

TOLERANCIA A SEQUÍA EN LÍNEAS RECOMBINANTES CON SUSTITUCIÓN DE CROMOSOMAS (RCSLs) OBTENIDAS DE LA CRUZA *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* (CAESAREA 26-24) × *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* CV. HARRINGTON

Drought tolerance in recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) derived from the cross *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* (Caesarea 26-24) × *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* cv. Harrington

Luis Inostroza¹, Alejandro del Pozo^{2*}, Iván Matus¹ y Patrick Hayes³

ABSTRACT

Grain yield (RG) and drought tolerance of recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) derived from the cross between *Hordeum vulgare* L. subsp. *spontaneum* (K. Koch) Thell. and *H. vulgare* L. subsp. *vulgare* cv. Harrington, were studied in two contrasting environments, one with water stress (CEH) and other without water stress (SEH), during three growing seasons, 2004-2005, 2005-2006 and 2006-2007. In the first season 80 RCSLs were sowed and in the following a selection of 13 RCSLs. An α -lattice design was used with two replicates in 2004-2005 growing seasons and four replicates in 2005-2006 and 2006-2007 growing seasons. With the data of RG obtained in sites CEH and SEH it was calculated the drought sensitivity index (ISS). During 2004-2005 growing season RG varied greatly among locations, reflecting differences in water availability. The average RG of the 80 RCSLs was 4.4 and 8.0 Mg ha⁻¹ in sites CEH and SEH, respectively. The ISS varied between genotypes from 0.24 to 1.53. Furthermore, the ISS was negative and significantly correlated with the grain yield obtained in the CEH site and allowed to select a group of genotypes tolerant and other sensitive to drought. The group of drought tolerant genotypes yielded in CEH 18, 12 and 17% more than the sensitive ones, in 2004-2005, 2005-2006 and 2006-2007 seasons, respectively.

Key words: barley, drought sensitivity index, grain yield water stress, genotype.

RESUMEN

Se estudió el rendimiento de grano (RG) y la tolerancia a la sequía de líneas recombinantes con substitución de cromosomas (RCSLs), provenientes de la cruce entre *Hordeum vulgare* L. subsp. *spontaneum* (K. Koch) Thell y *H. vulgare* L. subsp. *vulgare*, en dos ambientes contrastantes, uno con estrés hídrico (CEH) y otro sin estrés hídrico (SEH), durante tres temporadas de crecimiento, 2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007. En la primera temporada se establecieron 80 RCSLs y en las siguientes se evaluó una selección de 13 RCSLs. Se utilizó un diseño α -latice con dos repeticiones para la temporada 2004-2005, y cuatro repeticiones en las otras temporadas. Con los datos de RG obtenidos en los sitios CEH y SEH se calculó el índice de sensibilidad a la sequía (ISS). Durante la temporada 2004-2005, el RG varió ampliamente entre localidades, reflejando las diferencias en la disponibilidad de agua. El RG promedio de las 80 RCSLs fue 4,4 y 8,0 Mg ha⁻¹ en los sitios CEH y SEH, respectivamente. El ISS varió ampliamente entre genotipos, desde 0,24 hasta 1,53. Además, el ISS se correlacionó negativa y significativamente con el rendimiento de grano en el ambiente CEH y permitió seleccionar un grupo de genotipos tolerantes y otro de sensibles a la sequía. El grupo de genotipos tolerantes a sequía mostró en el sitio CEH un rendimiento de grano promedio de 18; 12; y 7% superior al de los no tolerantes, en las temporadas 2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007, respectivamente.

Palabras clave: cebada, índice de sensibilidad a la sequía, rendimiento estrés hídrico, genotipos.

¹ Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Casilla 426, Chillán, Chile.

² Universidad de Talca, Facultad de Ciencias Agrarias, Casilla 747, Talca, Chile. E-mail: adelpozo@utalca.cl. *Autor para correspondencia

³ Oregon State University, Department of Crop and Soil, Corvallis, Oregon, 97331-3002, USA.

Recibido: 8 de agosto de 2006.

Aprobado: 20 de septiembre de 2006.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos del mejoramiento genético en plantas es desarrollar genotipos con alto rendimiento potencial y con la habilidad de mantenerlo en distintos ambientes. Esto es particularmente cierto en ambientes mediterráneos, donde el rendimiento de los cultivos varía entre localidades y temporadas de crecimiento, como consecuencia de la variación en la distribución y cantidad de las lluvias (Acevedo *et al.*, 1991). En este escenario, agrónomos, mejoradores y fisiólogos han orientado sus esfuerzos a desarrollar genotipos tolerantes a sequía.

La sequía puede reducir significativamente el rendimiento de los cultivos, y restringe las latitudes y suelos en que pueden cultivarse especies de importancia económica. El desarrollo de cultivos tolerantes a sequía y con mayor eficiencia en el uso del agua es de interés global, debido al continuo crecimiento de la población mundial y a la disminución del recurso hídrico destinado a la agricultura (Nguyen, 1999). También permitirá aumentar la producción mundial de alimentos y dará más seguridad a la agricultura en ambientes marginales, que frecuentemente presentan altos riesgos debido a la sequía y a los desequilibrios térmicos (Baum *et al.*, 2003).

El mejoramiento genético de cereales en ambientes mediterráneos se ha basado fundamentalmente en la En el mejoramiento genético convencional de la cebada se recurre a la hibridación de los padres, que se complementan mutuamente con características agronómicas deseables, y posteriormente se selecciona el mejor recombinante dentro de la progenie (Thomas, 2002). Para esto, por muchos años

Por otra parte, estudios de diversidad genética en cebada silvestre (*Hordeum vulgare* L. subsp. *spontaneum* (K. Koch) Thell. (en lo sucesivo se denominará HS) y de los efectos del proceso de domesticación, muestran que la cebada cultivada representa sólo una parte del rango de variación mostrada por su ancestro silvestre. Los estudios moleculares indican que sólo un 40% de los alelos encontrados en la cebada silvestre están presentes en el genotipo de la cebada cultivada (Ellis *et al.*, 2000). Además, la cebada cultivada y su ancestro silvestre difieren en algunas características de importancia agronómica, tales como morfología de raíces seminales, estructura floral, tolerancia a salinidad, tamaño de grano, contenido de proteína, precocidad, producción de biomasa y grano, altura de planta en condiciones de sequía y tolerancia a sequía (Baum *et al.*, 2003). Por lo tanto, el progenitor silvestre de cebada cultivada puede contribuir con alelos de utilidad para muchas características que se han perdido durante el proceso de domesticación (Ellis *et al.*, 2000).

selección empírica del rendimiento *per se*. Sin embargo, esta metodología no es la óptima, ya que el rendimiento es un carácter de baja heredabilidad y alta interacción genotipo \times ambiente (G \times A) (Richards *et al.*, 2002). Se sostiene que una metodología de selección indirecta o analítica, basada en la comprensión de los cultivos a un nivel fisiológico y molecular, puede ayudar a identificar características claves que limitan el rendimiento. Tales metodologías pueden complementar los programas de mejoramiento genético convencional (empíricos) y de esta forma acelerar el mejoramiento del rendimiento (Reynolds *et al.*, 1999; Araus *et al.*, 2002; Richards *et al.*, 2002).

La cebada (*Hordeum vulgare* L. subsp. *vulgare* (en lo sucesivo se denominará HV) se considera una especie modelo para estudios fisiológicos y genéticos por varias razones: (1) es un cultivo importante a nivel mundial, particularmente en regiones mediterráneas; (2) presenta un alto grado de autofecundación y su cruzamiento es compatible con especies dentro del pool primario de genes; (3) es una especie anual con un ciclo de vida corto; (4) es diploide con sólo siete pares de cromosomas; (5) exhibe una amplia diversidad fisiológica, morfológica y genética; (6) se dispone de un amplio reservorio genético; y (7) existen mapas genéticos bien definidos (Forster *et al.*, 2000).

se han utilizado colecciones de germoplasma como fuente de diversidad genética. Sin embargo, en muchos programas de mejoramiento el nivel de diversidad es limitado (Matus y Hayes, 2002).

Aunque la cruza entre las dos especies (HS y HV) es fácil de hacer y son muy fértiles, la introgresión de genes es un proceso extenso y difícil. Esto se debe a que en HS se presentan numerosas características agronómicas no deseadas, tales como raquis quebradizo, bajo peso de granos, asincronía en la aparición de tallos, y paja rugosa (Baum *et al.*, 2003). En consecuencia, la tasa de progreso genético dependerá de la ocurrencia de variación favorable para el desarrollo del cultivo y de la disponibilidad de metodologías que confieran precisión en la transferencia de genes y selección (Ellis *et al.*, 2000).

En la búsqueda de variabilidad genética en cebada, Matus *et al.* (2003) desarrollaron una población de líneas recombinantes con sustitución de cromosomas (Recombinant Chromosome Substitution Lines: RCSLs) cruzando HS (accesión Caesarea 26-24, originario de Israel) y HV cv. Harrington (origen norteamericano, de aptitud maltera). En una evaluación preliminar de las RCSLs, se observó que la introgresión del genoma ancestral de HS, en muchos casos produjo pérdidas del

fenotipo deseado en el progenitor cultivado. Sin embargo, en algunos casos el genoma de HS fue una fuente de alelos favorables para algunos caracteres de importancia agronómica y de calidad maltera (Matus *et al.*, 2003).

Las RCSLs representan una rica fuente de diversidad genética posible de ser usada como modelo para estudios fisiológicos y genéticos. Además, la accesión Caesarea 26-24 fue colectada en un ambiente árido y salino en Israel, lo que sugiere que la introgresión de segmentos del genoma de esta accesión sobre el cv. Harrington podría tener efectos en características que confieren adaptabilidad o tolerancia al estrés abiótico, en particular a la sequía.

El objetivo de esta investigación fue evaluar el rendimiento de grano y la tolerancia a sequía de estos genotipos de cebada en ambientes mediterráneos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recurso genético vegetal

Las líneas recombinantes con sustitución de cromosomas (RCSLs) derivan de la cruce entre HS accesión Caesarea 26-24 y HV cv. Harrington. HS fue el donador y HV el padre recurrente. Las líneas se obtuvieron mediante dos retrocruzas al padre recurrente y seis generaciones de autofecundación (Matus *et al.*, 2003). Además se incluyeron dos testigos, el padre recurrente (Harrington) y la variedad Baronesse de aptitud forrajera.

Ensayos de campo

Temporada 2004-2005.

Se evaluaron 80 RCSLs de cebada bajo condiciones de clima mediterráneo y agricultura de secano en dos localidades de Chile, que difieren en la cantidad de agua disponible para el cultivo. Las localidades fueron Cauquenes (35°58' lat. Sur; 72°17' long. Oeste; 177 m.s.n.m.) con una precipitación media anual de 509 mm, y Santa Rosa (36°32' lat. Sur; 71°55' long. Oeste; 220 m.s.n.m.) con una precipitación media anual de 1.010 mm. Por tratarse de ambientes mediterráneos, el cultivo permanece bajo una condición de estrés hídrico durante el período de llenado de grano. Para las condiciones de este experimento, se consideró a Cauquenes como la localidad donde el cultivo permanece bajo estrés hídrico (CEH) durante la etapa de llenado de grano y Santa Rosa como un ambiente sin estrés hídrico (SEH). En Cauquenes la textura del suelo es franco arcillo arenoso (Entisol) y en Santa Rosa es franco arcilloso (Andisol)

El suelo se preparó con arado y rastra de discos. Se aplicó una fertilización base de 260 kg ha⁻¹ de fosfato diamónico (46% P₂O₅ y 18% de N), 90 kg ha⁻¹ de cloruro de potasio (60% de K₂O), 200 kg ha⁻¹ de sulpomag (22% K₂O, 18% MgO y 22% de S), 10 kg ha⁻¹ de boronatrocalcita (11% de

B) y 3 kg ha⁻¹ de sulfato de zinc (35% de Zn). Los fertilizantes se aplicaron al voleo y se incorporaron al suelo con un vibrocultivador. Las semillas de cada genotipo se sembraron en tres hileras de 1 m de longitud, separadas a 0,2 m, en dosis de 120 kg ha⁻¹. Durante el estado de macolla se aplicaron al suelo 80 unidades de nitrógeno ha⁻¹ y para el control de malezas una solución de MCPA 750 g i.a. ha⁻¹ + metsulfuron-metil 8 g i.a. ha⁻¹. La fecha de siembra fue el 27 de mayo y 30 de agosto de 2004, en Cauquenes y Santa Rosa, respectivamente. El porcentaje de humedad del suelo se registró durante toda la temporada de crecimiento con una sonda de capacitancia (<http://www.aquapro-sensors.com/>).

Temporadas 2005-2006 y 2006-2007

Con los resultados obtenidos durante la temporada 2004-2005 se seleccionaron 13 RCSLs. Éstas se establecieron en las localidades CEH y SEH, el 2 de junio y 7 de septiembre del 2005, respectivamente, y el 30 de mayo y 21 de agosto del 2006, respectivamente. Las semillas de cada genotipo se sembraron en seis surcos de 2 m de longitud separadas a 0,2 m. La dosis de semilla utilizada en ambas localidades fue de 120 kg ha⁻¹. La preparación de suelo y prácticas agronómicas se realizaron como en la temporada 2004-2005. La precipitación media anual para la localidad CEH fue 806 y 745 mm, en las temporadas 2005-2006 y 2006-2007, respectivamente. Para la localidad SEH fue de 857 y 1.334 mm, en las temporadas 2005-2006 y 2006-2007, respectivamente.

Diseño experimental

El diseño experimental usado en todos los ensayos fue un α -latice. Durante la temporada 2004-2005 se establecieron dos repeticiones y siete bloques incompletos por cada repetición, con cada bloque conteniendo 12 líneas. En cada repetición se dispusieron 84 líneas (tratamientos) y el número total de parcelas fue 168 ($7 \times 12 \times 2 = 168$). Se utilizaron dos testigos: Baronesse, una variedad forrajera de alto rendimiento potencial y Harrington, el padre recurrente y variedad de aptitud maltera de alto rendimiento potencial. Los testigos se sembraron dos veces en cada repetición. Durante la temporada 2005 y 2006 se establecieron cuatro repeticiones y tres bloques incompletos por cada repetición, cada bloque conteniendo cinco líneas. En cada repetición se dispusieron 15 genotipos (13 RCSLs, y los cv. Harrington y Baronesse).

Evaluaciones

En la temporada 2004-2005 el rendimiento de grano se evaluó cosechando la parcela completa en ambas localidades. En las temporadas 2005-2006 y 2006-2007 se cosecharon cuatro surcos centrales en Cauquenes, y tres en Santa Rosa. Con los datos de rendimiento de grano se calculó el índice de sensibilidad a la sequía (ISS) de acuerdo a Fisher y Maurer (1978): $ISS = [1 - (Y_D/Y_P)]/D$,

donde Y_D corresponde al rendimiento de grano obtenido en el ambiente de mayor estrés hídrico (Cauquenes), Y_P el rendimiento de grano obtenido en el ambiente sin estrés hídrico (Santa Rosa), D es el índice de intensidad del estrés ambiental; este último se calcula como: $D = 1 - (XY_D/XY_P)$, donde XY_D y XY_P son la media del rendimiento de grano de todos los genotipos en el ambiente de estrés (Cauquenes) y sin estrés (Santa Rosa), respectivamente.

Se estimó la interacción genotipo \times ambiente ($G \times A$) de las 13 RCSLs seleccionadas la temporada 2004-2005, mediante la metodología propuesta por Finlay y Wilkinson (1963). Ésta analizó la interacción $G \times A$ mediante una regresión entre el rendimiento de grano de cada RCSL y la media del rendimiento de todos los genotipos en el mismo ambiente (índice ambiental). La interacción $G \times A$ se estimó a través del coeficiente de regresión (b) de esta relación. Para el cálculo de este índice se utilizaron los datos de RG obtenidos en las dos localidades (CEH y SEH) y en las tres temporadas de crecimiento (2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007). La desviación de la regresión propuesta por Finlay y Wilkinson (1963), estimada a partir de los cuadrados medios, se utilizó como un índice de estabilidad del RG (Calderini y Dreccer 2002; Kraakman *et al.*, 2004).

Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante ANDEVA y se utilizó el modelo PROC MIXED en SAS (SAS Institute, 1999), donde las RCSLs se consideraron como efecto fijo, mientras que los bloques y bloques incompletos dentro de cada repetición como efectos aleatorios. Las medias mínimas cuadráticas (Least Square Means) se calcularon para las RCSLs y la significancia de la diferencia con el padre recurrente (Harrington) se obtuvo con el comando *diff* en SAS.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Rendimiento de grano temporada 2004-2005

El rendimiento de grano (RG) de las 80 RCSLs varió ampliamente entre localidades, reflejando las diferencias en la disponibilidad de agua durante toda la temporada de crecimiento. El RG promedio de las 80 RCSLs fue 4,4 (rango 2,5-6,0) y 8,0 (rango 4,8-10,3) $Mg\ ha^{-1}$ en el sitio CEH y SEH, respectivamente (Figura 1). En ambas localidades el RG varió significativamente entre los genotipos ($P < 0,05$). También en ambas localidades el genotipo de menor RG fue la RCSL-89 y el de mayor RG la RCSL-82. La variedad forrajera Baronesse tuvo un RG significativamente superior al de Harrington sólo en el ambiente SEH (Cuadro 1).

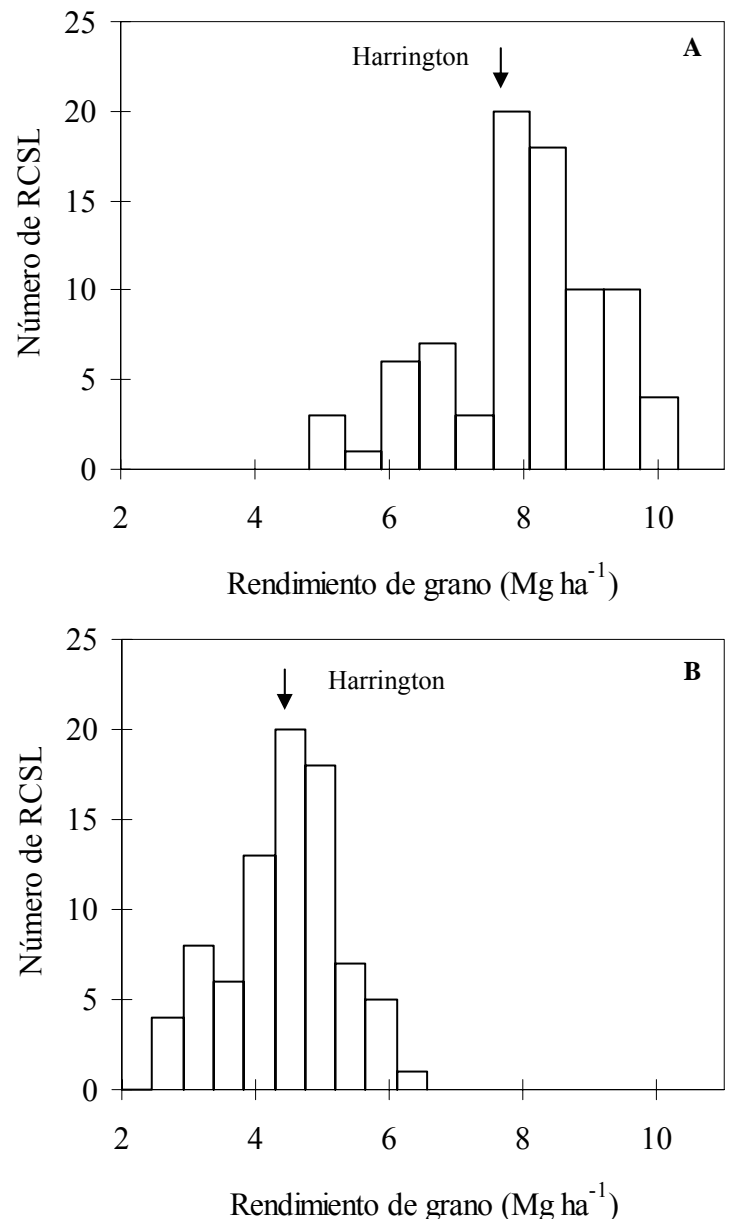


Figura 1. Distribución de frecuencias de rendimiento de grano de 80 RCSLs evaluada en dos ambientes contrastantes, A: Santa Rosa y B: Cauquenes, durante la temporada 2004-2005. Chile.

Figure 1. Frequency distribution of grain yield of 80 RCSLs evaluated in two contrasting environments, Santa Rosa and Cauquenes, during 2004-2005 growing season. Chile.

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

Cuadro 1. Rendimiento de grano (RG; Mg ha⁻¹) de los cinco genotipos de mayor y menor rendimiento en dos localidades que presentan disponibilidad de agua contrastante. Cauquenes y Santa Rosa. Temporada 2004-2005.

Table 1. Grain yield (RG; Mg ha⁻¹) of the five genotypes with the highest and lowest yield in two sites with contrasting water availability. Cauquenes and Santa Rosa, 2004-2005 growing season.

Cauquenes		Santa Rosa	
RCSLs	RG	RCSLs	RG
RCSLs de mayor rendimiento			
117	5,7	100	9,6
82	5,8	116	9,7
4	5,9	82	9,8*
90	6,0	103	10,1**
95	6,0	124	10,3**
RCSLs de menor rendimiento			
89	2,5**	89	4,8**
106	2,7*	29	5,1**
99	2,8*	53	5,2**
24	2,9*	132	5,8*
139	2,9*	91	5,9*
Controles (padre recurrente y variedad)			
Baronesse	6,5	Baronesse	9,8**
Harrington	5,1	Harrington	7,9

*, ** Diferencia con el padre recurrente (Harrington) estadísticamente significativa con $P < 0,05$ y $P < 0,01$, respectivamente.

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

En la localidad CEH ninguna de las RCSLs mostró un RG superior al padre recurrente, mientras que en la localidad SEH al menos tres genotipos (Cuadro 1) mostraron un RG significativamente superior ($P < 0,05$) al del cv. Harrington. Éste fue un hallazgo importante debido a que la introgresión de genes desde HS a HV es un proceso extenso y difícil, debido a que HS tiene numerosas características agronómicas no deseadas, tales como raquis quebradizos, bajo peso de granos, asincronía en la aparición de tallos, y paja rugosa (Baum *et al.*, 2003). Con la información disponible hasta ahora no es posible inferir que el aumento en el RG de estas RCSLs se deba a la introgresión de nuevos alelos provenientes del progenitor silvestre. Sin embargo, las RCSLs se encuentran caracterizadas con 47 marcadores moleculares (microsatélites) y mediante estudios genéticos se está dilucidando el efecto de la introgresión sobre la expresión de caracteres fenotípicos de interés agronómico.

Talamé *et al.* (2004) evaluaron el rendimiento de grano en 123 líneas doble haploide de una población BC₁F₂ obtenida de la cruce entre Barke (cultivar europeo de cebada) y HOR11508 (accesión de cebada silvestre) en tres localidades, bajo condiciones de clima mediterráneo. El rendimiento de las 123 líneas doble haploide varió ampliamente entre localidades (0,9-2,9 Mg ha⁻¹) y el mayor rendimiento de grano (5,4 Mg ha⁻¹) lo obtuvo una línea en

el ambiente de mayor disponibilidad hídrica. En general, en el presente estudio las RCSLs mostraron un rendimiento de grano superior al de las líneas doble haploide de Talamé *et al.* (2004), debido probablemente a que los ambientes estudiados presentan una mayor disponibilidad de agua.

Mediante estudios moleculares y genéticos, Talamé *et al.* (2004) encontraron que la introgresión de alelos provenientes del ancestro silvestre de cebada (HS) incrementó en un 17% el rendimiento de grano de cebada. En un estudio similar, usando 136 individuos de una población BC₂F₂ derivada de la cruce entre Apex (cultivar norteamericano) e ISR101-23 (accesión de cebada silvestre), Pillein *et al.* (2003) encontraron que el genotipo del ancestro silvestre logró incrementar en un 7,7% el rendimiento de grano de cebada.

Selección de genotipos tolerantes a sequía

La tolerancia a la sequía fue evaluada en las 80 RCSLs mediante el índice de sensibilidad a la sequía (ISS) propuesto por Fischer y Maurer (1978).

Durante la temporada 2004-2005 la intensidad de la sequía (D) fue 0,45. El ISS varió ampliamente entre genotipos, desde 0,24 hasta 1,53 (Figura 2) que correspondió a las líneas RCSL-95 y RCSL-24); el padre recurrente cv. Harrington y el cv. Baronesse tuvieron un valor de 0,76 y 0,80, respectivamente. Como un menor valor del ISS indica mayor tolerancia a la sequía, se puede inferir que la RCSL-95 fue el genotipo más tolerante, mientras que la RCSL-24 fue la más sensible a la sequía. El ISS se correlacionó negativa y significativamente con el rendimiento de grano en el ambiente CEH (Cauquenes; Figura 3), lo que coincide con los resultados de otros estudios (Ceccarelli, 1987; Acevedo *et al.*, 1991; Shakhathreh *et al.*, 2001).

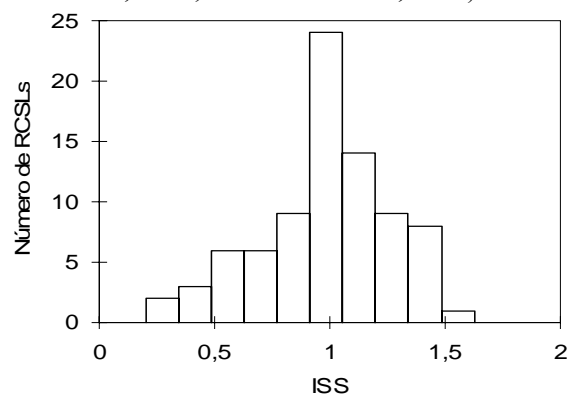


Figura 2. Distribución de frecuencias del índice de sensibilidad a la sequía (ISS) de 80 RCSLs evaluado en dos ambientes contrastantes en Chile,

Figure 2. Frequency distribution of the drought sensitivity index (ISS) of 80 RCSLs evaluated in two contrasting environments in Chile,

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

Cuadro 2. Índice de sensibilidad a la sequía (ISS) e interacción genotipo por ambiente ($G \times A$) estimada mediante la metodología de Finlay y Wilkinson (1963), y cuadrados medios (CM) de la regresión de Finlay y Wilkinson de 13 RCSLs estudiadas en dos ambientes mediterráneos de Chile, durante tres temporadas de crecimiento (2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007).

Table 2. Drought sensitivity index (ISS), genotype by environment interaction ($G \times A$) estimated from Finlay and Wilkinson (1963) methodology, and mean square (CM) of the Finlay and Wilkinson regression of 13 RCSLs obtained in two Mediterranean environments of Chile, during three growing seasons (2004-2005, 2005-2006 and 2006-2007).

RCSLs	ISS 2004	Interacción $G \times A$	CM
Testigos			
Baronesse	0,76	1,3	46,1
Harrington	0,80	1,1	32,2
Sensibles			
89	1,10	0,6	10,3
103	1,25	1,2	41,9
116	1,05	1,1	33,9
124	1,20	1,3	49,3
140	1,10	1,1	34,4
Tolerantes			
5	0,38	0,9	21,0
8	0,46	0,8	16,0
41	0,85	1,0	26,3
42	0,95	1,0	31,7
45	0,76	1,0	28,4
95	0,24	1,0	26,2
102	0,70	1,0	28,5
130	0,50	0,8	20,3

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

Se utilizó el ISS para seleccionar dos grupos de genotipos contrastantes (Cuadro 2). Un grupo de genotipos sensibles a la sequía, que mostraron un alto valor de ISS (> 1) y un rendimiento de grano igual o menor al del padre recurrente en la localidad CEH, y otro grupo de genotipos tolerantes a la sequía, que mostraron un bajo valor de ISS y alto rendimiento de grano en el ambiente CEH.

Comportamiento agronómico de los genotipos seleccionados

El RG en la localidad CEH fue en promedio 38; 78; y 47% menor que en la localidad SEH, en las temporadas 2004-

2005, 2005-2006 y 2006-2007, respectivamente (Cuadro 3). En la temporada 2005-2006, el rendimiento de grano fue inferior debido a enfermedades radiculares en Cauquenes y escasez de agua entre la emergencia e inicio de macolla en Santa Rosa. Las correlaciones entre el RG en las localidades CEH y SEH no fueron significativas ($P > 0,05$) dentro de cada temporada, pero sí al tomar el conjunto de los tres años ($r = 0,78$; $P < 0,00001$; $N = 44$). Esto indica que los genotipos tienen un comportamiento diferencial en ambos ambientes, pero que en años favorables el rendimiento sube en ambos ambientes.

El grupo de genotipos tolerantes a sequía mostró en Cauquenes un rendimiento de grano promedio de 18, 12 y 7% superior al de los no tolerantes, en las temporadas 2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007, respectivamente; se destacan las líneas RCSL-41 y RCSL-8 que en las temporadas 2005-2006 y 2006-2007 superaron en RG al padre recurrente cv. Harrington (Cuadro 3). Entre las sensibles, la línea RCSL-89 mostró un bajo rendimiento tanto en Cauquenes como en Santa Rosa. Cabe destacar, que las líneas clasificadas como tolerantes a la sequía tuvieron en la localidad SEH un rendimiento de 24 y 21% superior al de las sensibles, en las temporadas 2004-2005 y 2005-2006, respectivamente.

La interacción $G \times A$ se evaluó mediante la metodología propuesta por Finlay y Wilkinson (1963). Esta metodología asume una medición directa de la respuesta de un genotipo a cambios en el ambiente de crecimiento (condición favorable vs. desfavorable). Finlay y Wilkinson (1963) encontraron varios patrones de interacción $G \times A$ en sus experimentos, y concluyeron que para objetivos de selección el mejor patrón es elegir genotipos que presentan un alto rendimiento promedio y un coeficiente de regresión de la relación entre el rendimiento de cada genotipo e índice ambiental igual a uno. En la Figura 4 se muestra un ejemplo de los genotipos más contrastantes en su interacción $G \times A$. El cv. Harrington mostró un coeficiente de regresión (b) igual a uno, lo que significa que esta variedad tiene una alta capacidad de respuesta al ambiente; a medida que mejoran las condiciones de crecimiento el cv. Harrington responde con aumentos en el RG. La RCSL-124 mostró un coeficiente de regresión mayor que uno (1,3), lo que significa que esta línea muestra una mayor capacidad de respuesta en ambientes favorables. Por otro lado, la RCSL-8 mostró un valor de b menor que 1 (0,8).

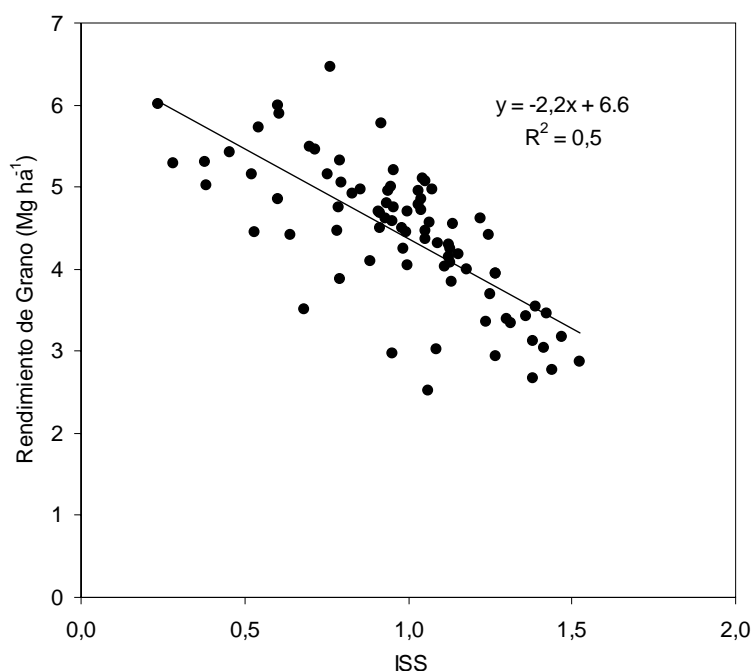


Figura 3. Relación entre el rendimiento de grano de las 80 RCSLs y el índice de sensibilidad a la sequía (ISS), determinada en el ambiente de menor rendimiento de grano y mayor estrés hídrico (Cauquenes) en 2004-2005.

Figure 3. Relationship between grain yield of 80 RCSLs and drought sensitivity index (ISS), determined in the lower yield and drier environments (Cauquenes) in 2004-2005.

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

Cuadro 3. Rendimiento de grano (Mg ha^{-1}) de 13 RCSLs que difieren en tolerancia a sequía (sensible y tolerantes), obtenido en dos ambientes mediterráneos de Chile, durante tres temporadas de crecimiento (2004-2005, 2005-2006 y 2006-2007).

Table 3. Grain yield (Mg ha^{-1}) of 13 RCSLs differing in their drought tolerance (sensitive and tolerant), in two Mediterranean environments of Chile, during three growing seasons (2004-2005, 2005-2006 and 2006-2007).

RCSLs	Cauquenes			Santa Rosa		
	2004-2005	2005-2006	2006-2007	2004-2005	2005-2006	2006-2007
Controles						
Baronesse	6,5*	0,8	2,7	9,8*	4,8**	5,6
Harrington	5,1	0,7	3,0	7,9	6,0	6,5
Sensibles						
89	2,5**	0,5	2,1***	4,8**	2,9**	3,7***
103	4,4	1,1	3,5	10,1*	4,9*	5,9
116	5,1	1,2	3,3	9,7*	3,1**	4,1***
124	4,6	1,0	2,5	10,3*	3,9**	6,2
140	5,1	1,3*	3,8	9,6*	4,6**	5,4
Tolerantes						
5	5,3	1,0	2,8	6,4	5,4	6,5
8	5,4	1,9**	3,8	6,8	5,7	6,7
41	5,0	1,4*	3,9*	8,1	5,0*	6,8
42	5,0	1,4*	3,4	8,8	4,9*	6,4
45	5,2	1,2	3,3	7,8	5,2*	7,1
95	6,0	0,5	2,5	6,7	4,9*	6,0
102	5,5	0,9	3,6	8,0	5,2*	6,0
130	5,1	1,0	2,9	6,7	4,4**	5,6

*, **, *** Diferencia con el padre recurrente (Harrington) estadísticamente significativa con $P < 0,05$, $P < 0,01$ $P < 0,001$ respectivamente.

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas.

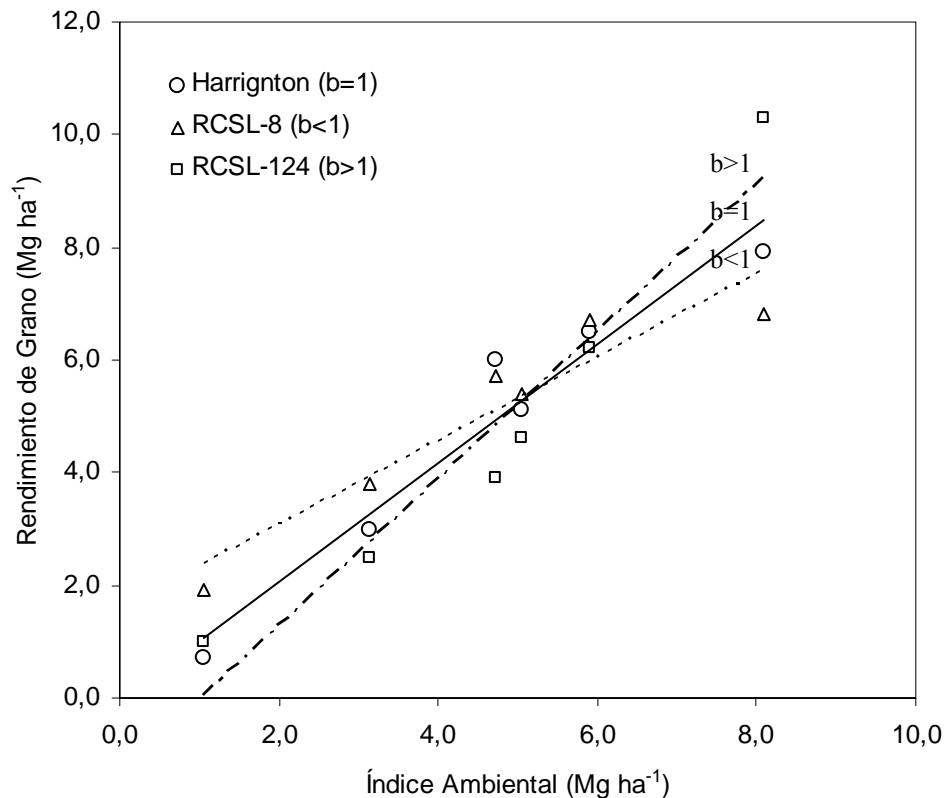


Figura 4. Adaptabilidad del rendimiento evaluado como la relación entre el rendimiento de grano y el índice ambiental de dos RCSLs contrastantes (8 y 124) y el cv. Harrington.

b: coeficientes de regresión.

Figure 4. Yield adaptability evaluated as the relationship between grain yield and environmental index of two contrasting RCSLs (8 and 124) and the cv. Harrington.

b: regression coefficients.

RCSLs: líneas recombinantes con sustitución de cromosomas

Los cuadrados medios (CM) de la regresión de Finlay y Wilkinson (1963) son un estimador de la estabilidad del RG (Calderini y Dreccer, 2002; Kraakman *et al.*, 2004). La estabilidad del RG varió entre 10,3 (RCSL-89) y 49,3 (RCSL-124) (Cuadro 2). Para ambientes de alto rendimiento Calderini y Dreccer (2002), recomiendan seleccionar genotipos que muestran un alto RG promedio, alto valor de b y un bajo valor de CM. En cambio, para ambientes de bajo rendimiento, se recomienda seleccionar genotipos que muestran un alto RG promedio, bajo valor de b y un bajo valor de CM. Las RCSL-5 y 8, seleccionadas como genotipos tolerantes a sequía, presentaron los menores valores de b y CM, por lo que son genotipos que rinden menos en condiciones desfavorables para el crecimiento, pero su rendimiento potencial es bajo cuando son cultivadas en ambientes favorables. La RCSL-89 también presentó un bajo valor de b y de los CM, pero mostró un bajo RG en todos los ambientes. Por otro lado, el

grupo de RCSLs seleccionadas como tolerantes a sequía mostró una mayor estabilidad en el RG que el grupo de las sensibles, ya que la media de los CM fue un 36% menor en los tolerantes que en los sensibles (Cuadro 2).

CONCLUSIONES

Bajo condiciones de clima mediterráneo, las RCSLs difieren ampliamente en su comportamiento agronómico, lo que se observó mediante el amplio rango de variación observado en el rendimiento de grano entre genotipos y localidades experimentales.

El índice de sensibilidad a la sequía fue un buen criterio de selección de genotipos que presentan un mayor rendimiento de grano bajo condiciones de estrés hídrico. Además las RCSLs mostraron una amplia variación genotípica para este carácter.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, E., P.Q. Craufurd, R.B. Austin, and P. Perez-Marco. 1991. Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J. Agric. Sci.* 116:23-36.
- Araus, J.L., G.A. Slafer, M. Reynolds, and C. Royo. 2002. Plant breeding and drought in C₃ cereals: What should we breed for? *Ann. Bot.* 89:925-940.
- Baum, M., S. Grando, G. Backes, A. Jahoor, A. Sabbagh, and S. Ceccarelli. 2003. QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross 'Arta' H. *spontaneum* 41-1. *Theor. Appl. Genet.* 107:1215-1225.
- Calderini, D., and F. Dreccer. 2002. Choosing genotype, sowing date, and plant density for malting barley. p. 413-443. *In* G. Slafer, J. Molina, R. Savin, J. Araus, and I. Romagosa (eds.). *Barley science. Recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality.* Food Products Press, New York, USA.
- Ceccarelli, S. 1987. Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica* 36:265-273.
- Ellis, R., B. Foster, L. Handley, D. Gordon, J. Russell, and W. Powell. 2000. Wild barley: a source of genes for crop improvement in the 21st century? *J. Exp. Bot.* 51:9-17.
- Finlay, K., and G. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding program. *Aust. J. Agr. Res.* 14:342-354.
- Fischer, R., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29:897-905.
- Forster, B., R. Ellis, W. Thomas, A. Newton, R. Tuberosa, D. This *et al.* 2000. The development and application of molecular markers for abiotic stress tolerance in barley. *J. Exp. Bot.* 51:19-27.
- Kraakman, A.T.W., R.E. Niks, P.M. Van den Berg, P. Stam, and F.A. Van Eeuwijk. 2004. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics* 168:435-446.
- Matus, I., A. Corey, T. Filichkin, P. Hayes, M.I. Vales, J. Kling, *et al.* 2003. Development and characterization of recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) using *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* as a source of donor alleles in a *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* background. *Genome* 46:1010-1023.
- Matus, I., and P.M. Hayes. 2002. Genetic diversity in three groups of barley germplasm assessed by simple sequence repeats. *Genome* 45:1095-1106.
- Nguyen, H. 1999. Molecular dissection of drought resistance in crop plants: from traits to genes. p. 36-40. *In* J.M. Ribaut and D. Poland (eds.). *Molecular approaches for the genetic improvement of cereals for stable production in water-limited environments.* CIMMYT, Mexico D.F.
- Pillen, K., A. Zacharias, and J. Leon. 2003. Advanced backcross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 107:340-352.
- Reynolds, M., S. Rajaram, and K. Sayre. 1999. Physiological and genetics changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Sci.* 39:1611-1621.
- Richards, R.A., G. Rebetzke, A.G. Condon, and A.F.V. Herwaarden. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Sci.* 42:111-121.
- SAS Institute. 1999. SAS OnlineDoc®, Version 8. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Shakhatreh, Y., O. Kafawin, S. Ceccarelli, and H. Saoub. 2001. Selection of barley lines for drought tolerance in low-rainfall areas. *J. Agron. & Crop Sci.* 186:119-127.
- Talamè, V., M. Sanguineti, E. Chiapparino, H. Bahri, M. Salem, B. Forster, *et al.* 2004. Identification of *Hordeum spontaneum* QTL alleles improving field performance of barley grown under rainfed conditions. *Ann. Appl. Biol.* 144:309-319.
- Thomas, W. 2002. Molecular marker-assisted versus conventional selection in barley breeding. p. 177-203. *In* G. Slafer *et al.* (eds.). *Barley science. Recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality.* Food Products Press, New York, USA.