

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE CEBADA Y TRIGO

GROWTH AND DEVELOPMENT OF BARLEY AND WHEAT

Ma. Claudia Castañeda Saucedo¹, Cándido López Castañeda^{2*}, Juan Molina Moreno¹,
Teresa B. Colinas León³ y Adrián Livera Hernández¹

¹ Programa en Producción de Semillas y ²Programa en Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. C.P. 56230 Montecillo, Edo. de México. Correo electrónico: clc@colpos.mx Tel. 01 (595) 952-0200. Fax 01(595) 952-0262. ³Dartamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Km. 38.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Chapingo, Edo. de México. Tel. 01 (595) 952-1642.

* Autor responsable

RESUMEN

Se estudió la variación en características del área foliar en plántula y etapas fenológicas entre genotipos de cebada y trigo, y entre especies en un experimento de campo en invierno-primavera 1999-2000 (ECIP) y otro de invernadero en verano-otoño 2000 (EIVO) en Montecillo, Edo. de México. Se utilizaron siete líneas F₆ y tres variedades comerciales de cebada y trigo en un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. En el ECIP, el cociente de área foliar (CAF, 0.18 cm² g⁻¹) y el área foliar específica (AFE, 0.25 cm² mg⁻¹), en promedio de todos los genotipos, fueron menores que en el EIVO (CAF, 0.35 cm² g⁻¹ y AFE, 0.48 cm² mg⁻¹). Los grados día (GD) a iniciación floral (IF, 352 °Cd), espiguilla terminal (ET, 623 °Cd) de trigo o máximo número de primordios de cebada (MNP) y antesis (A, 1320 °Cd) fueron más altos en el ECIP que en el EIVO (IF, 221 °Cd; ET o MNP, 325 °Cd; A, 839 °Cd), mientras que los GD a madurez fisiológica (MF, 2003 °Cd) y madurez comercial (MC, 2211 °Cd) fueron más bajos en el ECIP que en el EIVO (MF, 2100 °Cd y MC, 2451 °Cd). Los genotipos de cebada tuvieron mayores CAF (0.21 cm² g⁻¹) y AFE (0.29 cm² mg⁻¹) que los de trigo (CAF, 0.15 cm² g⁻¹ y AFE, 0.21 cm² mg⁻¹) en el ECIP; lo mismo ocurrió en el EIVO (cebada: CAF, 0.37 cm² g⁻¹ y AFE, 0.53 cm² mg⁻¹; trigo: CAF, 0.32 cm² g⁻¹ y AFE 0.43 cm² mg⁻¹). El más rápido crecimiento del área foliar y menor duración para las etapas fenológicas, se podrían utilizar para seleccionar genotipos de cebada o trigo con mayor capacidad de reducir las perdidas de humedad por evaporación directa del suelo en etapas iniciales de desarrollo del cultivo.

Palabras clave: *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., características foliares, etapas de desarrollo, campo, invernadero.

SUMMARY

Variation in seedling leaf area characteristics and of development stages among barley and wheat genotypes and between species were studied in a field experiment in the Winter-Spring season 1999-2000 (FEWS) and in a greenhouse in the Summer-Fall season 2000 (EGSF) at Montecillo, Edo. de Mexico. Seven F₆ lines and three commercial varieties of barley and wheat were used in a complete randomized block design with four replicates. In the FEWS, leaf area ratio (LAR, 0.18 cm² g⁻¹) and specific leaf area (SLA, 0.25 cm² mg⁻¹), averaged over all genotypes, were lower than EGSF (LAR, 0.35 cm² g⁻¹ and SLA, 0.48 cm² mg⁻¹). Growing degree days (GDD) to reach floral ini-

tiation (FI, 352 °Cd), terminal spikelet (TS, 623 °Cd) of wheat or maximum number of primordia (MNP) of barley and anthesis (A, 1320 °Cd) were higher in the FEWS than EGSF (FI, 221 °Cd; TE or MNP, 325 °Cd; A, 839 °Cd), whereas GDD to reach physiological maturity (PM, 2003 °Cd) and commercial maturity (CM, 2211 °Cd) were lower in the FEWS than EGSF (PM, 2100 °Cd and CM, 2451 °Cd). Barley genotypes had higher LAR (0.21 cm² g⁻¹) and SLA (0.29 cm² mg⁻¹) than wheat (LAR, 0.15 cm² g⁻¹ and SLA 0.21 cm² mg⁻¹) in the FEWS; the same was observed in the EGSF (barley: LAR, 0.37 cm² g⁻¹ and SLA, 0.53 cm² mg⁻¹; wheat: LAR, 0.32 cm² g⁻¹ and SLA 0.43 cm² mg⁻¹). The faster leaf area growth and shorter duration to development stages, could be useful for breeding genotypes of either barley or wheat with a greater capacity to reduce direct soil evaporation losses in early crop stages of growth.

Index words: *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., leaf characteristics, stages of development, field, glasshouse.

INTRODUCCIÓN

La cebada (*Hordeum vulgare* L.) sobresale por su alto vigor de plántula que se refleja en mayor acumulación de materia seca y rápido desarrollo del área foliar, en comparación con trigo harinero (*Triticum aestivum* L.), trigo duro (*Triticum turgidum* var. *durum*), triticale (*Triticosecale* Wittmack) y avena (*Avena sativa* L.) en condiciones de deficiencias hídricas después de antesis. La cebada produce 40 % más materia seca y hasta el doble de área foliar que el trigo antes de que la segunda hoja del tallo principal alcance su tamaño final (López-Castañeda *et al.*, 1995).

Los factores ambientales y las prácticas culturales influyen en la tasa de formación y el número total de primordios florales en la espiga y, por tanto, en el tiempo y duración del desarrollo apical (Ma y Smith, 1992); estos factores también afectan la duración de las fases de desarrollo de cada cultivar (Halloran y Pennell, 1982). El tiempo transcurrido desde la siembra hasta la emergencia

de la primera hoja al nivel del suelo depende del vigor de la semilla y de los factores del medio físico como son temperatura, humedad, textura y estructura del suelo, y la profundidad de siembra. En condiciones favorables de humedad, textura y estructura del suelo, la emergencia de las plántulas será más rápida cuanto más elevada sea la temperatura del suelo (Molina, 1989).

El fotoperíodo y la temperatura afectan el desarrollo apical de cebada (Cottrell y Dale, 1986). Es posible que trigos de diversos ambientes climáticos puedan dar respuestas diferenciales a la temperatura, al presentar efectos significativos en la tasa o duración de las fases de desarrollo (Haun, 1973; Halloran y Pennell, 1982; Kirby, 1995).

El crecimiento del grano es similar en cebada y trigo, aunque estas especies difieren en la duración de las fases de desarrollo, incluyendo la antesis y el periodo de llenado de grano (Lingle y Chevalier, 1985). López-Castañeda y Richards (1994b) mostraron que la cebada alcanzó la iniciación floral (IF), el máximo número de primordios de espiguillas (MNP, etapa equivalente a la espiguilla terminal, ET del trigo), antesis (A) y madurez fisiológica (MF) en menor tiempo que trigo.

En el presente trabajo de investigación se estudió la variación en características del área foliar en etapas iniciales de crecimiento y etapas de desarrollo durante el ciclo biológico de genotipos de cebada y trigo, en condiciones de campo e invernadero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó un experimento en condiciones de campo en el ciclo de invierno-primavera 1999-2000 (ECIP) y otro en condiciones de invernadero en el ciclo de verano-otoño 2000 (EIVO), en el Colegio de Postgrados, Texcoco, Estado de México (19° 29' LN, 98° 54' LW y 2250 msnm).

Se utilizaron siete líneas F_6 de cebada y siete líneas F_6 de trigo seleccionadas por su alto vigor inicial, resistencia a sequía y rendimiento de grano (López-Castañeda *et al.*, 1996), proporcionadas por el Programa en Genética, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgrados, más tres variedades comerciales de cebada y trigo procedentes del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, que se incluyeron como testigos (Cuadro 1).

La siembra del experimento ECIP se hizo el 17 de diciembre de 1999, con un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones; la unidad experimental consistió de cuatro surcos de 0.25 m de ancho y 4

m de longitud, sin dejar surcos libres entre unidades experimentales. La densidad de siembra utilizada fue de 100 kg ha^{-1} . Se aplicó una dosis de fertilización de 40N-40P-00K en la siembra y 40 unidades de nitrógeno al inicio de la etapa de amacollamiento (35 días después de la siembra, dds). Las malezas se eliminaron en forma manual y no se registró la presencia de plagas o enfermedades. Se aplicaron ocho riegos durante el experimento.

Cuadro 1. Genotipos de cebada y trigo incluidos en el presente estudio.

No. de varie-dad	Especie	Genealogía	Días a antesis
1	Trigo	Zacs2 x XTM-1 CPRST-22MR-IM-OMR	83
4	Trigo	IR-18MI-parc.206-213-55SM-IT-19MR-3MT-MR-6M-OMR (LTBCA) ^a	86
7	Trigo	Temporalera M-87 ^d (TT1)	83
8	Trigo	IR-18MI-parc.206-213-55SM-IT-IRM-OM BCA) ^a	86
11	Trigo	IR-18MI-parc.206-213-54SM-7T-ISM-OT TBCA) ^a	83
14	Trigo	Gálvez M-87 ^d (TT2)	84
15	Trigo	IR-18MI-parc.206-213-3SM-4T-5SM-OT PBCA) ^b	82
16	Trigo	IR-18MI-parc.206-213-44SM-3T-ISM-OT (LIPT) ^c	83
17	Trigo	Col.1718xXTM-6 CPRST-16-27M-IMR-IM-OMR	87
18	Trigo	Verano S-91 ^d (TT3)	84
2	Cebada	Tlaxcalad ^d (TC1)	76
3	Cebada	Esp x O'Connor CPRSC-6-2M-IMR-2M-OMR	78
5	Cebada	Centinela ^d (TC2)	68
6	Cebada	Esp x CP CPRSC-5-2M-2MR-6M-OMR	73
9	Cebada	Esp x O'Connor CPRSC-6-8T-IMS-IT-OMS	68
10	Cebada	M-9578 x Esp CPRSC-8-IM-5MR-8M-OMR	74
12	Cebada	Esmeralda ^d (TC3)	67
13	Cebada	Cent x CP CPRSC-1-8M-3MR-3M-OMR	75
19	Cebada	Cent x O'Connor CPRSC-3-3T-4MS-2T-OMS	75
20	Cebada	Esp x M-9310B CPRSC-7-8M-IMR-IM-OMR	70

^aLíneas tardías con buenas características agronómicas; ^bLíneas tempranas con buenas características agronómicas; ^cLíneas intermedias con pocos tallos; ^dTestigos comerciales proporcionados por el INIFAP, SAGARPA, Chapingo, México; TT1, testigo 1 de trigo; TT2, testigo 2 de trigo; TT3, testigo 3 de trigo; TC1, testigo 1 de cebada; TC2, testigo 2 de cebada, TC3, testigo 3 de cebada; IR-18MI-parc. 206-213 líneas de trigo que fueron seleccionadas utilizando el método de pedigree de la variedad Salamanca S-75 a partir de una población M_2 variable que fue derivada por radiación (^{60}Co), por el Dr. Tarcicio Cervantes Santana en el Colegio de Postgrados.

El experimento EIVO se sembró el 7 de septiembre del 2000 con un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones; la unidad experimental consistió de una maceta de plástico de 15 L con un suelo de textura migajón arcillo-arenoso con 11.4 % de materia orgánica. En cada maceta se sembraron 20 semillas del mismo peso (45 mg) a una profundidad de 3 cm.

Variables medidas

Se calcularon los grados día (GD) o unidades térmicas (UT) transcurridos entre la siembra y las diferentes fechas de muestreo, para estimar la duración de las distintas etapas de desarrollo de las plántulas (Ma y Smith, 1992), de acuerdo con la ecuación siguiente:

$$GD = \sum_{i=1}^n (T_{ai} - T_b)$$

donde T_{ai} representa al promedio de las temperaturas máximas y mínimas diarias del aire y T_b a la temperatura base a la que la planta detiene su crecimiento, que para cebada y trigo tiene un valor de 0 °C (Cao y Moss, 1989; López-Castañeda *et al.*, 1996).

Se determinaron las características foliares de las plántulas en etapas iniciales de crecimiento. El primer muestreo en el experimento ECIP se hizo a los 325 GD (29 dds) y en el experimento EIVO se hizo a los 167 GD (15 dds), en cuatro plántulas por unidad experimental en ambos casos, para determinar el cociente de área foliar (CAF), área foliar específica (AFE) y cociente de peso seco de hojas (CPSH).

AFE ($\text{cm}^2 \text{ mg}^{-1}$) se calculó como sigue:

$$AFE = AF/PSH$$

donde AF (cm^2) y PSH (mg) son el área foliar y el peso seco de la última hoja ligulada en el tallo principal de las plantas, respectivamente.

CAF ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) es la proporción de materia seca presente en el área foliar verde (cm^2) de las plantas con respecto al peso seco (g) total de la planta, y se calculó de acuerdo con la ecuación:

$$CAF = AFV/MSPA$$

donde AFV es el área foliar verde de las plantas presentes en la muestra, que se estimó al multiplicar al AFE de la última hoja ligulada en el tallo principal por peso seco de las hojas verdes (PSH), y MSPA (g) es la cantidad de materia seca acumulada en la parte aérea de las plantas.

CPSH (g g^{-1}) representa a la proporción de peso seco de las hojas con relación al peso seco total de la planta, y se determinó con la expresión:

$$CPSH = PSH/MSPA$$

donde MSPA (g m^{-2}) se calculó al sumar el peso seco de los diferentes órganos de las plantas, y el resto de la muestra, en cada fecha de muestreo.

Se determinaron los grados día (GD) y dds a las diferentes etapas de desarrollo, tanto en el experimento ECIP como en el experimento EIVO. En el experimento ECIP, se colectaron cuatro plantas completas de cada unidad experimental cada tercer día para determinar el número de días y GD a la iniciación floral (IF) y espiguilla terminal

(ET) en trigo, e IF y máximo número de primordios de espiguillas (MNP) en cebada. Para ello fue necesario observar el desarrollo del ápice de la plántula después de la aparición de la lígula en la segunda hoja del tallo principal, con un microscopio estereoscópico (Marca CARL ZEISS, modelo 39257-9003). La etapa de IF de cebada y trigo se determinó cuando la longitud y el diámetro del ápice alcanzaron su mayor tamaño en la base y se distinguía un abultamiento en su parte media (Kirby, 1977); la etapa de ET para trigo se determinó cuando la espiguilla terminal de la espiga terminó su diferenciación, y su equivalente en cebada (MNP) se determinó cuando las aristas de las espiguillas presentes en la espiga se habían diferenciado completamente y se presentaba el máximo número de primordios en la espiguilla (Kirby y Appleyard, 1984).

Se registró el número de dds a cada una de estas etapas y su correspondiente número de grados día (GD). El número de dds o GD a antesis (A) se registró cuando la espiga del tallo principal había emergido completamente y presentaba las anteras expuestas fuera de las glumas y mostraban dehiscencia de granos de polen en trigo, o cuando las anteras mostraban dehiscencia de granos de polen en las anteras expuestas fuera de las glumas o aún dentro de las glumas en las variedades de cebada. El número de dds o GD a madurez fisiológica (MF) se registró cuando 80 % de los órganos presentes en la parte aérea de la planta habían perdido el color verde característico de cada variedad en cada unidad experimental, y el número de días o GD a la madurez comercial (MC) se consideró cuando todos los órganos de la parte aérea de la planta presentaban color café característico de cada material genético.

Las 16 plantas remanentes por maceta del experimento EIVO se utilizaron para cosechar tres grupos de dos plantas en cada unidad experimental: a los 215 GD (19 dds), 221 GD (20 dds) y 227 °GD (20 dds) para determinar el número de días y GD a IF, y grupos de dos plantas a los 318 GD (28 dds), 325 GD (28 dds) y 332 GD (29 dds), para determinar el número de GD a MNP en cebada y ET en trigo, respectivamente. Las cuatro plantas restantes en cada maceta se dejaron hasta el final del experimento para la determinación del número de GD a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) y comercial (MC). El número de GD y dds para la A, MF y MC se determinó de igual forma que para el experimento ECIP.

Datos meteorológicos

Los datos de precipitación pluvial y temperaturas máxima y mínima del aire durante el experimento ECIP, se obtuvieron de la estación meteorológica del Colegio de Postgraduados, localizada a 300 m del sitio en el que se llevó a cabo dicho experimento; los datos de las

temperaturas máxima y mínima del aire registradas durante el experimento EIVO, se registraron con un termómetro de columna de mercurio marca Brannan England, colocado en el interior del invernadero a una altura de 1.6 m y cerca de las plantas de cebada y trigo.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos de los experimentos se analizaron con el programa SAS (Statiscal Analysis System Versión 6.12 para Windows) con el que se obtuvo el análisis de varianza para cada experimento en forma individual; también se hizo la comparación múltiple de medias (Tukey o DSH, $P < 0.05$) entre genotipos, variedades testigo *vs.* líneas F_6 , y cebada *vs.* trigo en cada experimento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura y humedad

La variación en las temperaturas máxima y mínima del aire durante los experimentos fue muy amplia. En el experimento ECIP la mínima varió de -5 a 11 °C y la máxima de 23 a 35 °C, con una precipitación total de 144 mm; en el experimento EIVO, la temperatura mínima varió de 0 a 15 °C y la máxima de 30 a 40 °C. La temperatura máxima promedio registrada fue de 33 °C en el EIVO y 29 °C en el ECIP, y la temperatura mínima promedio fue de 7 °C en el EIVO y 0.5 °C el ECIP. En el experimento ECIP, las temperaturas máxima y mínima presentaron poca variación entre la siembra y antesis; después, ambas temperaturas tendieron a aumentar hasta la madurez comercial. En el experimento EIVO, las temperaturas máxima y mínima tendieron a disminuir desde la siembra a la antesis, con una disminución más acentuada en la madurez fisiológica y una ligera tendencia a aumentar ésta en la madurez comercial.

La influencia de la temperatura en el crecimiento y desarrollo de las plantas es ampliamente reconocida; la temperatura afecta a los procesos de crecimiento como expansión foliar, tasa de asimilación neta, tasa de aparición de hojas y tasa relativa de crecimiento (Milthorpe, 1959; Kirby, 1995), así como los procesos de desarrollo como iniciación de primordios foliares, iniciación floral, formación de la espiguilla terminal en trigo o máximo número de primordios en cebada, antesis y madurez fisiológica (López-Castañeda y Richards, 1994b; Kirby, 1995). Las altas temperaturas favorecen mayor actividad metabólica de la planta y mayor velocidad de los procesos fisiológicos determinantes de su crecimiento y desarrollo (Milthorpe, 1959).

Crecimiento y características del área foliar

En promedio de todos los genotipos de cebada y trigo, en el experimento ECIP hubo menores valores de cociente de área foliar ($0.18 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) y de área foliar específica ($0.25 \text{ cm}^2 \text{ mg}^{-1}$) que en el experimento EIVO (cociente de área foliar $0.35 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ y área foliar específica $0.48 \text{ cm}^2 \text{ mg}^{-1}$), lo que se atribuye a que en este último hubo mayores temperaturas máxima y mínima durante sus etapas iniciales de crecimiento, las cuales favorecieron una más rápida expansión del área foliar (cociente de área foliar y área foliar específica). En condiciones de invernadero las temperaturas diurnas y nocturnas fueron de 25 y 15 °C, significativamente mayores que las de condiciones de intemperie cuyos valores fueron de 17 y 5 °C, respectivamente (López-Castañeda *et al.*, 1995). Similarmente, Dale (1982) también observó que el área foliar específica de trigo en temperatura de 20 °C ($0.45 \text{ cm}^2 \text{ mg}^{-1}$) fue mayor que en temperatura de 15 °C ($0.28 \text{ cm}^2 \text{ mg}^{-1}$).

La variación en el cociente de área foliar y área foliar específica entre genotipos en los experimentos ECIP y EIVO fue significativa, pero no se detectaron diferencias significativas entre genotipos para el cociente del peso seco de hojas en ninguno de los dos experimentos (Cuadro 2). Los genotipos de cebada tuvieron mayor cociente de área foliar que los de trigo en el experimento ECIP, mientras que en el experimento EIVO sólo la línea 15 de trigo tuvo menor cociente de área foliar que los demás materiales de trigo y que los de cebada; los genotipos 6, 10, 12, 2 y 5 de cebada tuvieron mayor área foliar específica que los demás materiales de cebada y que los de trigo en el experimento ECIP; todos los genotipos de cebada y los genotipos 4, 18, 1 y 8 de trigo tuvieron mayor área foliar específica que los genotipos 7, 14, 15, 17, 16 y 11 de trigo (Cuadro 2).

Las líneas F_6 de cebada, 6, 20, 10, 13 y 9 y las F_6 de trigo 4, 1, 15, 16, 8 y 11 tuvieron mayor cociente de área foliar que el promedio de sus variedades testigo en el experimento ECIP. En el experimento EIVO las líneas 6, 20, 10, 13, 9 y 3 de cebada tuvieron mayor cociente de área foliar que sus variedades testigo, y no hubo diferencias significativas para el cociente de área foliar entre las líneas de trigo y sus variedades testigo. Las líneas 6, 20, 10 y 13 de cebada tuvieron mayor área foliar específica que las líneas 9, 3 y 19 de cebada y que todas las líneas de trigo en el experimento ECIP; las líneas 6, 10, 13, 3 y 19 de cebada y todas las líneas de trigo tuvieron mayor área foliar específica que la media de sus variedades testigo en el experimento EIVO (Cuadro 2).

En general, la cebada tuvo 29 y 28 %, y 14 y 19 % mayor cociente de área foliar y área foliar específica que trigo en los experimentos ECIP y EIVO, respectivamente.

Cuadro 2. Cociente de área foliar (CAF), área foliar específica (AFE) y cociente de peso seco de hojas (CPSH) de cebada y trigo a los 325 GD (29 dds) en un experimento de campo ECIP (ciclo de invierno-primavera 1999-2000) y 167 GD (15 dds) y en uno de invernadero EIVO (ciclo de verano-otoño 2000).

Genotipo	ECIP			EIVO		
	CAF (cm ² g ⁻¹)	AFE (cm ² mg ⁻¹)	CPSH	CAF (cm ² g ⁻¹)	AFE (cm ² mg ⁻¹)	CPSH
Cebada (<i>Hordeum vulgare</i> L.)						
12 (TC3)	0.22	0.30	0.74	0.35	0.48	0.72
6	0.22	0.31	0.71	0.39	0.56	0.70
20	0.20	0.27	0.73	0.38	0.51	0.73
10	0.24	0.33	0.74	0.40	0.59	0.68
2 (TC1)	0.25	0.42	0.74	0.37	0.54	0.69
5 (TC2)	0.19	0.28	0.69	0.37	0.52	0.71
13	0.19	0.27	0.71	0.40	0.56	0.72
9	0.19	0.25	0.74	0.35	0.50	0.70
3	0.18	0.26	0.71	0.38	0.52	0.74
19	0.18	0.25	0.70	0.34	0.52	0.66
Media para los testigos de cebada	0.22	0.33	0.72	0.36	0.52	0.71
Media para cebada	0.21	0.29	0.72	0.37	0.53	0.70
Trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.)						
4	0.15	0.21	0.72	0.32	0.44	0.73
7 (TT1)	0.16	0.23	0.69	0.30	0.43	0.70
18 (TT3)	0.17	0.22	0.79	0.35	0.45	0.78
1	0.15	0.21	0.70	0.34	0.46	0.75
14 (TT2)	0.17	0.23	0.74	0.32	0.43	0.75
15	0.16	0.21	0.75	0.29	0.40	0.74
17	0.13	0.17	0.79	0.30	0.43	0.70
16	0.16	0.21	0.76	0.33	0.42	0.77
8	0.16	0.22	0.72	0.34	0.46	0.75
11	0.14	0.20	0.68	0.31	0.43	0.73
Media para los testigos de trigo	0.17	0.23	0.74	0.32	0.44	0.74
Media para trigo	0.15	0.21	0.73	0.32	0.43	0.74
DSH (P < 0.05) ⁺	0.07	0.14	0.13	0.10	0.15	0.12
DSH (P < 0.05) ^{**}	0.03	0.06	0.06	0.05	0.07	0.05
DSH (P < 0.05) ⁺⁺⁺	0.01	0.03	0.02	0.02	0.03	0.02
Media General	0.18	0.25	0.73	0.35	0.48	0.72

⁺DSH para la comparación entre todos los genotipos; ⁺⁺DSH para la comparación entre los testigos y las líneas experimentales; ⁺⁺⁺DSH para la comparación entre cebada y trigo; TT1, TT2 y TT3 = Testigos 1, 2 y 3 de trigo, y TC1, TC2 y TC3 = Testigos 1, 2 y 3 de cebada, respectivamente. GD= Grados día acumulados entre la siembra y la primera cosecha de plántulas en los experimentos ECIP y EIVO.

No se observaron diferencias significativas entre especies para el cociente del peso seco de hojas (Cuadro 2). Otros estudios han determinado que la cebada en etapas iniciales de crecimiento, puede producir hasta 53 y 48 %, y 38 y 35 % mayor cociente de área foliar y área foliar específica que trigo en condiciones de invernadero e intemperie, respectivamente (López-Castañeda *et al.*, 1995). La mayor área foliar específica de la cebada está asociada con un mayor tamaño de las hojas o una mayor área foliar por unidad de peso seco presente en la planta (cociente de área foliar), característica que resulta ventajosa para cereales, sobre todo cuando éstos crecen en condiciones de secano y ocurren condiciones de estrés hídrico durante la estación de crecimiento o durante la formación del grano; los mayores valores en crecimiento del área foliar y acumulación de materia seca en etapas tempranas del cultivo son ventajosos porque resultan en mayor transpiración de las plantas a expensas de la humedad perdida por la evaporación directa del suelo (Tanner y Sinclair, 1983; López-Castañeda *et al.*, 1995); las plantas pueden fijar mayor cantidad de CO₂ por unidad de agua transpirada, al disminuir las pérdidas por evaporación directa del suelo y contribuir a aumentar la disponibilidad de humedad para la transpiración y la acumulación de materia seca en la planta (Fischer, 1979; López-Castañeda y Richards, 1994c).

El mayor cociente de área foliar de cebada influye en la formación de mayor área foliar, lo que favorece una mayor intercepción de luz por unidad de área foliar (Dornhoff y Shibles, 1976). El alto valor del área foliar específica de cebada también puede influir en una rápida producción de área foliar que se expresa en hojas más delgadas y grandes (López-Castañeda *et al.*, 1995), pero con un bajo contenido de clorofila por unidad de área, una alta frecuencia de estomas o una baja tasa de intercambio de CO₂ neto por unidad de área foliar (Rawson *et al.*, 1987). El área foliar específica está relacionado con la tasa de crecimiento de la planta con ciertas condiciones, y podría utilizarse para seleccionar genotipos con altas tasas de crecimiento (Rawson *et al.*, 1987).

La más rápida aparición de hojas y mayor área foliar de cebada en comparación con trigo, también tiene influencia en otros aspectos relacionados con la utilización de la humedad para la acumulación de materia seca y rendimiento del cultivo; la producción de materia seca está relacionada linealmente con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada y con la eficiencia en el uso del agua, características en las que cebada supera a trigo. La eficiencia fotosintética de los genotipos de cebada "Syria", "O'Connor" y "Beecher" fue igual entre estos

materiales (aproximadamente 2 g de peso seco total por MJ⁻¹, antes de la emergencia de la hoja bandera) y 20 % mayor que la obtenida por la variedad de trigo "Gutha". La eficiencia en el uso de agua para las variedades "Beecher" y "O'Connor" fue de 30 kg de peso seco ha⁻¹ mm⁻¹ y superior a la de las variedades de trigo "Syria" y "Gutha" (20 kg de peso seco ha⁻¹ mm⁻¹) en Australia Occidental (Gregory *et al.*, 1992); la eficiencia en el uso del agua para las variedades de cebada "O'Connor" y "Ulandra", en promedio de tres experimentos en campo, fue 17.6 y 9.3 kg ha⁻¹ mm⁻¹, y para las variedades de trigo "Meteor" y "Rosella" fue 11.7 y 10.3 kg ha⁻¹ mm⁻¹, en el Sureste de Australia (López-Castañeda y Richards, 1994c).

Un rápido desarrollo del área foliar sería ventajoso en regiones en las que los cultivos experimentan estrés hídrico durante la estación de crecimiento, al reducir las pérdidas de humedad por evaporación directa del suelo, ventaja que se vería reflejada en mayor acumulación de materia seca (López-Castañeda y Richards, 1994b) y mayor eficiencia en el uso del agua (López-Castañeda y Richards 1994c) y, consecuentemente en un mayor rendimiento de grano (López-Castañeda y Richards, 1994a).

Etapas de desarrollo

En el experimento ECIP las plantas fueron más tardías al presentar mayor número de grados día y dds a iniciación floral (352 GD y 32 dds) y a espiguilla terminal de trigo o a máximo número de primordios florales de cebada (623 GD y 55 dds) y antesis (1320 GD y 103 dds), que en el experimento EIVO (iniciación floral 221 GD y 20 dds, espiguilla terminal o máximo número de primordios florales 325 GD y 28 dds, y antesis 839 GD y 67 dds) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo. En cambio, en el experimento EIVO hubo un mayor número de grados día a madurez fisiológica (2100 GD) y madurez comercial (2451 GD) que en el experimento ECIP (madurez fisiológica 2003 GD y madurez comercial 2211 GD), en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo (Cuadro 3). El mayor número de grados día a iniciación floral, espiguilla terminal o máximo número de primordios florales y antesis en el experimento ECIP, se atribuye a que las plantas crecieron en menor temperatura que las plantas del experimento EIVO, en el periodo entre la siembra y antesis, mientras que el menor número de grados día registrado entre antesis y madurez comercial en el experimento ECIP respecto al experimento EIVO, se atribuye a que en el experimento ECIP las plantas estuvieron sujetas a condiciones de mayor temperatura que las plantas del experimento EIVO (Cuadro 4) durante ésta etapa de desarrollo.

Cuadro 3. Grados día (GD) y días después de la siembra (DDS) a la iniciación floral (IF), espiguilla terminal (ET) de trigo o su equivalente (máximo número de primordios florales, MNP) de cebada, antesis (A) y madurez fisiológica (MF), y comercial (MC) de genotipos de cebada y trigo en un experimento de campo ECIP (ciclo de invierno-prIMAVERA 1999-2000).

Genotipo	GD (°Cd)				
	IF	ET o MNP	A	MF	MC
Cebada (<i>Hordeum vulgare</i> L.)					
12 (TC3)	296(26)	505(45)	1019(84)	1762(130)	1977(139)
6	297(26)	552(49)	1064(87)	1884(135)	2098(145)
20	296(26)	600(54)	1064(87)	1792(130)	1962(139)
10	316(28)	551(49)	1064(87)	1808(131)	2036(142)
2 (TC1)	297(26)	553(49)	1142(93)	1833(132)	1991(140)
5 (TC2)	306(27)	552(49)	1020(84)	1724(127)	1904(136)
13	316(28)	553(49)	1134(92)	1843(133)	1997(140)
9	297(26)	552(49)	1068(87)	1758(128)	1967(139)
3	316(28)	580(52)	1203(97)	1879(134)	2066(144)
19	316(28)	580(52)	1212(97)	1854(133)	2056(143)
Media para los testigos de cebada	300(26)	536(48)	1060(87)	1779(129)	1957(138)
Media para cebada	305(30)	558(50)	1099(89)	1815(131)	2005(141)
Trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.)					
4	395(36)	705(62)	1646(122)	2190(150)	2468(163)
7 (TT1)	394(36)	705(62)	1522(115)	2253(153)	2451(163)
18 (TT3)	395(36)	677(60)	1593(119)	2271(154)	2431(164)
1	394(36)	705(62)	1521(115)	2107(146)	2302(156)
14 (TT2)	395(36)	705(62)	1476(112)	2238(152)	2446(162)
15	466(42)	678(60)	1472(112)	2142(148)	2340(157)
17	394(36)	705(62)	1592(119)	2209(151)	2474(164)
16	395(36)	678(60)	1472(112)	2139(147)	2345(158)
8	395(36)	706(62)	1645(122)	2192(150)	2446(162)
11	390(36)	623(56)	1473(112)	2181(150)	2463(163)
Media para los testigos de trigo	394(36)	696(61)	1530(115)	2254(153)	2443(163)
Media para trigo	399(37)	689(61)	1541(116)	2192(150)	2416(161)
DSH (P < 0.05) ⁺	24(2)	22(2)	43(3)	54(3)	52(2)
DSH (P < 0.05) ⁺⁺	11(1)	13(1)	34(3)	29(1)	31(2)
DSH (P < 0.05) ⁺⁺⁺	54(4)	50(3)	98(6)	122(5)	118(4)
Media General	352(32)	623(55)	1320(103)	2003(141)	2211(151)

⁺DSH para la comparación entre todos los genotipos; ⁺⁺DSH para la comparación entre los testigos y las líneas experimentales; ⁺⁺⁺DSH para la comparación entre cebada y trigo. Los números entre paréntesis representan al número de días después de la siembra para cada etapa de desarrollo.

Los cambios en temperatura influyen en la velocidad de las reacciones químicas, y los organismos vivos son producto de muchas de las reacciones químicas que ocurren en sus células (Pollock, 1990). La mayoría de los procesos fisiológicos se alteran con los cambios en la temperatura con respecto a valores mínimos (temperatura base, cese del crecimiento) o máximos (temperatura máxima, cese del crecimiento y posible muerte de la planta) (Pollock, 1990). Las bajas temperaturas registradas entre la siembra y antesis en el experimento ECIP se reflejaron en una menor tasa de desarrollo, requirieron más tiempo para alcanzar la iniciación floral, espiguilla terminal o máximo número de primordios florales y antesis que en el experimento EIVO; por el contrario, las temperaturas más altas en el experimento ECIP durante las etapas posteriores a antesis, se reflejaron en una menor duración a madurez fisiológica y madurez comercial. Frank y Bauer (1997) observaron que el número de grados día a iniciación floral y máximo número de primordios florales aumentaron al incrementar el tiempo de exposición a temperaturas de 18 °C en plantas de dos genotipos de cebada previamente crecidas a temperaturas de 26 °C, y que el número de grados día a iniciación floral y máximo número de primordios florales disminuyó al incrementar el tiempo de exposición a temperaturas de 26 °C en plantas previamente crecidas a 18 °C.

Cuadro 4. Grados día (GD) y días después de la siembra (DDS) a la iniciación floral (IF), espiguilla terminal (ET) de trigo o su equivalente (máximo número de primordios florales, MNP) de cebada, antesis (A) y madurez fisiológica (MF), y comercial (MC) de genotipos de cebada y trigo en un experimento de invernadero EIVO (ciclo de verano-otoño 2000).

Genotipo	GD (°Cd)				
	IF	ET o MNP	A	MF	MC
Cebada (<i>Hordeum vulgare</i> L.)					
12 (TC3)	206(19)	268(24)	716(58)	2084(136)	2472(154)
6	190(17)	363(32)	873(69)	2127(138)	2498(155)
20	242(22)	344(30)	818(65)	2116(137)	2461(154)
10	242(22)	363(32)	939(74)	2303(146)	2504(156)
2 (TC1)	228(21)	363(32)	942(74)	1961(130)	2466(154)
5 (TC2)	209(19)	274(24)	745(60)	1854(124)	2483(155)
13	235(21)	353(31)	923(73)	1918(127)	2488(155)
9	198(18)	313(27)	705(58)	2041(134)	2461(154)
3	212(19)	363(32)	970(75)	2239(143)	2462(154)
19	190(17)	316(27)	744(67)	2100(137)	2338(148)
Media para los testigos de cebada	214(19)	301(26)	801(64)	1966(130)	2473(154)
Media para cebada	215(19)	332(29)	847(67)	2074(135)	2463(154)
Trigo (<i>Triticum aestivum</i> L.)					
4	222(20)	353(31)	870(69)	2152(139)	2415(151)
7 (TT1)	248(22)	344(30)	798(64)	2143(138)	2427(152)
18 (TT3)	222(20)	300(26)	801(64)	2198(141)	2445(153)
1	248(22)	287(25)	837(67)	2110(137)	2477(154)
14 (TT2)	209(19)	332(29)	848(67)	2139(138)	2415(151)
15	198(18)	300(26)	799(66)	2117(137)	2482(155)
17	248(22)	363(32)	887(70)	2154(139)	2445(153)
16	198(18)	300(26)	802(64)	2098(136)	2395(150)
8	244(22)	312(27)	824(66)	2034(133)	2425(152)
11	235(21)	287(25)	845(67)	2132(138)	2462(154)
Media para los testigos de trigo	226(20)	325(28)	716(65)	2160(139)	2429(152)
Media para trigo	227(20)	318(28)	831(66)	2128(137)	2439(152)
DSH ($P < 0.05$) ⁺	12(1)	15(1)	68(5)	87(4)	48(2)
DSH ($P < 0.05$) ⁺⁺	10(1)	15(1)	40(5)	54(2)	24(2)
DSH ($P < 0.05$) ⁺⁺⁺	26(2)	34(2)	155(10)	199(9)	108(6)
Media General	221(20)	325(28)	839(67)	2100(136)	2451(153)

⁺DSH para la comparación entre todos los genotipos; ⁺⁺DSH para la comparación entre los testigos y las líneas experimentales; ⁺⁺⁺DSH para la comparación entre cebada y trigo. Los números entre paréntesis representan al número de días después de la siembra para cada etapa de desarrollo.

En el experimento ECIP la línea 15 tuvo mayor número de grados día a iniciación floral, las líneas 4, 1, 17, y 8 tuvieron mayor número de grados día a espiguilla terminal o máximo número de primordios florales, las líneas 4 y 8 tuvieron mayor número de grados día a antesis, las líneas 4, 17, 8 y 11 tuvieron mayor número de grados día a madurez fisiológica y las líneas 4, 17, 8 y 11 tuvieron mayor número de grados día a madurez comercial que sus variedades testigo (Cuadro 3). En el experimento EIVO las líneas 20, 10, 13, 1, 17 y 8 tuvieron mayor número de grados día a iniciación floral, las líneas 6, 10, 13, 3, 4 y 17 tuvieron mayor número de grados día a espiguilla terminal o máximo número de primordios florales, las líneas 6, 10, 13 y 3 tuvieron mayor número de grados día a antesis, las líneas 10, y 3, tuvieron mayor número de grados día a madurez fisiológica, y las líneas 6, 20, 10, 13, 9, 3, 1, 15 y 11 tuvieron mayor número de grados día a madurez comercial que sus variedades testigo (Cuadro 4).

La cebada fue más precoz que el trigo al presentar menor número de grados día a iniciación floral, máximo número de primordios florales, antesis y madurez fisiológica y comercial. En el experimento ECIP la iniciación floral, máximo número de primordios, antesis y madurez fisiológica y comercial de cebada ocurrieron 94 GD (7 dds), 131 GD (11), 442 GD (28 dds), 377 GD (19 dds) y 411 GD (20 dds) antes que en trigo (Cuadro 3). En el experimento EIVO sólo la iniciación floral de cebada ocurrió 12 °Cd (1 dds) antes que trigo; el máximo número de primordios florales o espiguilla terminal, antesis y madurez fisiológica y comercial no presentaron diferencias significativas entre especies (Cuadro 4). El comportamiento de la cebada en sus etapas de desarrollo en condiciones de campo (ECIP) fue similar al observado entre cebada y trigo en el Sureste de Australia; cebada alcanzó la iniciación floral, máximo número de primordios, antesis y madurez fisiológica 112 GD (12 dds), 101 GD (11 dds), 127 GD (16 dds) y 219 GD (12 dds) antes que trigo (López-Castañeda y Richards, 1994b).

La temperatura y la humedad del ambiente influyen significativamente en el crecimiento y desarrollo de las plantas; en las etapas iniciales de crecimiento las altas temperaturas generalmente acortan el tiempo requerido para la diferenciación de órganos vegetativos y florales en las plantas, mientras que en las etapas de antesis a llenado de grano, las altas temperaturas pueden causar estrés, sobre todo cuando superan los valores críticos de crecimiento de los cultivos; p.e., en trigo el aumento en 1 °C en la temperatura del aire durante el crecimiento del grano puede disminuir el rendimiento de grano en 4 % (Stapper y Fischer, 1990).

La humedad también puede afectar el crecimiento y desarrollo de los órganos de la planta en menor o mayor grado durante su ciclo de vida, dependiendo de la etapa fenológica en la que la disponibilidad de agua pueda ser limitante; una disminución considerable en la cantidad de lluvia durante la etapa de formación del grano en cebada puede reducir significativamente el rendimiento y la calidad del grano (Ceccarelli y Grando, 1991).

Al considerar que la cebada posee atributos que le confieren un desarrollo del área foliar más rápido en etapas tempranas de crecimiento y una mayor variación en la duración de sus etapas fenológicas a los cambios en los regímenes de humedad y temperatura que trigo, como se muestra en el presente trabajo, la cebada tiene mayor oportunidad de adaptarse a las variaciones del ambiente, al acumular materia seca y desarrollar su área foliar en menor tiempo que trigo (López-Castañeda y Richards, 1994a), lo que le permite maximizar su respuesta a las condiciones del medio físico particularmente cuando se presentan condiciones hídricas y térmicas desfavorables al final del ciclo y durante la formación del grano. Un rápido desarrollo del área foliar en etapas iniciales de desarrollo podría ser ventajoso para la selección en cereales de grano pequeño en áreas en las que las plantas dependen de manera importante de la cantidad de humedad disponible en el suelo y que puede ser utilizada para la transpiración.

CONCLUSIONES

Las temperaturas máxima y mínima del aire en el experimento de invernadero fueron mayores que en el experimento de campo, por lo que en invernadero hubo una rápida expansión del área foliar, representada por el cociente de área foliar y el área foliar específica, así como un acortamiento para llegar a las etapas de iniciación floral, máximo número de primordios florales y antesis.

La cebada tuvo una expansión del área foliar más rápida y una menor duración a las etapas de iniciación floral, máximo número de primordios florales, antesis y madurez fisiológica y comercial, que el trigo. Algunas líneas F₆ de cebada presentaron mayores valores de cociente de área foliar y área foliar específica que el promedio de las variedades testigo en los dos experimentos; también se detectaron líneas F₆ de cebada y trigo más tardías a las etapas del máximo número de primordios florales, antesis y madurez fisiológica y comercial que el promedio de las variedades testigo en los dos experimentos, y líneas F₆ de cebada y trigo más tardías en llegar a iniciación floral que el promedio de las variedades testigo en el experimento de invernadero.

BIBLIOGRAFÍA

- Cao W, D N Moss (1989)** Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.* 29: 1018-1021.
- Cecarelli S, S Grando (1991)** Selection environment and environment sensitivity in barley. *Euphytica* 57: 157-167.
- Cottrell J E, Dale J E (1986)** The effects of photoperiod and treatments with gibberellic acid on the concentration of soluble carbohydrates in the shoot apex of spring barley. *New Phytologist* 102: 365-373.
- Dale J E (1982)** Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum*. *Ann. Bot.* 50: 851-858.
- Dornhoff G M, R Shibles (1976)** Leaf morphology and anatomy in relation to CO₂-exchange rate of soybean leaves. *Crop Sci.* 16: 377-381.
- Fischer R A (1979)** Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. *J. Aust. Instit. Agric. Sci.* 45: 83-94.
- Frank A B, A Bauer (1997)** Temperature effects prior to double ridge on apex development and phyllochron in spring barley. *Crop Sci.* 37: 1527-1531.
- Gregory P J, D Tenant, R K Belford (1992)** Root and shoot water and light use efficiency of barley and wheat crops grown on a shallow duplex soil in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 43: 555-573.
- Halloran G M, A L Pennell (1982)** Duration and rate of development phases in wheat in two environments. *Ann. Bot.* 49: 115-121.
- Haun J R (1973)** Visual quantification of wheat development. *Agron. J.* 65: 116-119.
- Kirby E J M (1977)** The growth of the shoot apex and the apical dome of barley during ear initiation. *Ann. Bot.* 41: 1297-1308.
- Kirby E J M, M Appleyard (1984)** Cereal development guide. Arable Unit, National Agricultural Centre, Stoneleigh, Kenilworth, Warwickshire CV 82 LZ, England. 95 p.
- Kirby E J M (1995)** Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Sci.* 35: 11-19.
- Lingle S E, P Chevalier (1985)** Development of the vascular tissue of the wheat and barley caryopsis as related to the rate and duration of grain filling. *Crop Sci.* 25: 123-128.
- López-Castañeda C, R A Richards (1994a)** Variation in temperate cereals in rainfed environments. I. Grain yield, biomass and agro-nomic characteristics. *Field Crops Res.* 37: 51-62.
- López-Castañeda C, R A Richards (1994b)** Variation in temperate cereals in rainfed environments. II. Phasic development and growth. *Field Crops Res.* 37: 63-72.
- López-Castañeda C and R A Richards (1994c)** Variation in temperate cereals in rainfed environments. III. Water use and water-use efficiency. *Field Crops Res.* 39: 85-98.
- López-Castañeda C, R A Richards, G D Farquhar (1995)** Variation in early vigor between wheat and barley. *Crop Sci.* 35: 472-479.
- López-Castañeda C, R A Richards, G D Farquhar, R E Williamson (1996)** Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Sci.* 36: 1257-1266.
- Ma B L, D L Smith (1992)** Apical development of spring barley under field conditions in Northeastern North America. *Crop Sci.* 32: 144-149.
- Milthorpe F L (1959)** Studies on the expansion of the leaf surface. 1. The influence of temperature. *J. Exp. Bot.* 10 (29): 233-249.
- Molina C J L (1989)** La Cebada. Mundi-prensa. Madrid, España. 252 p.
- Pollock C J (1990)** The response of plants to temperature change. *J. Agric. Sci. Cambridge* 115:1-5.
- Rawson H M, P A Gardner, M J Long (1987)** Sources of variation in specific leaf area in wheat grown at high temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 287-298.
- Stapper M, R A Fischer (1990)** Genotype, sowing date and plant spacing influence in high-yielding irrigated wheat in southern New South Wales. III. Potential yields and optimum flowering dates. *Aust. J. of Agric. Res.* 41: 1043-1056.
- Tanner C B, T R Sinclair (1983)** Efficient water use in crop production: Research or re-search? In: *Limitations to Efficient Water Use in Crop Production*. H M Taylor, W R Jordan and T R Sinclair (eds). ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI. pp: 1-27.