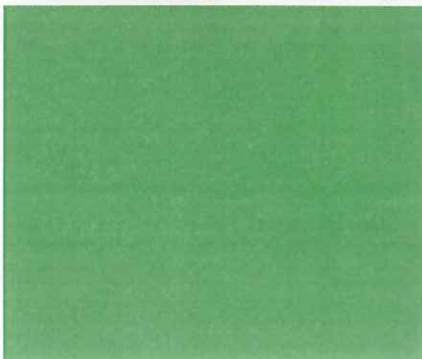
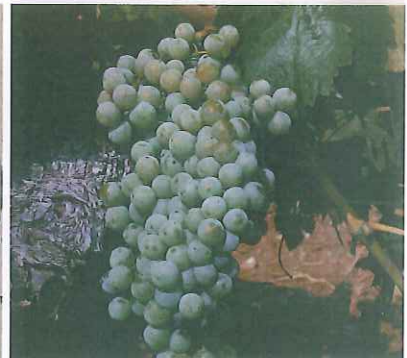
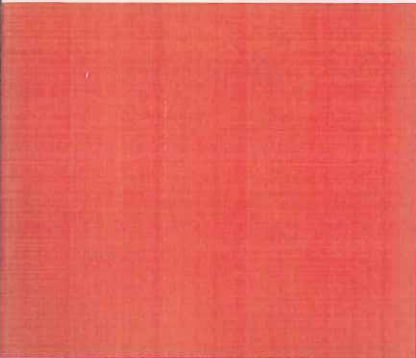
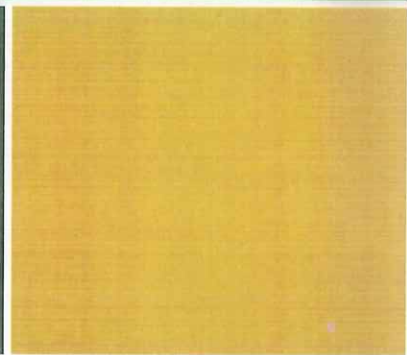


Las variedades locales en la mejora genética de plantas

José Ignacio Ruiz de Galarreta,
Jaime Prohens y Roberto Tierno



neiker
tecnalia

EUSKO JAURLARITZA

EKONOMIAREN GARAPEN
ETA LEHIAKORTASUN SAILA



GOBIERNO VASCO

DEPARTAMENTO DE DESARROLLO
ECONÓMICO Y COMPETITIVIDAD

7. Cebada

Ana M. Casas, M. Pilar Gracia y Ernesto Igartua*

Departamento de Genética y Producción Vegetal. Estación Experimental de Aula Dei, CSIC.

Avda. Montañana 1005, 50059, Zaragoza

*igartua@eead.csic.es

7.1. Introducción

7.2. Principales variedades locales

7.3. Variedades locales con interés para su recuperación

7.4. Variedades locales conservadas en colecciones

7.5. Potencial de las variedades locales como fuentes de variación

7.6. Utilización en programas de mejora

7.7. Logros y perspectivas

7.8. Agradecimientos

7.9. Referencias

7.1. Introducción

España tiene la suerte de contar con uno de los acervos fitogenéticos más ricos de Europa. Aunque no se puede comparar su agrobiodiversidad con la de los grandes centros de origen de la agricultura, la diversidad de sus climas y la llegada temprana de muchos cultivos han producido una diversificación varietal muy notable en muchas especies, entre ellas la cebada.

La cebada es uno de los cultivos que aparece más temprano en el registro arqueológico de la Península Ibérica. La datación más remota de restos de cebada es de hace 6800-7560 años, en la cueva de Balma Margineda (Andorra). Este hallazgo (Marinval, 1995), junto con otros cercanos de la zona prepirenaica, está asociado a la llegada del "paquete Neolítico" a la Península, compuesto por una serie de restos arqueológicos que indican la llegada de la agricultura, la ganadería y una vida más sedentaria en general, que en épocas anteriores (García Martínez-de-Lagrán, 2015, Zapata et al., 2004). Otros autores indican que la llegada de los cereales a España tuvo lugar por varias vías además de la pirenaica, desde el norte de África y por vía marítima a toda la costa Mediterránea (referencias recogidas en Zapata et al., 2004).

La cebada, varios tipos de trigo y leguminosas, así como otros cultivos llegaron a España de modo casi simultáneo. Durante buena parte del Neolítico, la diversidad de cultivos que aparece representada en el registro arqueológico español es sorprendente (Zapata et al., 2004). Sin embargo, se conoce muy poco sobre las variedades concretas de esa época, pues los restos suelen estar carbonizados y no son apropiados para análisis genéticos. Lo que parece claro es que la cebada ha estado presente en España durante al menos siete milenios, tiempo suficiente para que la selección natural y artificial hayan producido una huella profunda en la estructura genética de las variedades autóctonas.

La composición genética de las variedades locales que han llegado hasta el presente, en cambio, da algunas pistas sobre el origen de las cebadas españolas. La diversidad de los genes afectados por la domesticación de los cultivos sirve para trazar la historia de las variedades. Los genes que controlan la unión de los granos al raquis han sido esenciales en la domesticación de la cebada. Se han descrito mutaciones en dos genes, llamados por las siglas en inglés de la expresión "raquis quebradizo", *btr1* y *btr2*. Se han detectado mutaciones en estos dos genes que producen un raquis tenaz, al que las espiguillas permanecen unidas hasta bien después de la maduración (Pourkheirandish et al., 2015). Esas dos mutaciones ocurrieron independientemente en dos zonas de Oriente Próximo, en dos momentos diferentes y sus descendientes dieron lugar a dos linajes en la cebada. Uno de ellos se distribuyó por Europa y Etiopía y el otro por Asia y Norte de África. Ambos tipos coexisten en España, lo cual sería coherente con las entradas desde el norte y el sur que sugieren los

datos arqueológicos de época Neolítica. Otro gen directamente relacionado con el proceso de domesticación del cultivo y su dispersión temprana desde el centro de origen es el *vrs1* (Komatsuda et al., 2007). Este gen es el principal determinante del tipo de espiga de la cebada, o sea, de dos o de seis carreras, según el número de granos que se producen por piso de la espiga. Las cebadas españolas son, en su mayoría de espiga de seis carreras, aunque también hay tipos de dos carreras. Pese a ser minoría, las cebadas de dos carreras muestran una variabilidad notable (Moralejo et al., 1994). De hecho, presentan al menos dos alelos distintos en el gen *vrs1*, lo que indica dos procedencias distintas, aunque una de ellas puede ser de aparición autóctona, pues no se ha descrito fuera de España (AM Casas, comunicación personal). Las cebadas españolas de seis carreras tienen también dos alelos distintos en *vrs1*, lo que indica que proceden originalmente de dos conjuntos genéticos distintos, originados por dos mutaciones independientes. De hecho, uno de los alelos de *vrs1* de las cebadas españolas de seis carreras podría proceder por mutación del alelo autóctono de dos carreras, lo que otorgaría una singularidad especial a algunas de las cebadas españolas. En resumen, bien sea por origen, bien por diversificación in situ, las cebadas españolas no constituyen un grupo homogéneo. España parece ser una zona de encuentro de distintos grupos genéticos de cebada, por lo que es un caso interesante para el estudio de la evolución de este cultivo sometido a selección natural y artificial.

7.2. Principales variedades locales

La situación del cultivo de variedades locales de cebada en el mundo fue revisada por Fischbeck (2003). La región WANA (West Asia – North Africa) aparecía dominada por las variedades locales, cultivadas en 8 millones y medio de hectáreas. En el resto del mundo, básicamente Europa y Sudamérica, apenas se llegaba a las 100.000 hectáreas. Hay que hacer la salvedad de que este análisis probablemente no recogió las superficies cultivadas con variedades procedentes de la mejora pero que procedían directamente de variedades locales, sin cruzamientos.

En la mayoría de países europeos, las variedades locales fueron sustituidas por variedades mejoradas durante el siglo XIX y la primera mitad del siglo XX (Fischbeck, 2002). La persistencia en el cultivo de las cebadas españolas pone de manifiesto su potencial para la agricultura. Las variedades locales continuaron siendo cultivadas en España de modo masivo hasta el último tercio del siglo XX, aproximadamente, y de forma más esporádica hasta finales del siglo pasado. Varios testimonios ponen de relieve esta situación. En 1978, el nivel de uso de semilla certificada en cebada era de aproximadamente el 12% (Celador, 1980). El cultivo habría tenido una expansión enorme, pasando de poco más de un millón y medio de hectáreas en 1970 a tres millones en 1978 (Celador, 1980). El bajo nivel de uso de semilla certificada descendió aún más, al 9% en 1983, según manifestó en una entrevista a la revista Agricultura D. Fernando Miranda de Larra, director del Instituto Nacional de Semillas y Plan-

tas de Vivero¹. En esa misma entrevista, menciona que las causas de ese pobre porcentaje son variadas y, entre ellas, está la utilización de variedades locales en zonas de climatología adversa y cambiante y suelos de baja fertilidad. En esas condiciones, los productores de cereales veían pocas ventajas de las variedades mejoradas frente a las tradicionales. Más adelante comentaremos los posibles motivos que pueden justificar esa opinión.

La selección en variedades locales suele ser el primer paso de los programas de mejora. Esto se hizo a mediados del siglo pasado en la Estación Experimental de Aula Dei (EEAD-CSIC). Esas selecciones en la EEAD dieron lugar a varias variedades que conocieron un éxito notable. Aunque no son variedades locales *sensu stricto*, se deben incluir en este apartado, pues no proceden de cruzamientos y todo su valor y sus características se derivan exclusivamente de su población local de origen. Entre estas selecciones destacan la variedad *Almunia*, procedente de una población de esa localidad zaragozana y, sobre todo, *Albacete* (ambas, obtenciones de D. Enrique Sánchez-Monge). Esta última se ha venido cultivando durante los últimos sesenta años, convirtiéndola sin duda en una de las variedades más longevas de Europa, llegando a cubrir más de un millón de hectáreas en su apogeo (Prieto, 1985), con un impacto económico sencillamente enorme (ver Lasa y Romagosa, 1988 para más detalles sobre el impacto económico de *Albacete*). *Albacete* ha dejado una huella duradera en el campo español, donde su nombre se identifica como el mayor éxito de la investigación española para la agricultura de secano.

7.3. Variedades locales con interés para su recuperación

Actualmente, el cultivo de las cebadas locales españolas ha sido prácticamente abandonado. Eso no quiere decir que no puedan tener su sitio en la agricultura moderna. Podrían tener su nicho en zonas en las que los rendimientos medios y habituales estén por debajo de, aproximadamente, las tres toneladas por hectárea. Deben ser zonas en las que el riesgo de encamado en un buen año sea bajo, pues la tendencia a encamarse de las variedades locales es muy acusada en la mayoría de los casos.

Uno de los objetivos actuales de la mejora, en los que las variedades locales pueden tener un papel, es la necesidad de obtener variedades para zonas en las que deba limitarse la aplicación de fertilizantes para evitar contaminación de zonas vulnerables. En estas condiciones, la altura excesiva de las cebadas locales como las españolas no supondría un problema. Al contrario, una elevada altura de planta unida a una extracción eficiente de nitrógeno, serían características deseables en esas condiciones.

¹Agricultura. 1983. Bajo nivel de utilización de semilla certificada en España (entrevista a D. Fernando Miranda), 614:638-640.

La cebada no ha estado al margen de la tendencia actual a la recuperación de variedades antiguas, supuestamente por la mayor calidad que confieren a los productos derivados que las actuales. No está claro si la mejor calidad de los productos se deba a una mejor materia prima o a un proceso de manufactura especialmente cuidadoso, o a una combinación de ambos factores. Es bien conocido el caso de, por ejemplo, la conocida historia de la recuperación de la variedad de trigo Aragón03 (Mallor et al., 2014) para producir pan de alta calidad. En la cebada ha habido historias similares, como por ejemplo el auge de las cebadas tradicionales escocesas "*bere barleys*" y la recuperación de las variedades antiguas *Maris Otter* y *Chevallier*. Aunque en estos últimos casos no se trata de variedades tradicionales, sino de variedades antiguas procedentes de programas de mejora, son buenos ejemplos de nichos de mercado en los que el interés va más allá del mero rendimiento, que suele ser la fuerza principal que actúa en el mercado de la selección varietal.

Maris Otter fue registrada en 1960 por el Plant Breeding Institute de Cambridge, y se ha ganado la reputación de producir una malta de excelente calidad, pese a tener un rendimiento inferior al de variedades malteras más modernas. Esta variedad está ampliamente aceptada en las malterías de Inglaterra, y se produce bajo contrato, controlando estrictamente toda la cadena de suministro, desde la semilla para el agricultor, hasta la entrada a la maltería (Horsney, 2013). Un caso parecido es el de la variedad *Chevallier*, seleccionada a partir de una variedad local inglesa en época victoriana. Actualmente, existe un proyecto de investigación para la recuperación de esta variedad, de buena calidad maltera, justificado, desde el punto de vista de la mercadotecnia, por el interés del público sobre las variedades tradicionales².

Otra industria floreciente basada en cebadas locales es la de los whiskys escoceses derivados de las *bere barleys* (Booth et al., 2014). Estas cebadas son variedades de seis carreras, que llegaron de Escandinavia durante las invasiones vikingas, que crecen en suelos muy pobres y tienen un ciclo de desarrollo ultracorto (se las denomina "cebadas de 90 días"). En este caso, la explotación de estas variedades tiene una base más agronómica que en los dos casos anteriores.

La enorme diversificación del mercado de la cerveza industrial y, aún más, de la cerveza artesanal está impulsando la búsqueda de productos diferenciados, que potencien la imagen de marca. El nombre de la variedad de cebada está comenzando a tener su importancia en el reconocimiento del producto, al menos en estos casos minoritarios. Está por ver si esta tendencia cobrará auge en otros lugares y con otras variedades. Este aspecto aún no se ha explorado en las cebadas españolas, aunque los escasos datos de los que se dispone indican que algunas variedades españolas tienen morfología de grano "rechoncho" y contenido de proteína bajo, características que deben poseer las variedades malteras.

² <https://www.jic.ac.uk/news/2013/04/beer-brewed-from-victorian-barley-variety/#>

7.4. Variedades locales conservadas en colecciones

Antes que nada, hay que definir qué es una variedad local. Esta definición puede variar ligeramente entre especies, dependiendo sobre todo del sistema de reproducción. Para la cebada, podemos seguir la definición de Fischbeck (2002): una variedad local representa el equilibrio entre genotipos heterocigotos (en un grado dependiente del sistema de reproducción) y heterogéneos de una población que es mantenida y multiplicada de modo continuado bajo unas condiciones climáticas, de suelo y de manejo particulares.

Los investigadores que trabajan con la cebada tienen la suerte de contar con una especie cuya diversidad genética es extraordinariamente amplia. Aparte de la riqueza de accesiones del ancestro silvestre, que de hecho pertenece a la misma especie, hay una cantidad enorme de variedades locales, que suelen suponer la mayor proporción de las accesiones guardadas en bancos de germoplasma en todo el mundo. Se calcula que, aproximadamente, 130.000 entradas, un 44% de las que tienen indicación de origen, son variedades locales. ICARDA tiene la mayor colección, con 15.500, seguida del banco de la Academia China de Ciencias Agrícolas, el Instituto de Conservación para la Biodiversidad de Etiopía, el PGRC de Canadá, el USDA de EEUU, el IPK alemán, el Instituto Japonés de Biorecursos, todas ellas con más de 10.000 accesiones de este tipo (Ullrich, 2011).

Las cebadas españolas fueron ya objeto de atención por parte de los pioneros de los recursos fitogenéticos. En sus expediciones de recolección, tanto Harry V. Harlan, en 1923, como Nikolai I. Vavilov, en 1927, recogieron semillas de cebada (en el caso de Vavilov, junto con semillas de otros cultivos). Estas muestras fueron incorporadas a las colecciones de los ahora llamados Instituto N.I. Vavilov de Recursos Fitogenéticos (VIR, Rusia), y el Departamento de Agricultura de EEUU (USDA, EEUU), respectivamente. Posteriormente, investigadores de la Estación Experimental de Aula Dei (EEAD-CSIC), especialmente D. Enrique Sánchez-Monge, recolectaron variedades locales de cebada y de otros cereales. Villena (1955) publicó un estudio morfológico detallado de las variedades de cebada de la EEAD. Posteriormente, esas variedades serían entregadas al Centro Nacional de Recursos Fitogenéticos del INIA (CRF-INIA).

El CRF-INIA mantiene 1756 de accesiones de cebada de origen español que responden a la etiqueta de "cultivar primitivo" o "tradicional", cubriendo la mayor parte del territorio nacional, incluidas Baleares y Canarias. Predominan, como es lógico, las accesiones de la España interior, pues la cebada en España es un cultivo fundamentalmente de clima continental y de secano. Igartua et al. (1998) construyeron la colección nuclear de cebadas españolas, para facilitar y sistematizar su estudio. Esta colección está constituida por 159 líneas puras, derivadas de accesiones locales españolas, y 16 cultivares antiguos, que fueron cultivados con éxito en España en algún momento. La colección se conserva y distribuye en la EEAD-CSIC.

7.5. Potencial de las variedades locales como fuentes de variación

Hay un hecho innegable en cultivos extensivos como la cebada: las variedades locales se han ido sustituyendo por variedades mejoradas porque, en conjunto, son mejores. Merece la pena detenerse un momento en esta aparente redundancia. Las variedades vegetales son organismos que deben cumplir con una larga lista de condiciones que las hagan aptas para el cultivo, prácticas para el productor y deseables para el mercado. El fallo en una sola característica entre docenas hará que sea abandonada instantáneamente. Los cruzamientos con variedades locales introducen en las poblaciones de mejora no sólo sus caracteres deseables de adaptación, sino también todo un síndrome de caracteres indeseables, de los cuales es difícil librarse mediante las armas de la mejora clásica. Las variedades locales españolas de cebada, en general, son demasiado altas, sufren de encamado, tienen pesos específicos y calidad de grano bajos. Sin embargo, también tienen, como se detallará después, buenos caracteres de adaptación a la temperatura y al fotoperiodo, vigor inicial, resistencias a enfermedades y, potencialmente (aún está por demostrar empíricamente), tolerancia a la sequía. Habiendo tantos caracteres en juego, varios de ellos probablemente poligénicos, es muy difícil mantener los caracteres deseables y librarse de los indeseables sólo con métodos clásicos de cruzamiento y selección. Los tamaños de las poblaciones necesarias para tener una mínima probabilidad de éxito serían prohibitivos. Por este motivo, el uso de variedades locales en mejora de cebada ha estado casi siempre circunscrito a la introgresión de caracteres monogénicos como resistencias a enfermedades (Fischbeck 2002).

En los últimos años, con el auge de diferentes herramientas genéticas, ha aumentado el interés por las variedades locales. La posibilidad de localizar los loci que controlan un carácter en el genoma y su transferencia en los cruzamientos con precisión casi quirúrgica gracias al auxilio de los marcadores moleculares, solucionan en gran medida el problema del "arrastre genético" que acabamos de describir. Además, los marcadores moleculares ofrecen una perspectiva muy completa del grado de diversidad existente en los distintos grupos de germoplasma, facilitando las decisiones en cuanto a las estrategias para su utilización. Recientemente, ha habido grandes avances en la descripción de la diversidad atesorada en las variedades locales de cebada a nivel mundial. Muñoz-Amatriáin et al. (2014) emplearon cerca de 8.000 SNPs para caracterizar 2.417 accesiones de cebada, que son una muestra representativa de las más de 30.000 entradas de la colección del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA National Small Grains Collection). En este trabajo, con materiales de más de 100 países, incluyendo gran número de variedades locales, se identificaron cinco subpoblaciones de cebada, que corresponden a distintos orígenes geográficos y tipos de espiga. En el primer grupo se congregan cebadas de 6 carreras, de países del área mediterránea, Australia y América Central y Sur, siendo muchos de ellos cultivares autóctonos. En el segundo también hay variedades locales de 6 carreras, de origen asiático. El tercer grupo incluye cebadas cultivadas de 2 carreras, de origen europeo, así como materiales de

Nueva Zelanda, Brasil, Canadá y Chile. El grupo 4 contiene cultivares europeos, americanos y canadienses de 6 carreras. Por último, en el grupo 5 se encuentran variedades locales de Etiopía y Eritrea, de los dos tipos de espiga. Estos resultados ponen de manifiesto la diferenciación de las cebadas mediterráneas, incluyendo a las de la península ibérica, algo que ya se había visto en trabajos anteriores con microsatélites (Yahiaoui et al., 2008; Jones et al., 2011). Las cebadas españolas, a su vez, forman al menos cuatro grupos claramente diferenciados: variedades de dos carreras, variedades de seis carreras de invierno, cercanas a las europeas, variedades de seis carreras del Sur y de la zona mediterránea, similares a las norteafricanas, y variedades de seis carreras de la Meseta, que forman un grupo autóctono singular (Yahiaoui et al., 2008).

Una vez determinada su diversidad, se exploró el potencial de las variedades locales españolas de cebada, como nuevas fuentes de variación para caracteres de interés agronómico. Entre los materiales de la colección nuclear se han podido identificar líneas que destacan por su mayor resistencia a enfermedades fúngicas (Silvar et al., 2010a) o su mayor rendimiento en condiciones de baja productividad (Yahiaoui et al., 2014), entre otros caracteres. Además de evaluar el comportamiento general de la colección, algunas líneas se están utilizando en cruzamientos como donantes de resistencia a oídio (Silvar et al., 2010b, 2011, 2012) o rincosporiosis (Hofmann et al., 2013). De forma similar, las líneas con mayor rendimiento potencial en condiciones de baja productividad ($<3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$), se están empleando como donantes en cruzamientos con variedades élite, para intentar incorporar caracteres favorables de las mismas. Los primeros resultados, en un retrocruzamiento de la línea SBCC073 (SBCC son las siglas de la colección nuclear española de cebada en inglés) con la variedad Orria, han puesto de manifiesto que el parental español contribuye distintos alelos asociados con mayor rendimiento en condiciones de sequía, mientras que la variedad cultivada aporta otros alelos de rendimiento, unido a una menor altura de planta, así como mayor peso de mil granos (Boudiar et al., 2016). Otros cruzamientos están en fase de desarrollo en este momento.

Las cebadas españolas han resultado especialmente interesantes para profundizar en el control genético de la floración en nuestras latitudes. Tradicionalmente, los cereales se clasifican en variedades de invierno o primavera (Igartua et al., 2015). Sin embargo, las variedades tradicionales españolas no son fácilmente clasificables como tipos clásicos de invierno o primavera; de hecho, presentan dos alelos de tipo intermedio, en el principal gen de vernalización *VrnH1*, con menores necesidades de vernalización (Casao et al., 2011a). Como resumen de varios trabajos publicados sobre este tema (Casas et al. 2011, Casao et al., 2011abc, Loscos et al., 2013), se puede concluir que las cebadas españolas poseen combinaciones alélicas particulares en los genes principales de floración. Esas combinaciones casi no existen en las variedades modernas y sería muy interesante probarlas en nuevas variedades mejoradas.

7.6. Utilización en programas de mejora

Las cebadas locales se han revelado como un recurso muy interesante para la mejora especialmente en la región mediterránea, que no se ha beneficiado tanto como otras de los progresos de la mejora genética. Se han mostrado especialmente interesantes en zonas afectadas gravemente por estreses abióticos y con agricultura de bajos insumos (Ceccarelli et al., 2000). El grupo de Salvatore Ceccarelli y sus colaboradores, en ICARDA, han llevado a cabo una larga serie de estudios en los que se ha puesto de manifiesto la ventaja de las cebadas locales sobre variedades mejoradas importadas en Siria y otros países de la región WANA (Ceccarelli, 1996), aunque esa ventaja desaparecía en los experimentos con producciones medio-altas. Los programas de mejora en ICARDA se alimentan en gran medida de variedades locales y están teniendo un éxito notable, especialmente en combinación con métodos de mejora participativa, en los que los usuarios finales son partícipes de la decisión final sobre las variedades (Ceccarelli, 2012).

Otra historia de éxito de las cebadas locales, españolas en concreto, en la mejora de la cebada es la de las variedades conocidas como *Coast*, introducidas en California por los colonizadores españoles. Estas variedades mostraron buena adaptación al clima local, similar al español, y fueron uno de los padres fundadores, junto con otras cebadas europeas y asiáticas, de las cebadas norteamericanas actuales (Martin et al., 1991).

En España, la situación tiene grandes paralelismos con la historia de ICARDA. En 1959, en un congreso de Eucarpia, la asociación europea de mejoradores de cultivos, el Prof. D. Enrique Sánchez-Monge, disertó sobre los problemas de la mejora de cereales en España, indicando que las selecciones en variedades locales ofrecían los mejores resultados para las zonas de secano, donde la sequía era el principal factor limitante. Por el contrario, en zonas de regadío, las variedades locales se veían superadas por variedades mejoradas bien en España o en Italia. Esta perspectiva de quien fue el pionero de la mejora de cereales en España indica claramente el potencial de las variedades locales como fuentes de adaptación, especialmente para las zonas con mayores estreses ambientales. De hecho, los mejoradores de finales del siglo XIX y principios del XX intentaron introducir variedades de otros orígenes europeos, directamente o en cruzamientos, con escaso éxito en comparación con las variedades locales. Este hecho fue citado por Pujol-Andreu (2011), quien se hace eco de fuentes originales de la época. Aventurándose en el terreno de la especulación, estas referencias sugieren que los síndromes de adaptación de las variedades locales posiblemente tenían una causa poligénica y eran difíciles de capturar a través de esquemas simples de mejora.

Desde hace unos 10 años, las mejores líneas de la colección nuclear española se están empleando como parentales en el programa público nacional de mejora de cebada (Gracia

et al., 2012). Se cruzan con líneas élite y se realizan uno o dos retrocruzamientos con el parental élite como recurrente, para introducir el germoplasma local en dosis relativamente bajas. De momento, la selección se ha hecho de modo clásico, aunque ya se conoce lo suficiente de algunos de los parentales locales como para plantear una selección asistida por marcadores para caracteres como floración, altura de planta y caracteres de grano.

7.7. Logros y perspectivas

Todas las variedades actuales proceden de cruzamientos entre variedades locales en un momento más o menos lejano en el tiempo. Sin embargo, cuanto más ha avanzado la mejora, más han divergido las variedades modernas de sus ancestros locales. De este modo, cada vez es más difícil cruzar variedades locales con variedades élite, a menos que se tengan claros los objetivos y se posea información sobre la localización en el genoma de las regiones que controlan los caracteres de interés.

La publicación de una larga serie de trabajos sobre las cebadas españolas, algunos de los cuales están referenciados a lo largo de este capítulo, ha servido para localizar regiones del genoma relacionadas con el control de caracteres de interés en varias accesiones españolas. Esto ha permitido movilizar este recurso genético y ponerlo en el punto de mira de investigadores y mejoradores. En virtud del Tratado Internacional para los Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura, se han repartido accesiones de la colección nuclear española a EEUU, Japón, Australia, Uruguay, Alemania, Reino Unido, Dinamarca, e Italia, así como a varias empresas europeas. Así, varias de las accesiones españolas están incluidas en los programas de mejora de algunas de las mayores empresas europeas, además de en el programa nacional español, como se menciona más arriba. Este interés, sin embargo, no es compartido por las empresas españolas. Un reciente estudio de prospectiva sobre los objetivos prioritarios de investigación en cereales en España revelaba que, mientras que el potencial de la variabilidad local para mejora era valorado muy positivamente por la comunidad científica, se veía como un objetivo de baja prioridad por el sector privado (Tello et al., 2015). Parece que el sector no es plenamente consciente del potencial de la diversidad genética y de los caracteres de adaptación al ambiente de las cebadas españolas, que podrían aprovecharse para desarrollar variedades productivas, adaptadas a la región mediterránea, y distintas de las que dominan actualmente el mercado.

7.8. Agradecimientos

Los autores agradecen la financiación del INIA, a través de los proyectos RFP2012-00015-00-00, RTA2012-00033-C03-00 y del MINECO a través del proyecto AGL2013-49028-C3-1-R.

7.9. Referencias

- Booth A, Ramsay L, Martin P, Thomas B, Newton A, Ambrose M, Russell J. 2014. Diversity in heritage barleys: Adaptation on a local scale. p. 57. In: U. Lothwasser and A. Borner (eds). *Cereals for Food, Feed and Fuel – Challenge for Global Improvement*. Wernigerode, Germany
- Boudiar R, Casas AM, Cantalapiedra CP, Gracia MP, Igartua E. 2016. Identification of quantitative trait loci for agronomic traits contributed by a barley (*Hordeum vulgare*) Mediterranean landrace. *Crop & Pasture Sci.* 67: 37-46.
- Casao MC, Igartua E, Karsai I, Lasa JM, Gracia MP, Casas AM. 2011a. Expression analysis of vernalization and day-length response genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) indicates that *VRNH2* is a repressor of *PPDH2* (*HvFT3*) under long days. *J. Exp. Bot.* 62: 1939-1949.
- Casao MC, Igartua E, Karsai I, Bhat PR, Cuadrado N, Gracia MP, Lasa JM, Casas AM. 2011b. Introgression of an intermediate *VRNH1* allele in barley (*Hordeum vulgare* L.) leads to reduced vernalization requirement without affecting freezing tolerance. *Molecular Breeding* 4: 475-484
- Casao MC, Karsai I, Igartua E, Gracia MP, Veisz O, Casas AM. 2011c. Adaptation of barley to mild winters: A role for *PPDH2*. *BMC Plant Biology* 11:164
- Casas AM, Djemel A, Ciudad FJ, Yahiaoui S, Ponce LJ, Contreras-Moreira B, Gracia MP, Lasa JM, Igartua E. 2011. *HvFT1* (*VrnH3*) drives latitudinal adaptation in Spanish barleys. *Theoretical and Applied Genetics* 122: 1293-1304
- Ceccarelli S. 1996. Positive interpretation of genotype by environment interactions in relation to sustainability and biodiversity. pp. 467-486. In: M. Cooper, and G. L. Hammer (eds), *Plant Adaptation and Crop Improvement*, CABI Publishing, Wallingford, UK
- Ceccarelli S, Grando S, Tutwiler R, Baha J, Martini AM, Salahieh H, Goodchild A, Michael, M. 2000. A methodological study on participatory barley breeding. I. Selection phase. *Euphytica* 111: 91-104
- Ceccarelli S. 2012. Landraces: Importance and Use in Breeding and Environmentally Friendly Agronomic Systems, pp 103-117. In: *Agrobiodiversity Conservation: Securing the Diversity of Crop Wild Relatives and Landraces*. CAB International.
- Celador V. 1980. Semillas selectas (I). Su uso en España. *Agricultura* 577: 418-421.
- Fischbeck G. 2002. Contribution of barley to agriculture. A brief overview. pp. 1-10. In GA Slafer, JL Molina-Cano, R Savin, JL Araus, I Romagosa (eds). *Barley Science. Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*. Ed. Haworth Press, New York.
- Fischbeck G. 2003. Diversification through breeding. pp. 29-52. In: R. von Bothmer, Th. van Hintum, H. Knüpfner y K Sato (eds), *Diversity in Barley (*Hordeum vulgare*)*, Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands
- García-Martínez de Lagrán I. 2015. Recent data and approaches on the Neolithization of the Iberian Peninsula, *European Journal of Archeology* 18:429-453

- Gracia MP, E Mansour E, Casas AM, Lasa JM, Molina-Cano JL, Moralejo M, Fuster P, Escribano J, Ciudad FJ, Montoya JL, E Igartua. 2012. Progress in the Spanish National Barley Breeding Program. *Spanish Journal of Agricultural Research* 10:741-751
- Hofmann K, Silvar C, Casas AM, Herz M, Büttner B, Gracia MP, Contreras-Moreira B, Wallwork H, Igartua E, Schweizer G. 2013. Fine mapping of the Rrs1 resistance locus against scald in two large populations derived from Spanish barley landraces. *Theor. Appl. Genet.* 126: 3091–3102.
- Horsney I. 2013. *Brewing*. 331 pp. RSC Publishing, UK
- Igartua E, Gracia MP, Lasa JM, Medina B, Molina-Cano JL, Montoya JL, Romagosa I. 1998. The Spanish barley core collection. *Genet. Resour. Crop Evol.* 45: 475-481.
- Igartua E, Ciudad FJ, Gracia MP, Casas AM. 2015. ¿Cebadas de invierno, de primavera, o hay otras? <http://www.interempresas.net/Grandes-cultivos/Articulos/131499-Cebadas-de-invierno-de-primavera-o-hay-otras.html>
- Jones H, Civáñ P, Cockram J, Leigh FJ, Smith LMJ, Jones MK, Charles MP, Molina-Cano JL, Powell W, Jones G, Brown TA. 2011. Evolutionary history of barley cultivation in Europe revealed by genetic analysis of extant landraces. *BMC Evolutionary Biol.* 11: 320.
- Komatsuda T, Pourkheirandish M, He C, Azhaguvel P, Kanamori H, Perovic D, Stein N, Graner A, Wicker T, Tagiri A, Lundqvist U, Fujimura T, Matsuoka M, Matsumoto T, Yano M. 2007. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 1424-1429.
- Lasa JM, Igartua E, Ciudad FJ, Codesal P, García EV, Gracia MP, Medina B, Romagosa I, Molina-Cano JL, Montoya JL. 2001. Morphological and agronomical diversity patterns in the Spanish barley core collection. *Hereditas* 135: 217-225.
- Lasa JM, Romagosa I. 1988. Mejora de cebadas para secanos españoles en la Estación Experimental de Aula Dei. *An. Estac. Exp. Aula Dei* 19: 265-268.
- Loscos J, Igartua E, Contreras-Moreira B, Gracia MP, Casas AM. 2014. HvFT1 polymorphism and effect—survey of barley germplasm and expression analysis. *Frontiers in Plant Science. Plant Genetics and Genomics*, 5, 251.
- Mallor C, Igartua E, Errea P. 2014. Las variedades tradicionales en el panorama actual de la mejora y la producción sostenible. pp. 35-61. En R. Socias I Company, MJ Rubio-Cabetas, A. Garcés-Claver, C. Mallor, J.M. Alvarez (eds.) *La obtención de variedades: desde la mejora clásica hasta la mejora genética molecular*. CITA, SECH, SEG
- Marínval P. 1995. Recol·lecció i agricultura de l'epipaleolític al neolític antic: Anàlisi carpològica de la Balma de la Margineda. In Guilaine, J., and Martzluff, M. (eds.), *Las excavacions a la Balma de la Margineda*, Edicions del Govern d'Andorra, Andorra, pp. 65–77.
- Martin JM, Blake TK, Hockett EA (1991) Diversity among North American spring barley cultivars based on coefficients of parentage. *Crop Sci.* 31:1131-1137
- Moralejo M, Romagosa I, Salcedo G, Sanchez-Monge R, Molina-Cano JL. 1994. On the origin of Spanish two-rowed barleys, *Theor. Appl. Genet.* 87: 829-36
- Muñoz-Amatriaín M, Cuesta-Marcos A, Endelman JB, Comadran J, Bonman JM, Bockelman HE, Chao S, Russell J, Waugh R, Hayes PM, Muehlbauer GJ. 2014. The USDA

- barley core collection: Genetic diversity, population structure, and potential for genome-wide association studies. *PLoS ONE* 9: e94688.
- Pourkheirandish M, Hensel G, Kilian B, Senthil N, Chen G, Sameri M, Azhaguvel P, Sakuma S, Dhanagond S, Sharma R, Mascher M, Himmelbach A, Gottwald S, Nair SK, Tagiri A, Yukuhiro F, Nagamura Y, Kanamori H, Matsumoto T, Willcox G, Middleton CP, Wicker T, Walther A, Waugh R, Fincher GB, Stein N, Kumlehn J, Sato K, Komatsuda T. 2015. Evolution of the grain dispersal system in barley. *Cell* 162: 527-539.
 - Prieto C. 1985. Situación varietal en España y problemática con vistas a la entrada en la CEE. En *Actas de las II Jornadas Técnicas sobre Cereales de Invierno. I*: 377-388. Pamplona.
 - Pujol-Andreu J. 2011. Wheat varieties and technological change in Europe, 19th and 20th centuries: New issues in economic history. *Historia Agraria* 54: 71-103.
 - Silvar C, Casas AM, Kopahnke D, Habekuß A, Schweizer G, Gracia MP, Lasa JM, Ciudad FJ, Molina-Cano JL, Igartua E, Ordon F. 2010a. Screening the Spanish Barley Core Collection for disease resistance. *Plant Breeding* 129: 45-52.
 - Silvar C, Dhif H, Igartua E, Kopahnke D, Gracia MP, Lasa JM, Ordon F, Casas AM. 2010b. Identification of quantitative trait loci for resistance to powdery mildew in a Spanish barley landrace. *Mol. Breeding* 25: 581-592.
 - Silvar C, Casas AM, Igartua E, Ponce-Molina LJ, Gracia MP, Schweizer G, Herz M, Flath K, Waugh R, Kopahnke D, Ordon F. 2011. Resistance to powdery mildew in Spanish barley landraces is controlled by different sets of quantitative trait loci. *Theor. Appl. Genet.* 123: 1019-1028.
 - Silvar C, Perovic D, Scholz U, Casas AM, Igartua E, Ordon F. 2012. Fine mapping and comparative genomics integration of two quantitative trait loci controlling resistance to powdery mildew in a Spanish barley landrace. *Theor. Appl. Genet.* 124: 49-62.
 - Ullrich SE. 2011. Significance, adaptation, production and trade of barley. pp. 3-13. In SE Ullrich (ed) *Barley: Production, Improvement and Uses*. Wiley-Blackwell, Iowa, USA
 - Villena LM. 1955. La identificación de "cultivars" en cebada. *Anales de Aula Dei* 4: 1-148.
 - Tello ML, Barro F, Catón A, Carrillo JM, Chueca C, Ciudad FJ, Fernández-Quintanilla C, García AM, García-Serrano P, López Bellido RJ, Moreno-González J, Pérez- Sánchez P, Royo C, Ruiz de Gauna G, Slafer G, Solís I, Igartua E. 2015. Objetivos de investigación sobre cereales en España. *Vida Rural*, año 22, junio 2015: 70-78.
 - Yahiaoui S, Igartua E, Moralejo M, Ramsay L, Molina-Cano JL, Ciudad FJ, Lasa JM, Gracia MP, Casas AM. 2008. Patterns of genetic and eco-geographical diversity in Spanish barleys. *Theor. Appl. Genet.* 116: 271-282.
 - Yahiaoui S, Cuesta-Marcos A, Gracia MP, Medina B, Lasa JM, Casas AM, Ciudad FJ, Montoya JL, Moralejo M, Molina-Cano JL, Igartua E. 2014. Spanish barley landraces outperform modern cultivars at low-productivity sites. *Plant Breeding* 133: 218-226.
 - Zapata L, Peña-Chocarro L, Pérez-Jordá G, Stika HP. 2004. Early Neolithic Agriculture in the Iberian Peninsula. *Journal of World Prehistory* 18: 283-325.