopyrum bessarabicum* and two amphiploids. Plant breeding 110: 265-276.
Martin, P. K., Humble, J., and Koebner, R. M. D. 1994. Use of the Nutrient Film Technique as a Method for Assessment of Plant Response to Salt Stress in the Cereals. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 63:159-165.
Martínez Beltrán, J. 1978. Drainage and land reclamation of salt-affected soils. bardenas Area. Spain. International Institute of Land Reclamation and Improvement. Publication nº 42. 1987. Wageningen, The Netherlands.
Martínez-Cob, A., Aragüés, A., and Royo, A. 1987. Salt tolerance of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars at

the germination stage: analysis of the response functions. Plant and Soil 104: 53-56.
Marschner, H. 1986. Mineral Nutrition in higher plants, Academic Press, London.
Masle, J., Farquhar, G.D., and Wong, S.C. 1992. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. Aust. J. Plant Physiol. 19: 709-721.
McCree, K.J. 1986. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress. Aust. J. Plant Physiol. 13: 33-43.
Meinzer, F. C., Plaut, Z., and Saliendra, N. Z. 1994. Carbon Isotope Discrimination, Gas Exchange, and Growth of Sugarcane Cultivars Under Salinity. Plant Physiol. 104:521-526.
Meiri, A. 1994. Tolerance of different crops to salinity conditions in soils. 15th World Congress of Soil Science. International Society of Soil Science. Acapulco, Mexico, July 1994. Transactions, Volume 3a, pp 320-331.
Molina-Cano, J.L., García del Moral, L.F., Ramos, J.M., García del Moral, M.B., Jiménez-Tejada, P., Romagosa, I., and Roca de Togores, F. 1990. Quantitative phenotipical expresion of three mutant genes in barley and the basis for defining an ideotype for Mediterranean environments. Theor. Appl. Genet. 80: 762-768.
Muhhammed, S. Akbar, M., and Neue, H.U. 1987. Effect of Na/Ca and Na/ K ratios in saline culture solution on the growth and mineral nutrition of rice (*Oryza sativa* L.). Plant and Soil 104: 57-62.
Munns, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. Plant, Cell and Environment 16: 15-24.
Munns, R., and Termaat, A. 1986. Whole plant responses to salinity. Aust. J. Plant Physiol. 13: 143-160.
Munns, R., and Sharp, R. E. 1993. Involvement of Abscisic Acid in Controlling Plant Growth in Soils of Low Water Potential. Aust. J. Plant Physiol. 20:425-437.
Munns, R., Greenway, H., and Kirst, G.O. 1983. Halotolerant eukaryotes. *In* : " Physiological plant ecology. III. Responses to the chemical and biological environment". (Eds. O.L. Lange, C.B. Osmond, P.S. Nobel and H. Zeigler). Encyl. Plant Physiol. New Ser., Vol. 12C, 59-135 pp.
Munns, R., Gardner, P.A., Tonnet, M.L., and Rawson, H.M. 1988. Growht and development in NaCl-treated plants. II. Do Na+ or Cl- concentrations in dividing or expanding tissues determine growth in barley?. Aus. J. Plant Physiol. 15: 519-527.
Nachit, H.M., and Ketata, H. 1989. Selection of morpho-physiological traits for multiple abiotic stresses resistance in durum wheat (*triticum turgidum* L., var *Durum*). *In* : Physiology-Breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments. (Montpelllier, France, 3-6 July 1989). Ed. INRA, Paris 1991. (Les Colloques nº55).
Nagy, Z., and Galiba, G. 1995. Drought and salt tolerance are not necessarily linked: A study on wheat varieties differing in drought tolerance under consecutive water and salinity stresses. J. of Plant Physiology 145:168-174.
Newman, C.W., and McGuire, C.F. Nutritional quality of barley. *In* : "Barley". American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D.C. Rasmusson ed. Agronomy Series nº26. 403-456 pp.
Ngugi, E. C. K., Galwey, N. W., and Austin, R. B. 1994. Genotype x environment interaction in carbon isotope discrimination and seed yield in cowpea (Vigna unguiculata L. Walp.). Euphytica 73: 213-224.
Noble, C.L., and Rogers, M.E. 1992. Arguments for the use of physiological criteria for improving the salt tolerance in crops. Plant and Soil 146: 99-107.
Ortiz, A., Martinez, V., and Cerdá, A. 1994. Effects of osmotic shock and calcium on growth and solute composition of Phaseolus vulgaris plants. Physiol. Plantarum 91: 468-476.
Ortíz-Ferrara, G., Yau, S.K., and Assad Mousa. M. 1989. Identification of agronomic traits associated with yield under stress conditions. *In* : Physiology-Breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments. (Montpelllier, France, 3-6 July 1989). Ed. INRA, Paris 1991. (Les Colloques nº55). 67-88.
Pal, B., Singh, C., and Singh, H. 1984. Barley yiekd under saline water cultivation. Plant and Soil 81: 221-228.
Passioura, J.B. 1986. Resistance to drought and salinity: Avenues for improvement. Aust. J. Plant Physiol. 13: 191-201.
Pasternak, D. 1987. Tolerance and crop production - A comprehensive approach. Ann. Rev.
Plant Phytopathol. 25: 271-291.
Pasternak, D., Nerd, A., and DeMalach, Y. 1993. Irrigation with brakish water under desert conditions. IX. The salt tolerance of six forage crops. Agric Water Mange. 24(4): 321-334.
Pasternak, D., Sagih, M., DeMalach, Y., Keren, I., and Shaffer, A. 1995. Irrigation with brakish water under desert conditions. XI. salt tolerance in sweet-corn cultivars. Agric. Water Manag. 28: 325-334.
Peccetti, L., and Annichiarico, P. 1995. Efficacy of a visual assesment for drought tolerance in durum wheat improvement under dryland conditions. Cer. Res. Comm. 23(1-2): 95-101.

Peñuelas, J., Gamon, J.A., Griffin, K.L., and Field, C.B. 1993. Assesing type, biomass, pigment composition and photosynthetic efficiency of aquatic vegetation from spectral reflectance. Remote sensing of environment 46: 110-118.

Petersen, R.G. 1985. Augmented designs for preliminary yield trials. Rachis 4(1): 2732.

Poehlman, J.M. 1985. Adaptation and distribution. *In* : "Barley". American Society of Agronomy Inc. CSSA. SSSA. D.C. Rasmusson ed. Agronomy Series nº26. 1-17 pp.

Ponnamperuma, F.N. 1984. Role of cultivar tolerance in increasing rice production on saline lands. *In* : "Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement". R.C. Staples and G.H. Toenniessen eds., John Wiley & Sons, 257-271pp

Quílez, D. 1991. Estimación espacial de la salinidad del suelo: robustez del krigeado en un sector de riego de monegros II. IX Jornadas técnicas sobre riegos. AERYD. Granada, 4-6 Junio. Ed. Junta de Andalucia. 171-178 pp.

Rawson, H.M., Long, M.J., and Munns, R. 1988a. Growht and development in NaCl-treated plants. I. Leaf Na+ and Cl- concentrations do not determine gas exchange of leaf blades in barley. Aust. J. Agric. Res. 39: 725-772.

Rawson, H.M., Richads, R.A., and Munns, R. 1988b. An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale genotypes. Aust. J. Agric Res. 39: 759-772.

Read, J.J., Johnson, D.A., Asay, K.H., and Tieszen, L.L. 1991a. Carbon isotope discrimination, gas exchange, and water-use efficiency in crested wheatgarass clones. Crop Sci. 31: 1203-1208.

Read, J.J., Johnson, R.C., Carver, B.F., and Quarrie, S.A. 1991b. Carbon isotope discrimination, gas exchange, and yield of spring wheat selected for abscisic acid content. Crop Sci. 31: 139-146.

Reeve, R.C., and Fireman, M. 1967. Salt problems in relation to agriculture. *In* : Irrigation of agricultural lands. (Eds R.M. Hagan, H. R. Haise and T.W. Edminster. pp 988-1008. (Am. Soc. Agron: Madison.)

Regan, K.L., Siddique, K.H.M., Turner, N,C., and Whan, B.R. 1992. Potential for increasing early vigour and total biomass in spring wheat. II. Characteristics associated with early vigour. Aust. J. Agric. Res. 43: 541-543.

Rhoades, J.D., and Corwin, D.L. 1981. Determining soil electrical conductivity-depth relations using an inductive electromagnetic soil conductivity meter. Soil Sci. Soc. Am. J. 45: 255-260.

Richards, L.A. 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. USDA Handbook Nº60, Wash.D.C., 160 pp.

Richards, R.A. 1983. Should selection for yield in saline regions be made on saline or nonsaline soils?. Euphytica 32: 431-438.

Richards, R.A. 1992. Increasing salinity tolerance of grain crops: Is it worthwhile?. Plant and Soil 146: 89-98.

Richards, R.A., Dennet, C.W., Qualset, C.O., Epstein, E., Norlyn, J.D., and Winslow, M.D. 1987. Variation in yield of grain and biomass in wheat, barley and triticale in salt affected field. Field Crop Res. 15: 277-287.

Richardson, S.G., and McCree, K. J. 1985. Carbon balance and water relations of sorghum exposed to salt and water stress. Plant Physiol. 79:

Robinson, D.L., Dobrenz, A.K., and Smith, S.E. 1986. Evaluating the genetic gains for germination salt tolerance in alfalfa using a sodium-chloride gradient. Agron. J. 78: 1099-1103.

Romagosa, I., and Araus, J.L. 1991. Genotype-environment interaction for grain yield and ^{13}C discrimination in barley. Barley Genetics VI: 563-567.

Romagosa, I., Fox, P.N., Hayward, M.D., and Bosemark, N.O. 1993. Genotype environment interactions: reviews. *In* : " Plant breeding: Principles and Prospects". Chapman and Hall Ltd., London, UK. 373-390 pp.

Rosielle, A.A., and Hamblin, J. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. Crop Sci. 21: 943-946.

Royo, A. 1989. Análisis de la tolerancia a la salinidad de cultivares de cebada. Tesis Doctoral. 433 pp. ETSIA. Lérida.

Royo, A., y Aragüés, R. 1991a. Tolerancia a la salinidad de 48 cultivares de cebada en la fase de emergencia. Invest. Agraria, Prod. Protec Vegetal 6(1): 17-26.

Royo, A., y Aragües, R. 1991b. Descripción y evaluación de una triple fuente lineal de aspersion para el estudio de la respuesta de los cultivos a la salinidad. II.- Salinidad del suelo. Invest. Agraria, Prod. Protec. Vegetal 6(2): 217-228.

Royo, A., and Aragüés, R. 1993. Validation of salinity crop production functions obtained with the triple line source sprinkler system. Agron. J. 85: 795-800.

Royo, A., y Aragüés, R. 1995. Efecto de la salinidad sobre diversos caracteres morfo-fisiologicos y sobre el rendimiento en grano de la cebada. Invest. Agraria. Prod. Prot. Vegetal. Vol. 10(1): 71-84.

Royo, A., Faci, J., y Aragües, R. 1987. Utilización de la triple linea de aspersión para evaluar la respuesta de los cultivos a la salinidad. Riegos y Drenajes XXI, 17: 48-54.

Royo, A., Aragües, R., y Faci, J. 1991a. Descripción y evaluación de una triple fuente lineal de aspersion para el estudio de la respuesta de los cultivos a la salinidad. I.- Agua de riego. Invest. Agraria, Prod. Protec. Vegetal 6(1).

Royo, A., Aragües, R., Susin, V. 1991b. Respuesta en campo de cultivares de cebada a la salinidad del suelo medida "in situ" por técnicas electrométricas. Invest. Agraria, Prod. Protec. Vegetal 6(2).

Royo, A., Aragüés, R., y Quílez, D. 1991c. Descripción y evaluación de cuatro modelos de respuesta de cultivares de cebada a la salinidad. Invest. Agraria, Prod. Prot. Vegetal 6(3): 319-330.

Royo, A., Aragüés, R., y Isla, R. 1994. Efecto de la salinidad sobre la producción y sus componentes en cebada. XII Jornadas técnicas sobre riegos. Pamplona, 22-24 Junio. AERYD. 231-239 pp.

Rumbaugh, M. D., Pendery, B. M., and James, D. W. 1993. Variation in the Salinity Tolerance of Strawberry Clover (Trifolium fragiferum L). Plant and Soil 153:265-271.

Salama, S., Trivedi, S., Busheva, M., Arafa, A. A., Garab, G., and Erdei, L. 1994. Effects of NaCl salinity on growth, cation accumulation, chloroplast structure and function in wheat cultivars differing in sail tolerance. J. Plant Physiol. 144:241-247.

Sandquist, D., and Ehleringer, J. 1995. Carbon isotope discrimination In the C-4 shrub *Atriplex Confertifolia* along a salinity gradient. Great Basin Naturalist 55:135-141.

SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT^{TM} Guide for personal computers, Versión 6 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc., 378 pp.

Satti, S. M. E., Ibrahim, A. A., and Alkindi, S. M.1994. Enhancement of Salinity Tolerance in Tomato - Implicaitons of Potassium and Calcium in Flowering and Yield. Communications in Soil Science and Plant Analysis 25:2825-2840.

Sayre, K. D., Acevedo, E., and Austin, R. B. 1995. Carbon isotope discrimination and grain yield for three bread wheat germplasm groups grown at different levels of water stress. Field Crops Research 41: 45-54.

Schachtman, D.P., Munns, R., and Whitecross, M.I. 1991. Variation in sodium exclusion and salt tolerance in *Triticum tauschii*. Crop Sci. 31: 992-997.

Schaller, C.W., Berdegue, J.A., Dennett, C.W., Richards, R.A., and Winslow, M.D. 1981. Screening the world barley collection for salt tolerance. Proc. 4th Intern. Barley Gen. Symp. 389-393.

Shalaby, E. E., Epstein, E., and Qualset, C. O. 1993. Variation in Salt Tolerance Among Some Wheat and Triticale Genotypes. J. of Agronomy and Crop Science - Zeitschrift Fur Acker und Pflanzenbau 171:298-304.

Shalhevet, J. 1994. Using Water of Marginal Quality for Crop Production - Major Issues. Agric. Water Manag. 25:233-269.

Shalhevet, J., and Hsiao, Th. C. 1986. Salinity and drought. A comparison or their effects on osmotic adjustment, assimilation transpiration and growth. Irr. Sci. 7: 249-264.

Shannon, M.C. 1978. Testing salt tolerance variability among tall wheatgrass lines. Agron. J. 70(5): 719-722.

Shannon, M.C. 1984. Breeding, selection, and the genetics of salt tolerance. *In* : Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement. R.C. Staples and G.H. Toenniessen eds., John Wiley & Sons. (Chapter 13).

Shannon, M.C. 1985. Principles and strategies in breeding for higher salt tolerance. Plant and Soil 89: 227-241.

Shannon, M.C., and Francois, L.E. 1978. Salt tolerance of three muskmelon cultivars. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103: 127-130.

Sharkey, T.D., and Seemann, J.R. 1989. Mild water stress effects on carbon - reduction - cycle intermediates, Ribulose Biphosphate Carboxilase activity and spatial homogeneity of photosynthesis in intact leaves. Plant Physiol. 89: 1060-1065.

Sharma, P.C., and Gill, K.S. 1992. Effect of salinity on yield and ion distribution in Pearl Millet genotypes. Arid Soil Res. & Rehab. 6(3): 253-260.

Slavich, P.G., Read, B.J., and Cullis, B.R. 1990. Yield response of barley germplasm to yield variation in salinity quantified using the EM-38. Aust. J. Exp. Agric. 30: 551-556.

Smith, R. C. G., Wallace, J. F., Hick, P. T., Gilmour, R. F., Belford, R. K., Portmann, P. A., Regan, K. L., and Turner, N. C.1993. Potential of Using Field Spectroscopy During Early Growth for Ranking Biomass in Cereal Breeding Trials. Aust. J. Agric. Res. 44:1713-1730.

Soil Survey Staff. 1994. Keys to soil salinity. Sixth Edition. S.M.S.S. USDA. Washington. pp 306.

Suhaida, C. G., Redmann, R.E., Harvey, B.L., and Cipywnyk, A.L. 1992. Comparative response of cultivated and wild barley species to salinity stress and calcium supply. Crop Sci. 32: 154-163.

Szabolcs, I. 1989. Salt-affected soils. CRC Press, Boca Ratón, FL.

Talanova, V. V., and Titov, A. F. 1994. Endogenous abscisic acid content in cucumber leaves under the

influence of unfavourable temperatures and salinity. J. Exp. Bot. 45: 1031-1033.
Termaat, A., Passioura, J.B., And Munns, R. 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of $NaCl^-$ affected wheat and barley. Plant Physiol. 77: 869-872.
Thomas, J. C., and Bohnert, H. J. 1993. Salt Stress Perception and Plant Growth Regulators in the Halophyte Mesembryanthemum crystallinum. Plant Physiol. 103: 1299-1304.
Timm, D.A., Waskom, R.M., Miller, D.R., and Nabors, M.W. 1991. Greenhouse evaluation of regenerated spring wheat for enhanced salt tolerance. Cer. Res. Comm. 19(4): 451-457.
Torres, B.C., and Bingham, F.T. 1973. Salt tolerance of Mexican wheat. I. Effect of NO3 and NaCl on mineral nutrition, growth and grain production of four wheats. Soil Sci. Am. Proc. 37: 711-715.
Townley-Smith, T.F., and Hurd, E.A. 1973. The use of moving means in wheat yield field trials. Can J. Plant Sci. 53: 447-450.
Ullah, S. M., Soja, G., and Gerzabek, M. H. 1993. Ion Uptake, Osmoregulation and lant-Water Relations in Faba Beans (Vicia faba L) Under Salt Stress. Bodenkultur 44:291-301.
Van-Genuchten, M.Th. 1983. Analyzing crop salt tolerance data: Model description and user's manual. Washington: USDA-ARS-USSL Research Report Nº120.
Vaughan, P.J., Lesch, S.M., Corwin, D.L., and Cone, D.G. 1995. Water content effect on soil salinity prediction: A geostatistical study using cokriging. Soil Sci. Soc. Am. J. 59: 1146-1156.
Walker, C.D., and Lance, R.C.M. 1991. Silicon accumulation and ^{13}
C composition as indices of water-use efficiency in barley cultivars. Aust. J. Plant Physiol. 18: 427-434.
Ward, J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize and objective function. J. Amer. Statist. Ass. 58: 236-244.
Weimberg, R. 1986. Growth and solute acumulation in 3 - week-old seedlingsof Agropyron elongatum stressed with sodium and potassium salts. Physiol. Planta. 67: 129-135.
Weimberg, R. 1987. Solute adjustment in leaves of two species of wheat at two different stages of growth in response to salinity. Physiol. Planta. 70: 381-388.
Wolf, O., Munns, R., Tonnet, M.L., and Jeschke, W.D. 1991. The role of the stem in the partitioning of Na^+ and K^+ in salt treated barley. J. Exp. Bot. 42: 697-704.
Wyn Jones, R.G. 1985. Salt tolerance in plants. Chemistry in Britain: 454-459.
Wyn Jones, R.G., and Gorham, J. 1983. Osmoregulation. In: "Encyclopedia of Plant Physiology". New Series. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. Eds. Vol 12C. pp 35-58. Springer, Berlin.
Wyn Jones, R.G., and Gorham, J. 1986. The potential for enhancing the salt tolerance of wheat and other important crop plants. Outlook of Agriculture 15(1): 33-39.
Wyn Jones, R.G., Gorham, J., and Mcdownell, E. 1984. Organic and inorganic solute contents as selection criteria for salt tolerance in the triticeae. *In* : Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement. R.C. Staples and G.H. Toenniessen eds., John Wiley & Sons.
Yang, Y.W., Newton, R.J., and Miller, F.R. Salinity tolerance in Sorghum. I. 1990. Whole plant response to sodium chloride in S. bicolor and S. halepense. Crop Sci. 30: 775-781.
Yeo, A.R., and Flowers, T.J. 1982. Accumulation and localisation of sodium ions within the shoot of rice (Oryza sativa) varieties differing in salinity resistance. Physiol. Plant. 56: 343-348.
Yeo, A.R., and Flowers, T.J. 1986. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. Aust. J. Plant Physiol. 13: 161-173.
Zekri, S., Albisu, L.M., Aragüés, R., y Herrero, J. 1990. Impacto económico de la salinidad de los suelos en la agricultura de Bardenas I. MAPA. Comunicaciones INIA, Serie Economía Nº36.
Zhong, H. L., and Lauchli, A. 1994. Spatial distribution of solutes, K, Na, Ca and their deposition rates in the growth zone of primary cotton roots: Effects of NaCl and CaCl2. Planta 194:34-41.