



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENÉTICA

**VARIABILIDAD EN CARACTERES DE
RESISTENCIA A SEQUÍA Y TOLERANCIA A
CALOR EN CEBADA Y TRIGO**

LEONEL HERNÁNDEZ SANTIAGO

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2017

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe C. Leonel Hernández Santiago, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Cándido López Castañeda, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis "variabilidad en caracteres de resistencia a sequía y tolerancia a calor en cebada y trigo"

y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 29 de noviembre de 2017


Firma del
Alumno (a)


Dr. Cándido López Castañeda
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: **Variabilidad en caracteres de resistencia a sequía y tolerancia a calor en cebada y trigo**, realizada por el alumno: **Leonel Hernández Santiago**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

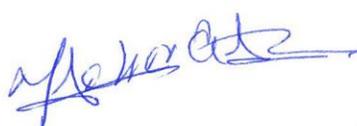
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



Dr. Cándido López Castañeda

ASESOR:



Dr. Víctor Heber Aguilar Rincón

ASESOR:



Dr. Edwin Javier Barrios Gómez

Montecillo, Texcoco, Estado de México, diciembre de 2017

VARIABILIDAD EN CARACTERES DE RESISTENCIA A SEQUÍA Y TOLERANCIA A CALOR EN CEBADA Y TRIGO

Leonel Hernández Santiago, M. en C.
Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

El déficit hídrico edáfico reduce la acumulación de materia seca en la planta y sí coincide con la antesis y llenado del grano, disminuye también la partición de materia seca a los granos, reduciendo severamente el rendimiento de grano (RG). El objetivo de este estudio fue evaluar la variabilidad en RG y sus componentes, fenología y crecimiento de raíces en 15 genotipos de cebada (*Hordeum vulgare* L.) y 18 de trigo (*Triticum aestivum* L.) en antesis y llenado del grano en invernadero y fuera del invernadero con riego y sequía. El germoplasma incluyó variedades modernas y antiguas, y líneas avanzadas de trigo y variedades comerciales, y líneas avanzadas de cebada. El diseño experimental fue bloques completos al azar en arreglo factorial con dos tratamientos de temperatura del aire (fuera del invernadero e invernadero), dos tratamientos de humedad edáfica (riego y sequía) y 33 genotipos con dos repeticiones; la unidad experimental fue un tubo de PVC (1 m de alto x 4" de diámetro) con una planta individual. La siembra se realizó el 13 de junio de 2016 con una dosis de fertilización de 80-40-00, aplicada en el riego 23 dds. Los resultados mostraron que la temperatura alta en invernadero redujo 16, 8, 8, 17, 10 y 7 % el RG, índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), espigas planta⁻¹ (E PI⁻¹), granos planta⁻¹ (G PI⁻¹) y altura de planta (AP), acortó 37 y 129 °Cd la antesis (A) y madurez fisiológica (MF) con respecto al tratamiento fuera del invernadero, mientras la sequía disminuyó 80, 71, 68, 36, 41, 65, 74 y 25 % el RG, peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), IC, ICr, E PI⁻¹, G PI⁻¹ y AP, acortó 523 °Cd la MF, y aumentó 40, 83, 55, 77, 82 y 80 % el peso seco total de raíces (PSTR), cociente raíz/parte aérea (CRPA) y el peso seco de raíces en los estratos de 20-40, 40-60, 60-80 y 80-100 cm, y aumentó 35 cm la longitud de la raíz más larga con respecto a riego. Las variedades de cebada números 6, 3 y 33 produjeron mayor rendimiento de grano que los demás genotipos de cebada y trigo, en promedio de los tratamientos temperatura y humedad edáfica; estos genotipos podrían utilizarse como progenitores en un programa de mejoramiento genético de la tolerancia a estrés por sequía y calor.

Palabras clave: Biomasa total, cociente raíz/parte aérea, estrés hídrico y térmico, índice de cosecha, rendimiento de grano.

VARIABILITY IN DROUGHT RESISTANCE AND HEAT TOLERANCE TRAITS IN BARLEY AND BREAD WHEAT

Leonel Hernández Santiago, M. en C.
Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

The soil water deficit reduces plant dry matter accumulation and when it coincides with anthesis and the grain filling period, it also diminishes the partitioning of dry matter to the grains, decreasing severely grain yield (GY). The objective of this study was to evaluate the variability in GY and its components, phenology and root growth in 15 genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) and 18 genotypes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under watering and drought in glasshouse and outside glasshouse conditions. The germplasm included old and modern varieties, and recombinant lines of bread wheat, and commercial varieties and recombinant lines of barley. A complete block design in a factorial arrangement with two treatments of air temperature (glasshouse and outside glasshouse), two soil moisture treatments (watering and drought) and 33 genotypes with two replicates were used; the experimental unit consisted of a large tube of PVC (1 m tall and 4" diameter) with an individual plant. The experiment was planted in June 13, 2016 with a fertilization rate of 80-40-00 applied with the watering at 23 days after sowing. This showed that high temperature in glasshouse reduced 16, 8, 8, 17, 10, and 7 % GY, harvest index (HI), modified harvest index (HIr), spikes plant⁻¹ (S PI⁻¹), kernels plant⁻¹ (K PI⁻¹) and plant height (PH), and shortened 37 and 129 °Cd anthesis (A) and physiological maturity (PM) with respect to the outside glasshouse treatment, whereas the drought treatment decreased 80, 71, 68, 36, 41, 65, 74, and 25 % GY, shoot dry weight (SDW), total biomass (BM), HI, HIr, S PI⁻¹, K PI⁻¹ and PH, shortened 523 °Cd PM and increased 40, 83, 55, 77, 82 and 80 % total root dry weight (TRDW), root/shoot ratio (RSR) and root dry weight in the strata of 20-40, 40-60, 60-80 and 80-100 cm, and increased 35 cm the length of the longest root as compared with the watering treatment. The barley varieties identified with numbers 6, 3 and 33 had greater GY than the other barley and bread wheat genotypes averaged over the air temperature and soil moisture treatments; these genotypes could be used as tolerant parents in a breeding program to improve drought and heat stress tolerance.

Keywords: Grain yield, harvest index, root/shoot ratio, total biomass, water and heat stress.

AGRADECIMIENTOS

A **todos los mexicanos (as)** que pagan impuestos, quienes, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Colegio de Postgraduados, han financiado parte de mi formación.

Al **Dr. Cándido López Castañeda** por el compromiso, tiempo, esfuerzo y experta dirección durante mis estudios de Maestría.

A mis asesores: Dr. Víctor Heber Aguilar Rincón y Dr. Edwin Javier Barrios Gómez, por su valiosa participación y atinadas observaciones en el desarrollo de la presente tesis.

A todas aquellas personas, llámense profesores, trabajadores, compañeros, amigos o familiares, quienes de alguna manera me han acompañado y apoyado hasta hoy.

A mis padres, que me han enseñado el amor por la vida

CONTENIDO

RESUMEN.....	iv
ABSTRACT	v
AGRADECIMIENTOS	vi
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xiii
LISTA DE CUADROS DEL APÉNDICE.....	xiv
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivo general	2
1.1.1. Objetivos específicos.....	2
1.2. Hipótesis	2
2. REVISIÓN DE LITERATURA	2
2.1. Efecto del déficit hídrico del suelo	2
2.1.1. Rendimiento de grano y sus componentes	2
2.1.2. Fenología.....	3
2.1.3. Sistema de raíces	5
2.2. Efecto de la temperatura alta del aire o calor	6
2.2.1. Rendimiento de grano y sus componentes	6
2.2.2. Fenología.....	7
2.2.3. Sistema de raíces	8
2.3. Efecto combinado de la sequía y el calor	9
2.3.1. Rendimiento de grano y sus componentes	9
2.3.2. Fenología.....	10
2.3.3. Sistema de raíces	11
2.4. Respuestas fisiológicas al estrés hídrico y térmico	11
2.5. Métodos de selección para resistencia a sequía y calor	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS	13
3.1. Localidad	13
3.2. Material genético	14
3.3. Diseño experimental, tratamientos de humedad edáfica y temperatura del ambiente.....	14
3.4. Variables medidas.....	16
3.5. Contenido y manejo de humedad en el suelo	18
3.6. Datos de temperatura	18
3.7. Análisis estadístico	18

4.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
4.1.	Contenido de humedad en el suelo y temperatura del aire	18
4.2.	Análisis estadístico	20
4.3.	Rendimiento de grano y sus componentes	23
4.3.1.	Efecto de la temperatura.....	23
4.3.2.	Efecto de la humedad del suelo.....	23
4.3.3.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo.....	23
4.3.4.	Efecto del genotipo.....	25
4.3.5.	Efecto de la interacción temperatura x genotipo.....	27
4.3.6.	Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo	31
4.3.7.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo.....	33
4.4.	Fenología	36
4.4.1.	Efecto de la temperatura y humedad del suelo.....	36
4.4.2.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo.....	37
4.4.3.	Efecto del genotipo.....	38
4.4.4.	Efecto de la interacción temperatura x genotipo.....	40
4.4.5.	Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo	42
4.4.6.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo.....	44
4.5.	Sistema de raíces	46
4.5.1.	Efecto de la temperatura.....	46
4.5.2.	Efecto de la humedad del suelo.....	47
4.5.3.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo.....	47
4.5.4.	Efecto del genotipo.....	49
4.5.5.	Efecto de la interacción temperatura x genotipo.....	51
4.5.6.	Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo	54
4.5.7.	Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo.....	56
5.	CONCLUSIONES	60
6.	LITERATURA CITADA	61
7.	APÉNDICE.....	72

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Características físicas del suelo utilizado en el experimento.	14
Cuadro 2. Germoplasma utilizado para el experimento.	15
Cuadro 3. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta ($E P^{-1}$), número de granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo en dos tratamientos de temperatura del aire, dos tratamientos de humedad del suelo e interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	24
Cuadro 4. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta ($E P^{-1}$), número de granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo en riego y sequía fuera del invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	26
Cuadro 5. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta ($E P^{-1}$), número de granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	30
Cuadro 6. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta ($E P^{-1}$), número de granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo condiciones de riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	32
Cuadro 7. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta ($E P^{-1}$), número de granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta	

(AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y sequía (S) fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....	34
Cuadro 8. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) fuera del invernadero y en invernadero, riego y sequía, e interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	38
Cuadro 9. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego y sequía fuera del invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	39
Cuadro 10. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF), para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	41
Cuadro 11. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF), para todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....	43
Cuadro 12. Grados día a antesis (A) y grados día a madurez fisiológica (MF) para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I) bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....	45
Cuadro 13. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm, fuera del invernadero y en invernadero, riego y sequía, e interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.	48
Cuadro 14. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego y sequía fuera del invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....	50
Cuadro 15. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-	

60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del
invernadero (FI) y en condiciones de invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016,
Montecillo, Texcoco, Estado de México.....53

Cuadro 16. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente
de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-
60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y
sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....55

Cuadro 17. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente
de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-
60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del
invernadero (FI) y en invernadero (I) bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-
otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....57

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Contenido de humedad edáfica fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía. Ciclo verano-otoño 2016. Montecillo, Texcoco, Estado de México. CC= Capacidad de campo; PMP=Porcentaje de marchitez permanente; SR=Suspensión de riego; A=Antesis; MF=Madurez fisiológica. 19
- Figura 2. Temperatura máxima y mínima del aire promedio semanal fuera del invernadero (a) y en condiciones de invernadero (b). Ciclo verano-otoño, 2016. Montecillo, Texcoco, Estado de México. IA=Inicio de la antesis; A=Antesis y MF=Madurez fisiológica. 20

LISTA DE CUADROS DEL APÉNDICE

- Cuadro 1 A. Cuadrados medios para el rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), espigas por planta ($E P^{-1}$), granos por planta ($G P^{-1}$) y altura de planta (AP) fuera del invernadero y en invernadero con riego y sequía para todos los genotipos. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México....72
- Cuadro 2 A . Cuadrados medios para los grados día a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) fuera del invernadero y en invernadero con riego y sequía en todos los genotipos. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....73
- Cuadro 3 A . Cuadrados medios para el peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíz en las profundidades 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.....74

1. INTRODUCCIÓN

La creciente demanda de alimentos, la vulnerabilidad al cambio climático y la mayor dependencia en la importación de alimentos en los países subdesarrollados representa un gran reto para los científicos en este siglo 21. La inseguridad alimentaria es ya un problema masivo en los países en desarrollo y está proyectada a empeorar en las décadas por venir, debido al crecimiento de la población, la degradación de los recursos y el cambio climático (Lynch y Wojciechowski, 2015). El cambio climático está proyectado a agravar las limitaciones de humedad para los cultivos por el incremento en la demanda evaporativa, aceleración de la degradación del suelo y la alteración en la distribución de la precipitación en tiempo y espacio (IPCC, 2014). Los cultivos con requerimientos reducidos de agua y nitrógeno mejorarían directamente la producción de alimentos y por lo tanto la seguridad alimentaria en naciones en desarrollo (Lynch, 2007). En este escenario, la selección de nuevos cultivares con atributos genético-fisiológicos que les permitan adaptarse mejor a los cambios en la cantidad y distribución de la lluvia y el incremento en la temperatura atmosférica, que traen consigo la frecuente incidencia de estrés hídrico y estrés por calor, podría lograrse al identificar plantas con caracteres que puedan incorporarse en nuevos genotipos más tolerantes a la sequía y el calor.

El desarrollo de cultivos con raíces más profundas, mejoran la captura de agua y nitrógeno en muchos agroecosistemas y aumentan la estabilidad del carbono derivado de la planta en el suelo (Lynch, 2013). En trigo en muchos ambientes de sequía un sistema radical profundo esta positivamente relacionado con la exploración del suelo y mayor adquisición de agua de los estratos profundos del suelo y en escenarios de sequía terminal e intermitente que son los más comunes en la agricultura de secano (Lynch y Wojciechowski, 2015).

Las características empleadas en la selección bajo condiciones de estrés hídrico y calor incluyen sistemas de raíces más profundas que permiten a las plantas permanecer hidratadas bajo sequía, permitiendo el enfriamiento del dosel vegetal bajo estrés por calor; p. ej., la eficiencia transpiratoria y retraso en la senescencia en sorgo, y sincronía en la floración en maíz; nuevos caracteres y genes deben ser identificados -quizás entre los parientes silvestres o en especies modelo- que permiten a los cultivos ser amortiguados contra variaciones temporales en la disponibilidad de agua, para adaptarse a altas temperaturas sin pérdidas en la eficiencia en el uso

del agua y tolerancia a eventos climáticos extremos inesperados con la combinación de factores de estrés (Reynolds *et al.*, 2010).

El presente trabajo de investigación tuvo como objetivos e hipótesis los siguientes:

1.1. Objetivo general

Estudiar la respuesta de diferentes genotipos de cebada y trigo a condiciones de riego y déficit hídrico edáfico fuera del invernadero y en condiciones de invernadero.

1.1.1. Objetivos específicos

1. Estudiar la respuesta de distintos genotipos sobre el rendimiento de grano y sus componentes, y fenología fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía, durante las etapas de anthesis y llenado del grano.
2. Estudiar la respuesta de distintos genotipos sobre las características de crecimiento de la raíz fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía, durante las etapas de anthesis y llenado del grano.

1.2. Hipótesis

El déficit hídrico edáfico y la alta temperatura del aire afectan al rendimiento de grano y sus componentes, la fenología, y el crecimiento del sistema radical de las plantas durante la floración y el llenado de grano.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Efecto del déficit hídrico del suelo

2.1.1. Rendimiento de grano y sus componentes

La reducción en la precipitación y el cambio en los patrones de lluvia están causando frecuentes sequías alrededor del mundo (Lobell *et al.*, 2011); las sequías severas pueden causar una reducción substancial en el rendimiento del cultivo a través de impactos negativos en el crecimiento, fisiología y reproducción de las plantas (Barnabás *et al.*, 2008). El rendimiento de grano es básicamente una integración compleja de los diferentes procesos fisiológicos que ocurren en la planta y la mayoría de estos procesos son afectados negativamente por el estrés hídrico; los efectos negativos de la sequía en el rendimiento dependen de la severidad del estrés y la etapa de crecimiento de la planta (Fahad *et al.*, 2017). La sequía afecta los componentes del rendimiento como el peso o tamaño del grano cuando esta coincide con el periodo de llenado del

grano; en cebada y otros cereales el llenado del grano depende del potencial en la síntesis y almacenamiento de carbono, partición y transporte desde (1) la fuente al grano a través de la fotosíntesis corriente y (2) removilización eficiente de las reservas de fotoasimilados de los tejidos vegetativos tales como los tallos (Kishor *et al.*, 2014). El déficit hídrico puede reducir el rendimiento de grano en trigo hasta en 57 % y 76 % cuando la sequía es acompañada de altas temperaturas con una reducción considerable en el contenido de proteína y en la proporción de glutenina/gliadina indicado por una más pobre calidad del grano (Balla *et al.*, 2011).

El efecto del déficit hídrico en los componentes del rendimiento de grano depende de la etapa fenológica en la que ocurran las deficiencias de agua; en trigo se ha determinado que el número de espigas m^{-2} , granos espigas⁻¹ y la biomasa aérea son los caracteres más relacionados con el rendimiento de grano bajo condiciones de riego y estrés hídrico (Okuyama *et al.*, 2004); también el peso de mil granos, peso de granos por espiga y el rendimiento biológico son los componentes que más influyen en el rendimiento de grano bajo sequía en trigo, características que podrían utilizarse en la selección de genotipos con alto número de espigas/ m^2 , peso de 100 granos, peso de grano/espiga y rendimiento biológico (Leilah y Al-Khateeb, 2005). En cebada se observó una reducción significativa del rendimiento de grano bajo sequía en el periodo de post-antesis, debido principalmente a un menor número de macollos fértiles, espigas y granos por planta, y peso individual del grano (Samarah, 2005). González *et al.* (2008) indicaron que bajo condiciones de estrés hídrico terminal el rendimiento de grano se correlacionó negativamente con el número de días a la emergencia de la espiga y que esto más la buena capacidad de ajuste osmótico y altos valores de contenido relativo de agua contribuyeron a incrementar el rendimiento bajo condiciones de déficit hídrico terminal en cebada.

2.1.2. Fenología

La sincronización de la reproducción de la planta tiene un impacto enorme en el rendimiento de los cultivos; el desarrollo reproductivo en cereales de grano pequeño incluye dos etapas de desarrollo principales: (i) iniciación de la espiguilla o iniciación floral, etapa que inicia el cambio de fase vegetativa a reproductiva con la formación del primer primordio de espiguilla en el ápice de la planta y (ii) morfogénesis floral subsecuente, proceso fuertemente afectado por la variación ambiental, etapa en la que el desarrollo de la inflorescencia controla la sobrevivencia y aborto de las florecillas en las que se forma el grano y por lo tanto son de importancia crucial

para el rendimiento de grano; por estas razones se considera que la investigación en estas áreas será muy importante en el entendimiento de la adaptación de los cereales a las condiciones del cambio climático o calentamiento atmosférico (Gol *et al.*, 2017).

En un futuro el calentamiento global al mismo tiempo que la covariación del rendimiento de grano con el ambiente (por ej., agua, temperatura, aridez) y variables agronómicas (por ej., cultivos, textura del suelo, fase fenológica) impondrán mayor presión en el sistema de producción de alimentos que en el pasado, por lo tanto, se requerirá una combinación de técnicas enfocadas, particularmente a las prácticas de manejo locales específicas que consideren las condiciones del suelo (por ej., intercalación de cultivos, acolchado y rotación de cultivos) y la selección de variedades adaptadas a las condiciones locales de clima para mejorar la sustentabilidad de la producción agrícola en condiciones de cambio climático (Daryanto *et al.*, 2017).

La sincronización, duración y tasa de eventos de desarrollo o fenología están entre las muchas respuestas de las plantas al déficit hídrico; McMaster *et al.* (2005) observaron que las respuestas fenológicas a la disponibilidad de humedad ocurren en tres diferentes escalas: entre cultivos, entre genotipos de un cultivo y entre etapas de crecimiento dentro de un genotipo o un cultivo, de tal forma que la interacción genotipo x ambiente afecta la exactitud para predecir la fenología; sin embargo, el hecho de que las plantas se desarrollan en un patrón ordenado y predecible permite establecer un modelo para sintetizar la secuencia completa de eventos de desarrollo del ápice y estos correlacionan con las etapas de crecimiento cuando no hay limitación de agua; estos patrones y relaciones son la base sobre la cual cuantificar nuestro entendimiento de la fenología del cultivo bajo condiciones limitantes de agua. El estrés hídrico acorta el periodo de inicio del macollamiento en trigo hasta un máximo de 31 días; las etapas de espigamiento, llenado del grano y madurez fisiológica también se acortan como respuesta de la planta al déficit hídrico; la altura de planta, índice de área foliar, acumulación de materia seca, tasa de crecimiento del cultivo y tasa de asimilación neta también disminuyen por efecto de la sequía y las etapas embuche y llenado del grano son las más sensitivas al estrés hídrico (Ihsan *et al.*, 2016). En triticale se observó que el intervalo entre la emergencia de las plántulas y la espiguilla terminal fue más sensitivo al déficit hídrico que el intervalo espiguilla terminal-antesis y que las deficiencias hídricas tendieron a acortar el periodo de llenado del grano (Estrada-Campuzano *et al.*, 2008).

2.1.3. Sistema de raíces

Se ha puesto de manifiesto que el crecimiento de la raíz bajo condiciones déficit hídrico es un aspecto que contribuye en gran medida a la tolerancia a sequía; el déficit hídrico puede afectar significativamente a las características de la raíz y el tamaño de las células en la capa pilífera y el impacto del déficit hídrico depende de su intensidad en trigo duro (Adda *et al.*, 2005). Las raíces son más eficientes cuando su arquitectura es diseñada de acuerdo a su ambiente; las raíces profundas pueden extraer agua localizada debajo del suelo en secamiento y las raíces finas poco profundas pueden explotar los suelos en los que los nutrientes limitantes del crecimiento están retenidos cerca de la superficie del suelo (Gewin, 2010). Otros estudios realizados en condiciones de campo sugieren que los principales atributos fisiológicos asociados con la adaptación a sequía son el incremento en peso seco de las raíces profundas, tasa de transpiración (estimada por la discriminación isotópica de carbono en el grano), duración del periodo de llenado del grano y la reducción de la temperatura del dosel vegetal durante el llenado del grano; una mayor masa de raíces profundas estuvo asociada con una reducción en los niveles de carbohidratos solubles del tallo entre genotipos de trigo; en adición, señalan que la acumulación de carbohidratos en el tallo y un sistema radical profundo pueden ser dos estrategias alternativas para la adaptación a sequía, siendo la última, la más benéfica cuando hay agua disponible en las capas más profundas del suelo (Lopes y Reynolds, 2010). Al comparar el desarrollo del sistema radical de trigo, cebada y triticale en condiciones de secano con déficit hídrico edáfico terminal en el ciclo otoño-invierno, se observó que los genotipos de cebada y trigo con mayor densidad radical produjeron mayor rendimiento de grano confirmando su mayor resistencia a sequía; además observaron que más del 50% de las raíces se concentraron cerca de la superficie del suelo (20 cm) en todos los genotipos y se observó que el trigo tuvo mayor densidad de raíces (DR) que la cebada y el triticale en los estratos de 20-100 cm, y el trigo ‘Venturero’ produjo más raíces que los demás genotipos desde la superficie del suelo hasta los 100 cm (Miranda-Domínguez *et al.*, 2016).

Las características anatómicas de la raíz también juegan un papel importante en la tolerancia a sequía de trigo; la variedad tolerante a sequía RAC875 mostró un mayor crecimiento relativo de nuevas raíces nodales producidas en comparación con el genotipo susceptible a sequía Kukri en condiciones de sequía después de un riego de recuperación; RAC 875 también exhibió un menor diámetro y área total de los vasos de metaxilema en las raíces nodales que Kukri, pero

mayor número de vasos de metaxilema y concentración de ADN en las raíces independientemente del régimen de humedad (Steinemann *et al.*, 2015).

2.2. Efecto de la temperatura alta del aire o calor

2.2.1. Rendimiento de grano y sus componentes

La seguridad global alimentaria está siendo amenazada nuevamente por el rápido incremento de la población y los cambios drásticos en el clima (Lesk *et al.*, 2016); en el despertar del cambio climático, el estrés por sequía y calor han constituido los factores limitantes más importantes para la productividad de los cultivos y también de la seguridad alimentaria (Fahad *et al.*, 2017). Transitoriamente o constantemente las altas temperaturas causan cambios morfo-anatómicos, fisiológicos y bioquímicos, los cuales afectan el crecimiento y desarrollo de la planta y lo que puede llevar a una reducción drástica del rendimiento económico; los efectos adversos del estrés causado por calor pueden ser mitigados por el desarrollo de plantas con mayor tolerancia, utilizando varios métodos genéticos; p. ej., a través del entendimiento de las respuestas fisiológicas de las plantas a la alta temperatura, mecanismos de tolerancia al estrés por calor y posibles estrategias para mejorar la tolerancia de los cultivos, lo anterior considera que el calor afecta la planta a través de su ontogenia, aunque el nivel de daño varía considerablemente en diferentes etapas de desarrollo, como la germinación la alta temperatura disminuye o inhibe totalmente la germinación, dependiendo de la especie vegetal y la intensidad del estrés; en etapas posteriores la alta temperatura puede afectar adversamente la fotosíntesis, respiración, relaciones hídricas, estabilidad de la membrana celular, así como modular los niveles de hormonas y metabolitos primarios y secundarios (Wahid *et al.*, 2007).

La temperatura alta disminuyó el rendimiento de grano y el peso de mil granos en 33 y 42 % en seis genotipos de trigo harinero y duros cuando la alta temperatura ocurrió en el periodo de post-antesis y cuando la alta temperatura coincidió con deficiencias de nitrógeno, además de la reducción en rendimiento de grano y peso de mil granos, se observó una reducción significativa en el número de granos m^{-2} debido a la disminución en el número de florecillas fértiles espiguilla⁻¹, espigas m^{-2} y espiguillas espiga⁻¹ (Modhej *et al.*, 2008). La reducción en rendimiento de grano puede ocurrir aún, cuando la planta se someta a periodos cortos (3 h) de calor (35 °C) en etapas reproductivas (Zadoks 57-59 y siete días después de la antesis, Zadoks 73-75); este tratamiento de temperatura alta redujo significativamente la masa individual del grano, el número de granos y

el rendimiento de grano (Taludker *et al.*, 2010). En otras especies como cebada el calor puede provocar la esterilidad de los granos de polen cuando el estrés ocurre al inicio de la diferenciación de la espiga (los granos de polen tuvieron exina pero no citoplasma o poco citoplasma), etapa pre-meiótica de las células madre del polen (desarrollo de anteras cortas sin granos de polen) y en la etapa de meiosis de las células madre del polen (todos los granos de polen tuvieron exina y fueron abultados pero mostraron una acumulación mínima de almidón); en las plantas tratadas con calor las inflorescencias en la etapa de espigamiento mostraron una apariencia normal, pero sus semillas fueron virtualmente estériles, lo que indica que hay al menos tres etapas de crecimiento reproductivo hipersensitivas a alta temperatura, lo cual resultó en fenotipos anormales terminales diferentes uno de otro (Sakata *et al.*, 2000). Otras investigaciones en el tema del efecto del estrés térmico en los procesos de diferenciación de los gametos y los órganos reproductivos mostraron que el calor durante el proceso de meiosis puede reducir el rendimiento al provocar el desarrollo anormal de los ovarios, lo que resulta en un crecimiento reducido del tubo polínico y el establecimiento de los granos (Saini *et al.*, 1983). Las altas temperaturas en cebada aplicadas 15-20 días después de la antesis redujeron el peso del grano 35 % y periodos más largos de calor moderado después de la antesis disminuyeron sólo 6 % el rendimiento de grano; las altas y moderadas temperaturas redujeron el peso del grano a través de un acortamiento en la duración del llenado del grano (Savin *et al.*, 1997). La reducción en el rendimiento de grano por efecto del incremento en la temperatura atmosférica puede ser substancial; Asseng *et al.* (2015) utilizaron modelos de simulación de cultivos para estimar la respuesta al incremento en la temperatura en trigo y estimaron una disminución del rendimiento de grano del orden de 6 % por cada °C de aumento en la temperatura del aire, siendo este incremento más variable en espacio y tiempo.

2.2.2. Fenología

El principal efecto de la alta temperatura en la fenología de los cultivos es el acortamiento de los intervalos entre las diferentes etapas sucesivas de desarrollo, con la consecuente reducción en la interceptación de luz durante el acortado ciclo biológico de la planta, así como la perturbación de los procesos asociados con la asimilación del carbono (fotosíntesis, transpiración y respiración) (Barnabás *et al.*, 2008). Actualmente, el uso de los modelos de simulación en la agricultura permiten predecir que los mayores aumentos en la temperatura ocurrirán durante la noche, lo cual puede influir significativamente en los procesos fisiológicos, crecimiento y

caracteres del rendimiento; en trigo las altas temperaturas durante la noche ($> 14\text{ }^{\circ}\text{C}$) disminuyeron la fotosíntesis después de 14 días de estrés; los rendimientos de grano disminuyeron linealmente con el incremento en la temperatura nocturna, resultando en bajos índices de cosecha a 20 y 23 $^{\circ}\text{C}$; la alta temperatura nocturna ($\geq 20\text{ }^{\circ}\text{C}$) redujo la fertilidad de las espiguillas, el número de granos espiga⁻¹ y el tamaño del grano; y acortaron la duración del llenado del grano por 3 y 7 días a temperaturas nocturnas de 20 y 23 $^{\circ}\text{C}$, respectivamente (Prasad *et al.*, 2008b). Oshino *et al.* (2007) observaron en cebada que las altas temperaturas causaron progresión prematura del programa del inicio del desarrollo de las anteras y su destino, así como la progresión a la meiosis de las células madre del polen, aceleración de la proliferación de células y degradación de la pared celular de las anteras, acompañada de alteraciones en la transcripción. Frank y Bauer (1997) estudiaron el efecto de la alta temperatura en genotipos de cebada de primavera en cámaras de crecimiento, observaron que las plantas crecidas inicialmente a temperaturas de 18 y 26 $^{\circ}\text{C}$, y alguna de 18 o 26 $^{\circ}\text{C}$ por cuatro, ocho o 12 días después de la emergencia y después transferidas a otra temperatura, mostraron un mayor filocrón a 26 $^{\circ}\text{C}$ que a 18 $^{\circ}\text{C}$ en las plantas testigo, y en las plantas que primero crecieron a 18 $^{\circ}\text{C}$ y después a 26 $^{\circ}\text{C}$ comparadas con aquellas crecidas a 26 $^{\circ}\text{C}$ y después a 18 $^{\circ}\text{C}$; la iniciación floral ocurrió entre 8 y 12 días después de la emergencia de la plántula.

2.2.3. Sistema de raíces

El patrón clásico de las respuestas de la planta al secamiento del suelo se basa en señales hidráulicas que se generan al reducirse la absorción de agua y consecuentemente el potencial hídrico, osmótico y de turgencia en las hojas, cierre estomático, disminución de la elongación foliar y ajuste osmótico (Clark *et al.*, 2005). También, participa en la reacción de las raíces un número de hormonas vegetales, incluyendo el ácido abscísico, auxinas, citoquininas, etileno, giberelinas y otros factores por ej., nitrógeno y pH que regulan los procesos fisiológicos al actuar como moléculas señalizadoras bajo diferentes condiciones de estrés ambiental (Dodd, 2005; Schachtman y Goodger, 2008). Las características de las raíces junto con la depresión de la temperatura y el secamiento de la hoja bandera en condiciones de siembras tempranas y siembras tardías tienen relación con el rendimiento de grano; en siembras tempranas con restricción de agua las variedades de alto rendimiento utilizaron energía para aumentar la longitud y densidad de raíz en los estratos más profundos del suelo, en lugar de acumular peso de raíz, comparadas con las variedades de bajo rendimiento; en contraste en siembras tardías las variedades de alto

rendimiento tuvieron más peso y densidad de raíz en los estratos superiores del suelo que las variedades de bajo rendimiento; estos resultados sugieren que la selección de variedades de trigo con alta densidad de raíces y más longitud de raíz en los estratos más profundos del suelo son recomendables para condiciones de secano y humedad restringida, para mitigar los efectos iniciales del calor y variedades con alta densidad de raíces y más longitud de raíz en los estratos superiores del suelo, para las siembras tardías para tolerar el estrés térmico terminal (Saxena *et al.*, 2014).

2.3. Efecto combinado de la sequía y el calor

2.3.1. Rendimiento de grano y sus componentes

El efecto de las interacciones entre la sequía y la temperatura en el rendimiento de grano y sus componentes son muy complejas, porque integran la variación en muchos procesos fisiológicos bajo controles multigénicos y responden dinámicamente al microambiente de la planta durante el ciclo del cultivo (Parent *et al.*, 2017); por lo tanto la respuesta de la planta a una combinación de sequía y estrés por calor no se puede extrapolar directamente de la respuesta de las plantas a cada uno de estos estreses aplicados individualmente; la co-ocurrencia de calor y estrés por sequía afecta a las plantas en un grado mayor que el efecto individual de ambos factores desfavorables (Lipiec *et al.*, 2013). El llenado de grano es la etapa final del crecimiento en los cereales, donde los ovarios fertilizados se convierten en carióspsides, su duración y la tasa de llenado determinan el peso final del grano y son un componente clave del rendimiento total, periodos de limitación de agua, así como de alta temperatura durante el llenado de grano causan grandes pérdidas de rendimiento en los cultivos. Este decremento es causado principalmente por una reducción en la acumulación de almidón, ya que cerca del 65 % del peso seco del grano en los cereales está compuesto por almidón (Barnabás *et al.*, 2008).

En trigo la interacción entre la alta temperatura y el estrés por sequía fue significativa para el peso seco total de la planta, índice de cosecha y la fertilidad de la espiga, particularmente cuando el estrés por alta temperatura fue más severo. Además, el efecto combinado de alta temperatura y sequía fue mayor que los efectos aditivos de la alta temperatura o sequía solos, para el contenido de clorofila en la hoja, número de granos e índice de cosecha (Prasad *et al.*, 2011). Está demostrado que la duración prolongada de alta temperatura o alta temperatura + estrés hídrico tienen un efecto acumulativo negativo sobre la fertilidad de la espiguilla en arroz

(Rang *et al.*, 2011). Sin embargo, Sánchez *et al.* (2002) observaron que los efectos deletéreos de la combinación de estrés hídrico y temperatura moderadamente alta (30/20 °C, día/noche) en el rendimiento de cebada fueron atenuados a un alto déficit de presión de vapor, debido a que las plantas que crecieron en estas condiciones exhibieron mayor rendimiento, eficiencia transpiratoria y alta composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$); esto pudo estar relacionado con la alta capacidad de la espiga, la cual es el principal órgano fotosintético que provee los asimilados para el llenado del grano bajo sequía.

2.3.2. Fenología

La fenología del cultivo es uno de los procesos más importantes de las plantas en la determinación del rendimiento de grano y en la adaptación de los cultivos al cambio climático. El efecto del calentamiento atmosférico en la fenología de los cultivos mediterráneos ha sido señalada como un aspecto clave para la evaluación del impacto del cambio climático en los cultivos agrícolas; un desarrollo más rápido de los cultivos y una reducción en la estación de crecimiento, pueden ayudar a los cultivos a escapar del estrés hídrico en verano, pero al mismo tiempo puede determinar un aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos (p. ej., heladas y ondas de calor) en etapas fenológicas sensitivas que pueden afectar el rendimiento final y la calidad del grano (Moriondo y Bindi, 2007). La tolerancia a sequía combinada con estrés por calor en maíz fue genéticamente distinta de la tolerancia a los estreses individuales y la tolerancia a alguno solo no confirió tolerancia al estrés combinado de sequía y calor; este resultado tiene implicaciones mayores en el mejoramiento del maíz para sequía al considerar que muchos donadores de genes de tolerancia a sequía y líneas clave utilizadas ampliamente en híbridos cultivados en África fueron susceptibles al estrés hídrico y temperaturas elevadas (Cairns *et al.*, 2013). La emergencia de la hoja bandera en las variedades de trigo Seri M-82 y Pavón F-76 ocurrió a los 58 y 61 dds; la floración ocurrió 7-10 días después de la emergencia de la hoja bandera; en estos estudios la duración entre la anthesis y la madurez fisiológica fue significativamente influenciada por el estrés, sin observarse interacción cultivar x estrés; en un experimento en cámaras de crecimiento con estas variedades de trigo, se observó que el calor redujo siete días la madurez fisiológica, mientras el estrés hídrico la redujo cinco días y la combinación de calor con sequía la disminuyó 15 días (Prasad *et al.*, 2011).

2.3.3. Sistema de raíces

Uno de los componentes importantes de la tolerancia a sequía es el aumento en la captura de humedad del suelo, la cual es posible por el aumento en la exploración del suelo por las raíces; raíces más profundas habilitan la absorción de agua a profundidades mayores; esto ocurre particularmente cuando el agua está disponible en el suelo a mayor profundidad; típicamente el suelo se seca de arriba hacia abajo, por lo tanto, las plantas con un sistema radical más profundo tendrán un mayor periodo de tiempo para la absorción de agua donde quiera que se encuentre en el suelo; un mayor crecimiento de raíz también podría ser útil para condiciones de calor; el estrés por calor está frecuentemente asociado con alto déficit de presión de vapor, el cual aumenta la pérdida de agua de las hojas y las plantas tienen que transpirar más para mantener el dosel vegetal fresco y este enfriamiento es efectivo únicamente en presencia del agua (Prasad *et al.*, 2008a).

2.4. Respuestas fisiológicas al estrés hídrico y térmico

Un mejor entendimiento de los mecanismos de resistencia a sequía en cereales se puede lograr al estudiar la respuesta fisiológica y bioquímica de la planta al estrés causado por el déficit hídrico; Zhang *et al.* (2015) observaron que la tolerancia a sequía en un genotipo de cebada silvestre (XZ5) estuvo principalmente asociada con un aumento en la concentración de azúcares solubles y un proceso de regulación estomática causada por un aumento en la concentración de ácido abscísico (ABA); estos autores indicaron que este mecanismo de tolerancia al déficit hídrico podría aplicarse para mejorar la tolerancia a sequía en cebada cultivada y también se podría utilizar en la selección asistida por marcadores moleculares.

El estrés por calor en las plantas reduce la fotosíntesis a través de sus efectos sobre las reacciones fotoquímicas y bioquímicas, y en las membranas fotosintéticas (Wahid *et al.*, 2007); la estabilidad térmica de la enzima Rubisco activasa que representa un importante factor bioquímico que limita la capacidad de las plantas para fotosintetizar a altas temperaturas (Salvucci y Crafts-Brandner, 2004); además de la alteración en las relaciones hídricas de las hojas, la peroxidación lipídica a través de la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS); los cambios en las enzimas antioxidantes y el patrón alterado en la síntesis de los metabolitos primarios y secundarios (Wahid *et al.*, 2007). En trigo, el aumento en la temperatura en siembras tardías disminuyó significativamente el contenido relativo de agua de la hoja, el contenido de ácido ascórbico, y aumentó el contenido de H₂O₂ y la peroxidación lipídica (contenido de

malondialdehído) en todos los genotipos a los 8 y 23 días después de la antesis (Sairam *et al.*, 2000). En plántulas de trigo crecidas en tubos de ensayo, el contenido de clorofila y el índice de estabilidad de la membrana disminuyeron, mientras que el contenido de prolina aumentó en las plantas tratadas térmicamente, hubo un aumento significativo en la actividad de catalasa, guayacol peroxidasa y superóxido dismutasa bajo condiciones de estrés. (Gupta *et al.*, 2013).

2.5. Métodos de selección para resistencia a sequía y calor

La selección empírica ha permitido ganancias en el rendimiento de grano en ambientes secos, aunque la evidencia indica que estas ganancias han sido bajas y sólo hay pocos ejemplos en los que un conocimiento de la fisiología y la genética de caracteres putativos relacionados con la resistencia sequía ha logrado mejoramiento en el rendimiento; el éxito primero dependerá de identificar los caracteres más importantes para las regiones objetivo y esto dependerá de un fenotipado rápido y confiable el cual conduzca a: (i) la selección basada en caracteres que puedan ser inmediatamente transferibles al trabajo de selección y (ii) en desarrollar la capacidad de identificar genes o regiones genómicas importantes (loci de caracteres cuantitativos), que quizás puedan lograr una selección eficiente basada en marcadores moleculares; también debe considerarse la complejidad genética de la interacción genotipo x ambiente, y el costo de muestreo por línea para determinar el valor del fenotipado sobre el uso de los métodos de selección asistida por marcadores moleculares, así como examinar la importancia de los caracteres identificados en ambientes secos y analizar sí la selección molecular o la selección fenotípica puede ser la técnica más efectiva en los programas de mejoramiento genético que es donde se localiza el principal cuello de botella para la selección. También debe considerarse, sí la selección por estos caracteres debe hacerse en ambientes secos o ambientes donde no hay limitación de humedad; el desarrollo de líneas y poblaciones para la validación de los caracteres y para el desarrollo varietal también es importante; no se debe dejar de considerar que a pesar de los avances espectaculares en tecnologías moleculares, un fenotipado rápido y confiable siguen siendo el mayor cuello de botella para aumentar las ganancias en rendimiento en ambientes con limitaciones de humedad, y considerar que para la mayoría de los caracteres importantes en condiciones de sequía, la selección es generalmente conducida más efectivamente en ambientes favorables de humedad (Richards *et al.*, 2010).

Los recursos genéticos proveen una fuente invaluable de genes para el mejoramiento genético, sin embargo, la mayoría de las colecciones de germoplasma permanecen sin ser caracterizadas y su potencial para mejorar la adaptación al estrés no se ha cuantificado; no obstante, se ha observado que bajo sequía, los caracteres fisiológicos mejor asociados con el rendimiento de grano fueron la temperatura del dosel vegetal asociada con la extracción de agua y la discriminación isotópica de carbono asociada con la eficiencia transpiratoria y bajo condiciones de estrés por calor la conductancia estomática, contenido de clorofila en la hoja y la temperatura del dosel vegetal (asociada con la eficiencia en el uso de la radiación en este ambiente) estuvieron estrechamente asociados con el rendimiento de grano en trigo (Reynolds *et al.*, 2007).

Por otro lado, el mejoramiento genético en trigo tradicionalmente se ha enfocado al rendimiento de grano y resistencia genética a enfermedades. Este proceso ha permitido inconscientemente la acumulación de genes favorables para resistencia a sequía, cuando la selección se realiza en ambientes con estrés hídrico, por ej., la comparación histórica de un grupo de trigos liberados en diferentes décadas de mejoramiento genético en China, mostró que los trigos modernos e intermedios tuvieron estomas más sensitivos al déficit hídrico que los trigos antiguos, y que la disminución en la actividad fotosintética del centro de reacción en el fotosistema 2 (PS2) ayudó a evitar el daño por fotoinhibición en estos cultivares (Guan *et al.*, 2015).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Localidad

Se realizaron dos experimentos en tubos largos de PVC, uno en condiciones de invernadero y otro fuera del invernadero, en el área de resistencia a sequía del Colegio de Posgraduados en Montecillo, Texcoco, Estado de México (19° 21' N, 98° 55' O y 2240 msnm). El sitio se caracteriza por presentar un clima templado subhúmedo (C (w0/w'1)(w) b(e) g), con lluvias en verano, precipitación media anual de 635 mm de mayo a septiembre y temperatura media anual de 15 °C (García, 2004). El suelo utilizado fue franco-arenoso con alto contenido de arena (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características físicas del suelo utilizado en el experimento.

T	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	DA (T m ⁻³)	CC (%)	PMP (%)
Franco-arenoso	62.9	27.3	9.8	1.12	41.6	28.2

T=Textura; DA=Densidad aparente; CC=Capacidad de campo; PMP=Porcentaje de marchitamiento permanente; T, DA, CC y PMP se determinaron con el método del hidrómetro de Bouyoucos, de la probeta, olla de presión equivalente a 0.1 kPa y membrana de presión equivalente a 15 kPa, respectivamente. Laboratorio Central Universitario, Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.

3.2. Material genético

Se utilizaron siete variedades comerciales de cebada con diferente origen genético; O'Connor de dos hileras proveniente del sureste de Australia y las otras seis variedades fueron liberadas por el INIFAP, México; también se incluyeron ocho líneas avanzadas obtenidas en el Programa de Mejoramiento Genético en Agrosistemas de Temporal (PROMEGAT), Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, México (Cuadro 2). Adicionalmente, se incluyeron 13 variedades de trigos antiguos y modernos, liberados en México y otros países en diferentes eras de mejoramiento genético; una línea del PROMEGAT, una línea experimental de ICARDA, Siria (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas), dos líneas avanzadas del Instituto de Ciencias Agrícolas, Universidad de Guanajuato, Gto., México y un criollo 'venturero' de Oaxaca, México (Cuadro 2).

3.3. Diseño experimental, tratamientos de humedad edáfica y temperatura del ambiente

Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar en arreglo factorial con dos tratamientos de temperatura del aire (fuera del invernadero e invernadero), dos tratamientos de humedad edáfica (riego y sequía) y 33 genotipos de cebada y trigo, con dos repeticiones. La unidad experimental consistió de un tubo de PVC de 1 m de alto por 4" de diámetro, con una planta individual, en una bolsa cilíndrica de plástico de las mismas dimensiones, llena con suelo esterilizado. La siembra se realizó el 13 de junio de 2016 en suelo a CC, al utilizar semillas del mismo peso (35 mg) para los genotipos de trigo y 38 mg (35 mg de peso del grano + 3 mg de las glumas) para las variedades de cebada; se aplicó la dosis de fertilización 80-40-00 a los 23 días después de la siembra (dds).

Cuadro 2. Germoplasma utilizado para el experimento.

No. de variedad	Genealogía	Origen	DA	AP (cm)	RG (g m ⁻²)
Variedades comerciales de cebada					
1	O'Connor (2 hileras) [£]	Depto. de Agricultura, Nueva Gales del Sur, Australia	73	66	210
2	Centinela (6 hileras)	INIFAP, México	-	-	-
Líneas F₆ de cebada, Colegio de Postgraduados, México					
3	Centinela x Cerro Prieto CPRSC-1-8M-3MR-3M-OMR (6 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	73	85	460
4	Centinela x Cerro Prieto CPRSC-1-9M-1MR-5M-OMR (6 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	75	79	500
5	Centinela x Cerro Prieto CPRSC-1-15M-4MR-1M-OMR (6 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	75	76	470
6	Esperanza x Cerro Prieto CPRSC-5-13M-1MR-2M-OMR (6 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	73	91	310
7	Esperanza x O'Connor CPRSC-6-2M-1MR-2M-OMR (2 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	73	104	700
8	Esperanza x O'Connor CPRSC-6-4M-2MR-3M-OMR (2 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	-	-	-
9	Esperanza x O'Connor CPRSC-6-8T-1MS-1T-OMS (2 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	73	107	310
10	Esperanza x O'Connor CPRSC-6-8T-2MS-1T-OMS (2 hileras) [£]	PROMEGAT, COLPOS, México	73	97	440
Trigos antiguos y modernos mexicanos					
11	Gabo [£]	Australia	68	124	324
12	Marroquí [£]	Marruecos	61	125	323
13	Lerma 52 [£]	México	67	122	166
14	Yaqui 50 [£]	México	52	113	387
15	Nainari 60 [£]	México	70	106	392
16	Bajío 67 [£]	México	52	76	289
17	Jupateco F-73 [£]	México	65	90	213
18	Salamanca S-75 [£]	México	57	90	379
19	Yecora Rojo [£]	México	56	74	177
20	Romoga F-96 [£]	México	66	92	368
21	Tlaxcala F-2000 [£]	México	60	96	344
22	Summit [£]	EE.UU.	68	75	349
23	Blanca Grande [£]	EE.UU.	56	88	263
24	Temporalera M-87/Col.1718 CPRST-13 13T(F3)	PROMEGAT, COLPOS, México	-	-	-
25	V-84021//bol'S'/Pvn 'S' ICW92-00-73-0AP-0L-AP	ICARDA, Siria	-	-	-
26	(Dialog/Temp)/(Kurg/Meteor) 31/2-9511-ICA-31-OMR (Resistencia multigénica)	ICA, Universidad de Guanajuato y Rusia	-	-	-
27	Druzhina/Satélite//Kurg/Meteor 47/2-9511-ICA-21-OMR (Fuente de resistencia a sequía)	ICA, Universidad de Guanajuato y Rusia	-	-	-
28	“Criollo Venturero” ^π	Oaxaca, México	105	89	88
Variedades comerciales de cebada, INIFAP, México					
29	Adabella ^μ	INIFAP, México	72	75	415
30	Alina ^μ	INIFAP, México	68	100	710
31	Armida ^μ	INIFAP, México	71	97	590
32	Esmeralda ^μ	INIFAP, México	73	86	310
33	Esperanza ^μ	INIFAP, México	73	61	250

DA=Días a antesis; AP=Altura de planta; RG=Rendimiento de grano; Datos de DA, AP y RG obtenidos de [£]López-Castañeda (2011); [£]ciclo Montecillo-Verano-2010 (López-Castañeda, 2012); ^πMiranda-Domínguez et al. (2016); ^μSolano et al. (2009), ^μZamora et al. (2008) y ^μZamora et al. (2010), respectivamente.

Los tratamientos de temperatura se aplicaron al conducir las plantas de uno de los experimentos fuera del invernadero desde la siembra hasta la madurez fisiológica; las plantas del otro experimento se mantuvieron fuera del invernadero desde la siembra hasta el inicio de la floración o antesis (55 dds), fecha en la que se transfirieron a un invernadero, donde se mantuvieron hasta la madurez fisiológica. Los tratamientos de humedad del suelo consistieron aplicar riego desde la siembra hasta la madurez fisiológica (riego) y la suspensión de la aplicación de agua desde los 31 dds hasta la madurez fisiológica (sequía). Se hicieron aplicaciones de Dimetoato 400 g de i.a./L a una dosis de 1 L ha⁻¹ a los 37 y 81 dds para el control *Metopolophium dirhodum* Walker.

3.4. Variables medidas

Grados día de crecimiento (GDC, °Cd); el número de grados día (°Cd) se calculó como la sumatoria de la temperatura media acumulada diariamente de la siembra a la antesis y madurez fisiológica de la forma siguiente:

$$GDC = \sum_i^n \left(\frac{T_{m\acute{a}x} + T_{m\acute{i}n}}{2} \right)_i - T_b \quad (1)$$

Donde, T_{máx} es la temperatura (°C) máxima diaria y T_{mín} es la temperatura (°C) mínima diaria y T_b es la temperatura base con un valor de 0 °C, para cebada y trigo (López-Castañeda *et al.*, 1996).

Antesis (A, °Cd); se determinó cuando la espiga del tallo principal de la planta mostró anteras en dehiscencia fuera de las glumas en las espiguillas de la espiga en las variedades de trigo y anteras en dehiscencia dentro de las glumas de las espiguillas en cebada, que en la mayoría de los casos ocurrió con la espiga o parte de la espiga envuelta en la vaina de la hoja bandera.

Madurez fisiológica (MF, °Cd); se determinó cuando el 80 % de los órganos aéreos presentes en la planta adquirieron un color paja característico del genotipo.

Altura de planta (AP, cm); se midió desde la base del tallo principal hasta la última espiguilla en la espiga de cada planta.

Peso seco de la parte aérea (PSPA, g PI⁻¹); cuando las plantas alcanzaron la madurez fisiológica, se procedió a cortarlas al ras del suelo incluyendo la corona y colocarlas en bolsas de

papel, para llevarlas a secado en una estufa con circulación de aire forzado (RIOSSA, modelo HS82) a una temperatura de 70 °C durante 48 h.

Número de espigas por planta (E PI⁻¹); se contó el número de espigas presentes en la planta después de la madurez fisiológica.

Número de granos por planta (G PI⁻¹); se contó después de desgranar todas las espigas cosechadas en las plantas.

Rendimiento de grano (RG, g PI⁻¹); se obtuvo al pesar el número de granos/planta.

Índice de cosecha (IC); se calculó al dividir el rendimiento de grano/planta entre el peso seco de la parte aérea (IC=RG/PSPA).

Longitud de la raíz más larga (LRML, cm); una vez cosechada la parte aérea de las plantas, se procedió a sacar las bolsas de plástico de los tubos de PVC y se midió la longitud de la raíz visible más larga en cada bolsa con una regla de plástico graduada en cm.

Peso seco total de raíces (PSTR, g PI⁻¹); se separaron las raíces del suelo con la ayuda de unas pinzas de disección y una criba metálica de 1.5 x 2 mm de apertura en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80 y 80-100 cm en el perfil de suelo; las raíces se colocaron en sobres de papel y se llevaron a la estufa durante 48 h a una temperatura de 70 °C, para obtener el peso seco en cada estrato del suelo con una balanza electrónica de precisión marca Sartorius, modelo GMBH tipo 1601AMP8-1; el peso seco total se obtuvo al sumar el peso seco en los cinco estratos del suelo.

Biomasa total (BMT, g PI⁻¹); se obtuvo al sumar el peso seco de la parte aérea y el peso total de raíces (BMT=PSPA+PSTR).

Índice de cosecha modificado (ICr); se calculó al dividir el rendimiento de grano entre la biomasa total, incluyendo raíces (ICr=RG/BMT).

Cociente raíz/parte aérea (CRPA); se calculó al dividir el peso seco total de raíces entre el peso seco de la parte aérea (CRPA=PSTR/PSPA).

3.5. Contenido y manejo de humedad en el suelo

Una vez que las bolsas de plástico se llenaron con tierra en cada tubo de PVC, se procedió a agregar agua hasta que se alcanzó el punto de saturación; los tubos se pesaron 16 h después, para determinar el peso inicial del tubo a capacidad de campo (PICC), una vez que cesó el escurrimiento del exceso de agua en los tubos. El contenido de humedad edáfica se monitoreó mediante el método gravimétrico semanalmente entre la siembra y la etapa de floración, utilizando una balanza electrónica marca Tecno cor, modelo AC 100, serie 001730 con precisión de 5 g; posteriormente la aplicación de agua se hizo con menor frecuencia durante el periodo de llenado del grano.

3.6. Datos de temperatura

La temperatura mínima y máxima del aire se registró tanto fuera como dentro del invernadero, con dos registradores electrónicos de datos (Datalogger) Modelo U12, marca HOBO, programados a intervalos de 15 min y colocados a una altura de 1.8 m sobre nivel del piso. La temperatura promedio día (máxima)/noche (mínima) en el experimento conducido fuera del invernadero de la siembra a la madurez fisiológica fue 36.4/10.1 °C y en el experimento conducido en condiciones de invernadero fue 36.7/11.3 °C entre la siembra y la antesis (55 dds) y 42.2/9.5 °C entre la antesis y la madurez fisiológica.

3.7. Análisis estadístico

El análisis de varianza se calculó, al utilizar el programa SAS versión 9.1 para Windows (SAS, 2009), bajo el modelo estadístico: $Y_{ijkl} = \mu + A_i + B_j + AB_{ij} + C_k + AC_{ik} + BC_{jk} + ABC_{ijk} + E_{ijkl}$, donde μ es la media general, i representa los niveles del ambiente (A), j los niveles de humedad edáfica (B), k los genotipos de cebada y trigo, y l las repeticiones de cada combinación; Y_{ijkl} es la variable de respuesta en la repetición l del nivel i de A, nivel j de B y nivel k del factor C. La comparación de medias se hizo al utilizar la diferencia mínima significativa (DMS, $P \leq 0.05$).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Contenido de humedad en el suelo y temperatura del aire

El contenido hídrico del suelo en riego fuera del invernadero y en condiciones de invernadero se mantuvo cerca de CC, sin que las plantas experimentaran estrés hídrico desde la siembra hasta la

madurez fisiológica, mientras en sequía la aplicación de riego se suspendió a los 31 dds y el contenido hídrico edáfico fue disminuyendo durante el ciclo biológico de las plantas, manteniendo un nivel por debajo del PMP durante las etapas de espigamiento, antesis, llenado del grano y madurez fisiológica, causando un severo déficit hídrico terminal en las plantas (Figura 1).

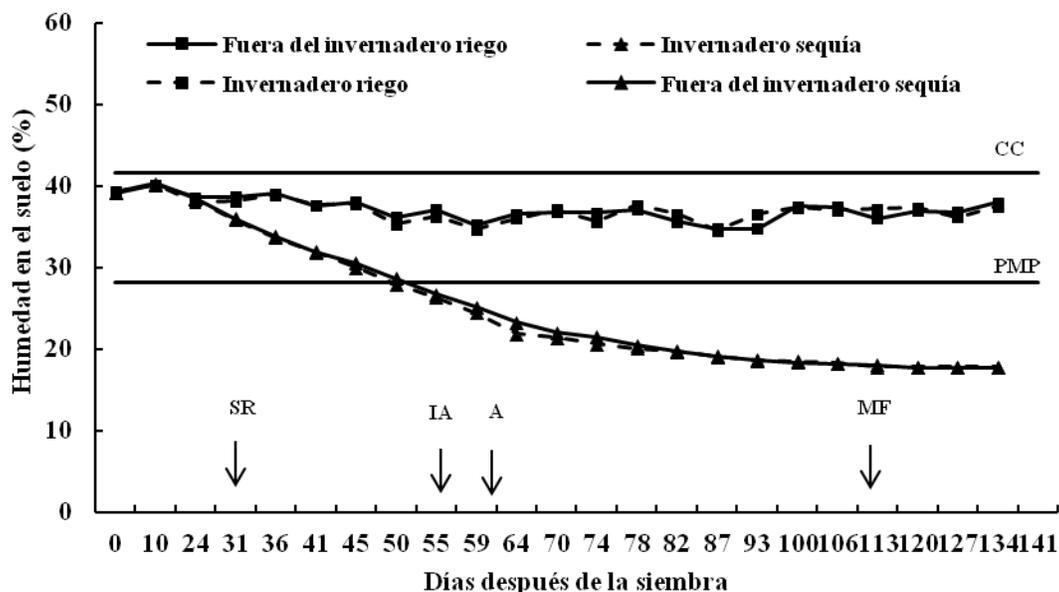


Figura 1. Contenido de humedad edáfica fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía. Ciclo verano-otoño 2016. Montecillo, Texcoco, Estado de México. CC= Capacidad de campo; PMP=Porcentaje de marchitez permanente; SR=Suspensión de riego; A=Antesis; MF=Madurez fisiológica.

Las temperaturas máxima y mínima del aire fuera del invernadero y en condiciones de invernadero fueron similares durante el ciclo biológico de las plantas, excepto, la temperatura máxima en condiciones de invernadero (42.2 °C) que fue más alta que fuera del invernadero (36.4 °C), desde el inicio de la antesis (55 dds), etapa en la que las plantas fueron transferidas al invernadero hasta la madurez fisiológica (Figura 2). La alta temperatura máxima promedio durante el experimento en condiciones de invernadero (42.2 °C) y fuera del invernadero (36.4 °C) fue superior a aquella considerada como temperatura máxima (30-32 °C) a la que el crecimiento de las plantas empieza a disminuir rápidamente (Vincent, 1989).

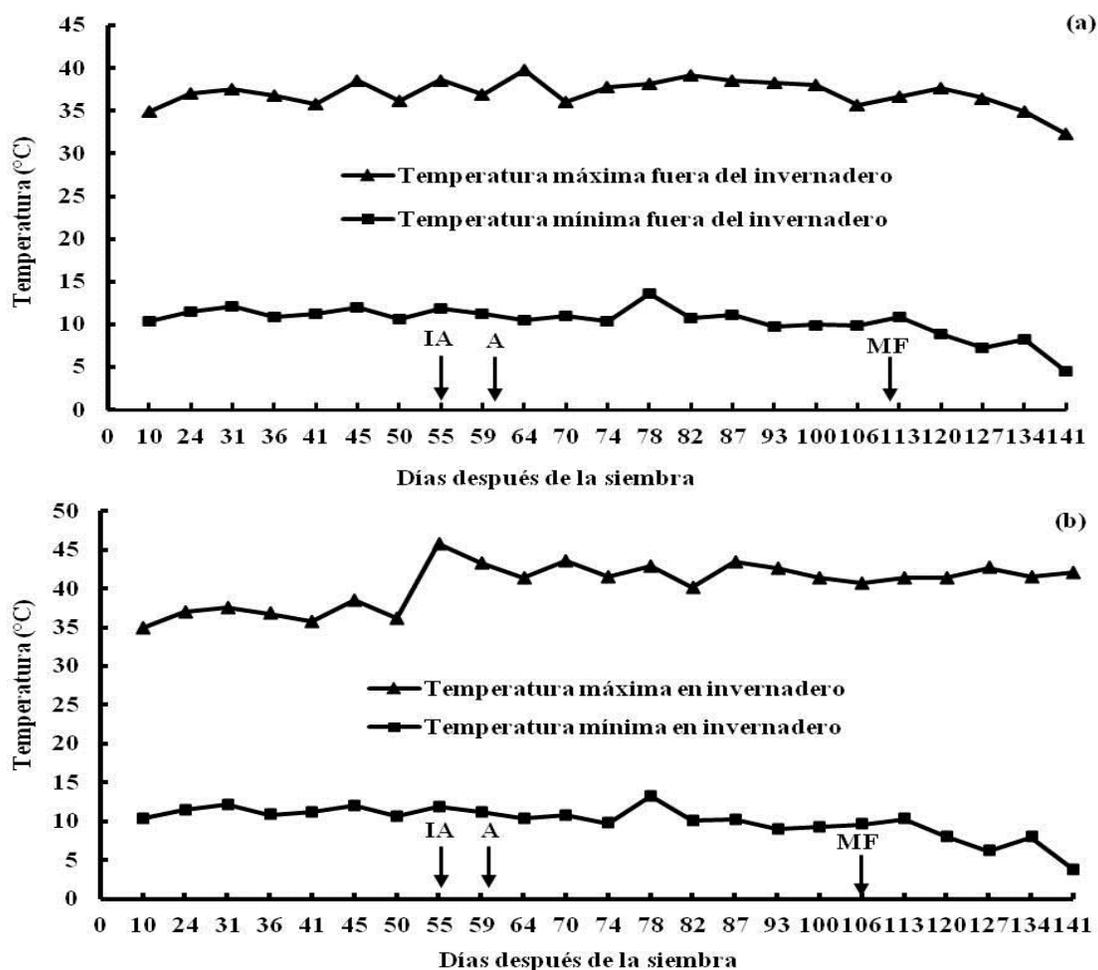


Figura 2. Temperatura máxima y mínima del aire promedio semanal fuera del invernadero (a) y en condiciones de invernadero (b). Ciclo verano-otoño, 2016. Montecillo, Texcoco, Estado de México. IA=Inicio de la antesis; A=Antesis y MF=Madurez fisiológica.

4.2. Análisis estadístico

Los genotipos de cebada y trigo mostraron distintas respuestas a los tratamientos de temperatura del aire y niveles de humedad en el suelo; se observaron diferencias ($P \leq 0.01$) entre ambientes (fuera del invernadero e invernadero) para el rendimiento de grano, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta, y diferencias no significativas para el peso seco de la parte aérea y biomasa total (Cuadro 1A). La humedad del suelo (riego y sequía) tuvo efecto ($P \leq 0.01$) en el rendimiento de grano y todos sus componentes y altura de planta (Cuadro 1A). La combinación de los tratamientos de temperatura y de humedad

del suelo (interacción temperatura * nivel de humedad del suelo) tuvo efecto ($P \leq 0.01$) en el número de espigas planta⁻¹ y la altura de planta; diferencias ($P \leq 0.05$) para el rendimiento de grano, y diferencias no significativas para peso seco de la parte aérea, biomasa total, índice de cosecha, índice de cosecha modificado y granos planta⁻¹ (Cuadro 1A). Los genotipos de cebada y trigo en promedio de los tratamientos de temperatura y humedad del suelo mostraron diferencias ($P \leq 0.01$), para el rendimiento de grano y todos sus componentes, y altura de planta (Cuadro 1A). La combinación de los tratamientos de temperatura con el genotipo afectó ($P \leq 0.01$) al rendimiento de grano, índice de cosecha, índice de cosecha modificado y granos planta⁻¹, y ($P \leq 0.05$) a la biomasa total, espigas planta⁻¹ y altura de planta, y no afectó significativamente al peso seco de la parte aérea (Cuadro 1A). Los niveles de humedad en combinación con los diferentes genotipos (interacción niveles de humedad * genotipo) tuvieron efecto ($P \leq 0.01$) en el rendimiento de grano, peso seco de la parte aérea, biomasa total, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta (Cuadro 1A). El efecto combinado de los tratamientos de temperatura, los niveles de humedad y el genotipo (interacción temperatura * nivel de humedad del suelo * genotipo) fue significativo ($P \leq 0.01$) para rendimiento de grano, índice de cosecha, espigas planta⁻¹ y granos planta⁻¹; significativo ($P \leq 0.05$) para biomasa total e índice de cosecha modificado, y no significativo para peso seco de la parte aérea y altura de planta (Cuadro 1A). El rango de variación genética del rendimiento de grano, peso seco de la parte aérea, biomasa total, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta fue 15.8, 9.3, 9.4, 4.8, 5.1, 4.8, 13.2 y 1.7, con coeficientes de variación que fueron de 9.5 para altura de planta a 40.5 para espigas por planta (Cuadro 1A).

La temperatura del aire afectó significativamente la fenología de la planta; el análisis de varianza detectó diferencias ($P \leq 0.01$) entre tratamientos de temperatura para la madurez fisiológica y diferencias ($P \leq 0.05$) para la antesis (Cuadro 2A). El contenido hídrico edáfico tuvo efecto ($P \leq 0.01$) en grados día de crecimiento (GDC) para la madurez fisiológica únicamente (Cuadro 2A). Los genotipos de cebada y trigo en promedio de los tratamientos de temperatura del aire y niveles de humedad del suelo mostraron un efecto significativo en GDC a antesis y madurez fisiológica (Cuadro 2A). La combinación de los tratamientos de temperatura con el genotipo (interacción temperatura * genotipo) afectó ($P \leq 0.01$) sólo a la madurez fisiológica (Cuadro 2A). El efecto combinado de los niveles de humedad y el genotipo (interacción nivel de

humedad edáfica * genotipo) fue significativo ($P \leq 0.05$) sólo para la madurez fisiológica (Cuadro 2A). La combinación de los tratamientos de temperatura, niveles de humedad y genotipo (interacción temperatura * nivel de humedad del suelo * genotipo) afectó ($P \leq 0.01$) a la antesis y no tuvo efecto significativo en la madurez fisiológica (Cuadro 2A). El rango de variación genética de la duración en GDC a antesis y madurez fisiológica fue 1.8 y 1.4, con coeficientes de variación de 10.2 y 9.6 respectivamente (Cuadro 2A).

Los tratamientos de temperatura del aire (fuera del invernadero e invernadero) no tuvieron efecto significativo en ninguna de las características de las raíces determinadas en las plantas (Cuadro 3A). El contenido de humedad en el suelo (riego y sequía) afectó ($P \leq 0.01$) al peso seco total de raíces, longitud de raíz más larga, cociente raíz/parte aérea, y peso seco de raíces en los estratos 20-40, 40-60, 60-80 y 80-100 cm y no tuvo efecto significativo en el peso seco de raíces en el estrato de 0-20 cm (Cuadro 3A). La combinación de los tratamientos de temperatura y nivel de humedad del suelo (interacción temperatura * nivel de humedad edáfica) afectó ($P \leq 0.01$) al peso seco de raíces en el estrato de 80-100 cm, y ($P \leq 0.05$) al peso seco de raíces en los estratos de 40-60 y 60-80 cm, y no significativamente al peso seco total de raíces, longitud de raíz más larga, cociente raíz/parte aérea y peso seco de raíces en los estratos 0-20 y 20-40 cm (Cuadro 3A). Los genotipos de cebada y trigo en promedio de los tratamientos de temperatura y niveles de humedad edáfica mostraron diferencias ($P \leq 0.01$) para el peso seco total de raíces y todas las demás características determinadas en las plantas (Cuadro 3A). La combinación de los tratamientos de temperatura y genotipo (interacción temperatura * genotipo) afectó ($P \leq 0.01$) al peso seco total de raíces, cociente raíz/parte aérea, peso seco de raíces en los estratos de 20-40 y 40-60 cm, y no significativamente a la longitud de raíz más larga, peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 60-80 y 80-100 cm (Cuadro 3A). La combinación del nivel de humedad del suelo y los genotipos (interacción nivel de humedad del suelo x genotipo) tuvo efecto ($P \leq 0.01$) en el peso seco total de raíces y todos los demás caracteres medidos en las plantas (Cuadro 3A). El efecto de la combinación de los tratamientos de temperatura, nivel de humedad edáfica y los genotipos (interacción temperatura x nivel de humedad edáfica x genotipo) fue significativo ($P \leq 0.01$) para el peso seco total de raíces, cociente raíz/parte aérea y peso seco de raíces en el estrato de 20-40 cm, y significativo ($P \leq 0.05$) para el peso seco de raíces en los estratos de 40-60 y 60-80 cm (Cuadro 3A). El rango de variación genética del peso seco total de raíces, longitud de raíz más larga, cociente raíz/parte aérea y peso seco de raíces en los estratos 0-20, 20-40, 40-60,

60-80, 80-100 cm fue 23.4, 1.4, 7.6, 17.3, 27, 38, 44 y 150, con coeficientes de variación que fueron de 12.7 para longitud de raíz más larga y 156 para peso seco de raíces en el estrato 80-100 cm (Cuadro 3A).

4.3. Rendimiento de grano y sus componentes

4.3.1. Efecto de la temperatura

La alta temperatura registrada en condiciones de invernadero disminuyó 16, 8, 8, 17, 10 y 7 % el rendimiento de grano, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta con respecto al tratamiento fuera del invernadero; el peso seco de la parte aérea y biomasa total fueron similares entre los tratamientos de temperatura del aire (Cuadro 3). Ferris *et al.* (1998) determinaron que las altas temperaturas en condiciones de invernadero disminuyeron el peso del grano y el número de granos por espiga en trigo y el rendimiento por planta, altura de planta y peso del grano en cebada en condiciones de campo (Abou-Elwafa y Amein, 2016). Las altas temperaturas cerca de la antesis pueden reducir el número de granos por espiga y la subsecuente tasa de incremento en el índice de cosecha, resultando en menores rendimientos de grano en trigo de invierno (Wheeler *et al.*, 1996).

4.3.2. Efecto de la humedad del suelo

El déficit hídrico del suelo disminuyó el rendimiento de grano, peso seco de la parte aérea, biomasa total, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta en 80, 71, 68, 36, 41, 65, 74 y 25 %, respectivamente (Cuadro 3). El efecto de la sequía en la planta depende de la duración e intensidad del estrés hídrico, el genotipo y la etapa fenológica en la que ocurre el estrés hídrico; p. ej., la sequía terminal en cebada en condiciones de campo disminuyó 20, 11 y 16 % el rendimiento, la biomasa aérea y el número de granos m⁻² (López-Castañeda, 2011), mientras en trigo las deficiencias hídricas edáficas durante la antesis y el llenado de grano redujeron 55, 49, 13, 21, 46, 33 y 16 % el rendimiento de grano, biomasa aérea, índice de cosecha, número de espigas m⁻², granos m⁻² y granos espiga⁻¹, y el peso de doscientos granos (López-Castañeda, 2013).

4.3.3. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo

El rendimiento de grano, el número de granos planta⁻¹ y el número de espigas planta⁻¹, y altura de planta fueron 79, 15 y 83 %, 66, 19 y 69 %, 73, 9 y 77 %, y 20.8, 7.9 y 21.6 cm más altos en riego fuera del invernadero que en sequía fuera del invernadero y riego y sequía dentro

del invernadero, respectivamente (Cuadro 3). El peso seco de la parte aérea, biomasa total, índice de cosecha e índice de cosecha modificado en riego fuera del invernadero y en riego en condiciones de invernadero fueron similares entre sí, y más altos que en sequía fuera del invernadero y en condiciones de invernadero (Cuadro 3). El rendimiento de grano y sus componentes espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta fueron más altos en riego fuera del invernadero que en riego en condiciones de invernadero, y el índice de cosecha e índice cosecha modificado fuera del invernadero en sequía fueron más altos que en sequía en condiciones de invernadero (Cuadro 3). La mayor reducción en el rendimiento de grano y el número de espigas puede deberse a que la disminución del contenido hídrico edáfico y la predominancia de temperaturas de alrededor de 36 °C fuera del invernadero (antes de la transferencia de las plantas a condiciones de invernadero) durante la fase vegetativa (antes del inicio del espigamiento y antesis) coincidió con la etapa de macollamiento, reduciendo la producción de macollos y el potencial número de espigas por planta; Shah y Paulsen (2003) observaron que la sequía en combinación con temperaturas día/noche de 15/10, 25/20 y 35/30 °C en trigo bajo condiciones controladas disminuyó la fotosíntesis, conductancia estomática, área foliar verde, número de tallos, peso del grano y contenido de azúcares solubles del grano, concluyendo que la interacción entre los dos estreses ambientales fue pronunciada y en consecuencia la sequía fue más severa para todos parámetros fisiológicos a altas que a bajas temperaturas, y que la interacción sinérgica indicó que la productividad de trigo se reduce más considerablemente que por cualquiera de los estreses en forma individual y que mucho del efecto se expresa en los procesos fotosintéticos.

Cuadro 3. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta (E P⁻¹), número de granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo en dos tratamientos de temperatura del aire, dos tratamientos de humedad del suelo e

**interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016,
Montecillo, Texcoco, Estado de México.**

	RG (g Pl ⁻¹)	PSPA (g Pl ⁻¹)	BMT (g Pl ⁻¹)	IC	ICr	E P ⁻¹	G P ⁻¹	AP (cm)
Temperatura								
Fuera del invernadero	6.4	14.7	15.4	0.39	0.37	7.1	149.1	62.7
Invernadero	5.4	14.0	14.7	0.36	0.34	5.9	133.9	58.4
DMS (P≤0.05)	0.5	1.1	1.1	0.02	0.02	0.6	11.6	1.4
Humedad del suelo								
Riego	9.8	22.3	22.8	0.45	0.44	9.6	225.2	69.2
Sequía	2.0	6.4	7.2	0.29	0.26	3.4	57.9	51.9
DMS (P≤0.05)	0.5	1.1	1.1	0.02	0.02	0.6	11.6	1.4
Fuera del invernadero								
Riego	10.6	23.0	23.6	0.46	0.45	10.6	235.5	73.1
Sequía	2.2	6.3	7.1	0.31	0.28	3.6	62.8	52.3
DMS (P≤0.05) ^a	1.1	2.4	2.4	0.03	0.03	1.5	23.1	2.6
Invernadero								
Riego	9.0	21.6	22.1	0.44	0.44	8.6	214.9	65.2
Sequía	1.8	6.4	7.3	0.27	0.25	3.3	53.0	51.5
DMS (P≤0.05) ^b	1.0	2.5	2.5	0.03	0.03	1.2	22.3	2.7
DMS (P≤0.05) ^c	0.8	1.6	1.6	0.02	0.02	0.9	16.4	1.9

DMS^a= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero; DMS^b= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero; DMS^c= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero con las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero.

4.3.4. Efecto del genotipo

La variabilidad genética para el rendimiento de grano y sus componentes en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo en riego y sequía, y los tratamientos de temperatura fuera del invernadero e invernadero fue substancial (Cuadro 4). Los genotipos de cebada identificados con los números de variedad 6 (Esperanza x Cerro Prieto, seis hileras), 3 (Centinela x Cerro Prieto, seis hileras) y 33 (Esperanza, seis hileras) mostraron mayor rendimiento de grano que todos los demás genotipos de cebada y trigo; la línea 6, además de alto rendimiento de grano,

mostró alto peso seco de la parte aérea, biomasa total y granos planta⁻¹; la variedad 33 tuvo alto índice de cosecha e índice de cosecha modificado (Cuadro 4). El buen comportamiento agronómico de la cebada y el trigo bajo condiciones de sequía y calor también se ha observado en otros trabajos de investigación; los genotipos de cebada Zernograd.770 y Nutans, y de trigo Línea 4 exhibieron mejor comportamiento en la producción de biomasa aérea, espigas m⁻² y altura de planta que los genotipos de cebada Sokol y Ratnik, y de trigo Saratov.70 en siembras tardías de trigo en el ciclo de primavera-verano en Astrakhan, sureste de Rusia (Hossain *et al.*, 2012). También, las líneas de alto rendimiento de trigo seleccionadas bajo condiciones de sequía terminal en campo mostraron mayor biomasa aérea, índice de cosecha, número de granos m⁻², espigas m⁻² y granos espiga⁻¹, y peso de doscientos granos que las líneas seleccionadas por su bajo rendimiento de grano bajo condiciones de déficit hídrico (López-Castañeda, 2013).

Cuadro 4. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta (E P⁻¹), número de granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo en riego y

sequía fuera del invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipo	RG (g PI ⁻¹)	PSPA (g PI ⁻¹)	BMT (g PI ⁻¹)	IC	ICr	E P ⁻¹	G P ⁻¹	AP cm
6	11.2	29.7	30.8	0.35	0.33	9.0	290.5	69.0
3	10.6	22.7	24.4	0.39	0.36	4.9	210.3	57.0
33	9.3	19.7	20.6	0.47	0.44	6.6	229.4	53.8
5	8.7	24.2	26.5	0.29	0.27	7.4	178.9	52.4
31	8.6	16.0	16.8	0.52	0.49	5.6	209.3	55.8
32	8.6	19.0	19.6	0.45	0.43	6.3	218.3	57.6
4	8.3	19.9	21.5	0.34	0.32	4.9	171.9	56.8
22	8.2	16.5	17.3	0.44	0.41	6.5	241.6	57.3
8	8.1	21.9	23.1	0.38	0.35	12.1	160.4	71.4
1	7.6	14.6	15.1	0.52	0.50	12.0	165.0	53.3
9	7.4	19.7	20.9	0.34	0.32	11.5	169.8	59.0
24	7.2	14.7	15.1	0.46	0.45	5.5	153.8	79.5
7	7.2	30.0	31.3	0.18	0.18	16.8	152.0	66.5
29	6.8	14.6	15.3	0.42	0.40	5.1	156.0	58.5
30	6.8	12.9	13.4	0.52	0.49	4.1	165.4	55.6
10	6.5	16.2	17.1	0.34	0.32	9.5	151.4	59.9
20	6.3	13.6	14.1	0.40	0.38	8.0	199.1	66.8
2	6.3	20.2	21.4	0.23	0.22	5.9	138.9	61.0
25	5.5	11.3	11.6	0.47	0.46	4.1	123.0	61.3
18	5.1	9.3	9.5	0.53	0.50	4.0	106.0	62.8
23	5.0	9.1	9.3	0.52	0.51	5.3	136.6	57.5
17	4.5	9.6	9.9	0.40	0.39	4.8	119.2	63.8
13	4.3	9.6	9.9	0.40	0.39	4.8	123.8	76.5
15	4.0	10.7	11.1	0.27	0.26	5.5	100.5	57.1
21	3.7	9.1	9.3	0.32	0.31	5.9	89.5	65.0
27	3.5	7.0	7.1	0.47	0.46	4.0	80.9	62.1
16	3.3	7.4	7.6	0.40	0.39	5.4	103.8	60.6
19	3.0	6.2	6.3	0.45	0.44	4.8	82.9	48.4
12	2.7	6.9	7.1	0.32	0.31	5.4	60.9	67.5
28	2.5	15.4	16.6	0.11	0.10	6.5	78.5	66.5
11	2.0	8.5	8.9	0.15	0.14	4.3	50.8	54.7
26	1.2	3.6	3.7	0.26	0.26	3.5	30.0	56.8
14	0.7	3.2	3.3	0.17	0.17	5.5	22.0	46.5
Media general	5.9	14.3	15.0	0.37	0.35	6.5	141.5	60.5
DMS (P≤0.05)	2.2	4.5	4.7	0.07	0.07	2.6	47.1	5.7

4.3.5. Efecto de la interacción temperatura x genotipo

Los genotipos de cebada identificados con los números de variedad 6 (Esperanza x Cerro Prieto), 33 (Esperanza), 3 (Centinela x Cerro Prieto), 31 (Armida) y el genotipo 22 (Summit) de

trigo, presentaron mayor estabilidad en rendimiento de grano, mostrando el más alto rendimiento de grano fuera del invernadero y en condiciones de invernadero; adicionalmente, la línea 6 tuvo alto peso seco de la parte aérea, biomasa total y número de granos planta⁻¹, y las variedades 31 y 33 exhibieron mayor índice de cosecha e índice de cosecha modificado que los demás genotipos. También, se observó que las líneas 6 y 3 mostraron mayor rendimiento de grano, peso seco de la parte aérea, biomasa total, número de espigas planta⁻¹ y número de granos planta⁻¹ en condiciones de invernadero que fuera del invernadero, excepto número de espigas por planta⁻¹ para la línea 3; la variedad 33 disminuyó su rendimiento de grano, índices de cosecha, número de granos planta⁻¹ y altura de planta, pero aumentó el peso seco de la parte aérea, biomasa total y número de espigas planta⁻¹ en condiciones de invernadero, y la variedad 31 disminuyó su rendimiento de grano, peso seco de la parte aérea, biomasa total e índices de cosecha y número de granos planta⁻¹, pero aumentó su número de espigas planta⁻¹ y altura de planta en condiciones de invernadero (Cuadro 5). Los procesos de crecimiento de la planta, tales como la fotosíntesis, son procesos fuertemente afectados por la temperatura; en la mayoría de las plantas, cambios en la tasa fotosintética en respuesta a la temperatura son reversibles en un rango considerable (comúnmente de 10 a 35 °C), pero la exposición a temperaturas por debajo o por arriba de este rango pueden causar daño irreversible por la ruptura de la integridad del sistema (Berry y Björman, 1980). Un estudio realizado con tres diferentes genotipos de trigo sometidos a tratamientos de temperatura (día/noche) de 18/13 y 25/20 °C) determinó que en todos los genotipos, el efecto del calor fue mayor cuando las plantas crecieron a temperaturas de 18/13 °C que cuando crecieron a regímenes térmicos de 25/20 °C; especialmente, el peso del grano disminuyó mientras la proteína y la fracción proteica del macropolímero de glutenina, la cantidad del macropolímero de glutenina así como el tamaño de partícula se incrementaron significativamente; los resultados obtenidos mostraron que las diferencias genéticas en estabilidad de calidad y rendimiento en trigo bajo condiciones de estrés por calor pueden ser inducidas por un tratamiento corto de shock por calor durante la etapa de llenado del grano y pueden ser distintas entre diferentes genotipos de trigo sometidos a estrés por calor (Spiertz *et al.*, 2006). En cebada se observó que tratamientos de 5 °C de aumento en la temperatura de la espiga por 6 h/día durante 20 días o dos periodos de 10 días cada uno entre los nueve y 19 días después de la antesis o de los 20 a 29 días después de la antesis, iniciando nueve días después de la antesis, disminuyeron significativamente el peso del grano; las variedades modernas (Q.Pampa y Q.Ayelén) fueron más sensitivas al estrés por calor

que las variedades antiguas (Heda y Unión) (Passarella *et al.*, 2005). Las variedades de trigo CM9-6Y, CM9-4Y y Krichauff fueron más tolerantes a temperaturas altas que la variedad Janz, al reducir menos su rendimiento de grano y mostrar una más lenta tasa de senescencia después de la exposición a calor y una mayor duración el periodo post-espigamiento en condiciones de exposición a temperaturas de alrededor de 35 °C durante un día en la etapa de anteras verdes y al inicio del establecimiento del grano 7-10 días después de la antesis (Talukder *et al.*, 2014).

Cuadro 5. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta (E P⁻¹), número de granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	RG (g P ⁻¹)		PSPA (g P ⁻¹)		BMT (g P ⁻¹)		IC		ICr		E P ⁻¹		G P ⁻¹		AP (cm)	
	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I
5	11.3	6.2	22.7	25.8	24.2	28.8	0.43	0.15	0.40	0.14	6.3	8.5	217.5	140.3	59.3	45.5
6	10.9	11.5	25.6	33.7	26.6	35.0	0.40	0.29	0.38	0.27	7.0	11.0	263.5	317.5	70.5	67.5
33	10.5	8.1	19.2	20.3	20.3	21.0	0.52	0.42	0.48	0.40	5.5	7.8	237.0	221.8	55.8	51.8
4	10.3	6.4	19.7	20.1	21.1	21.8	0.45	0.24	0.41	0.23	5.5	4.3	213.0	130.8	62.0	51.5
29	10.1	3.5	19.2	10.0	19.9	10.6	0.51	0.34	0.48	0.32	7.0	3.3	224.0	88.0	65.0	52.0
3	9.9	11.3	20.2	25.2	21.7	27.1	0.43	0.35	0.40	0.32	5.8	4.0	209.3	211.3	58.3	55.8
1	9.6	5.5	17.9	11.4	18.4	11.9	0.55	0.50	0.52	0.47	16.3	7.8	212.5	117.5	55.0	51.5
31	9.6	7.6	16.4	15.7	17.0	16.5	0.57	0.46	0.54	0.44	5.5	5.8	230.8	187.8	54.0	57.5
32	9.5	7.7	20.5	17.5	21.2	18.0	0.47	0.43	0.45	0.42	8.0	4.5	244.5	192.0	56.3	59.0
30	9.4	4.1	17.3	8.5	17.9	8.9	0.57	0.47	0.54	0.45	5.3	3.0	218.5	112.3	58.8	52.5
10	9.4	3.7	19.5	12.8	20.3	14.0	0.44	0.24	0.42	0.22	12.5	6.5	214.8	88.0	64.8	55.0
8	9.3	6.9	21.1	22.7	22.2	24.1	0.43	0.32	0.40	0.30	12.3	12.0	179.0	141.8	75.3	67.5
7	8.7	5.6	34.3	25.6	35.9	26.7	0.21	0.16	0.20	0.16	18.8	14.8	178.5	125.5	72.8	60.3
22	8.7	7.7	17.7	15.3	18.7	15.9	0.43	0.44	0.40	0.43	7.3	5.8	261.8	221.5	60.8	53.8
2	7.5	5.1	21.1	19.4	22.3	20.6	0.26	0.20	0.24	0.19	6.5	5.3	145.0	132.8	61.5	60.5
9	6.7	8.0	17.5	21.9	18.5	23.3	0.32	0.36	0.30	0.34	12	11.0	158.5	181.0	54.5	63.5
24	6.5	7.8	13.7	15.8	14.0	16.1	0.45	0.48	0.43	0.46	6.0	5.0	140.3	167.3	80.3	78.8
20	6.5	6.2	14.4	12.7	15.0	13.2	0.40	0.40	0.38	0.38	8.8	7.3	224.5	173.8	69.0	64.5
25	5.6	5.4	12.2	10.5	12.4	10.8	0.46	0.48	0.45	0.47	4.8	3.5	120.5	125.5	64.8	57.8
18	5.0	5.2	8.7	9.9	9.0	10.1	0.55	0.50	0.53	0.48	4.0	4.0	103.0	109.0	63.5	62.0
23	4.4	5.7	7.9	10.4	8.1	10.6	0.54	0.51	0.52	0.50	5.0	5.5	120.3	153.0	56.8	58.3
15	4.3	3.9	11.3	10.1	11.6	10.5	0.23	0.31	0.23	0.30	6.8	4.3	105.8	95.3	56.3	58.0
19	3.9	2.2	7.3	5.1	7.4	5.2	0.50	0.40	0.48	0.40	5.3	4.3	100.3	65.5	50.3	46.5
21	3.7	3.7	9.6	8.6	9.9	8.8	0.32	0.32	0.31	0.32	6.3	5.5	89.0	90.0	66.3	63.8
13	3.7	4.9	9.1	10.1	9.5	10.3	0.34	0.45	0.33	0.44	5.5	4.0	101.5	146.0	77.5	75.5
16	3.4	3.3	7.7	7.1	7.9	7.3	0.39	0.41	0.38	0.40	5.5	5.3	108.3	99.3	62.3	59.0
27	3.4	3.7	7.0	7.0	7.1	7.2	0.44	0.50	0.43	0.49	4.0	4.0	79.3	82.3	62.8	61.5
17	3.3	5.7	8.0	11.2	8.3	11.6	0.39	0.42	0.38	0.40	4.8	4.8	84.3	154.3	67.8	59.8
12	2.0	3.3	5.8	8.0	6.1	8.2	0.27	0.38	0.26	0.37	5.8	5.0	46.0	75.8	67.8	67.3
26	1.1	1.3	3.7	3.5	3.8	3.6	0.24	0.28	0.24	0.27	3.5	3.5	27.3	32.8	58.5	55.0
14	0.8	0.6	3.9	2.6	4.0	2.7	0.14	0.21	0.14	0.21	6.8	4.3	23.3	20.8	49.8	43.3
11	0.8	3.2	8.9	8.0	9.3	8.5	0.07	0.23	0.07	0.22	5.0	3.5	21.3	80.3	61.0	48.5
28	0.4	4.6	15.3	15.6	17.0	16.2	0.04	0.17	0.04	0.17	5.5	7.5	18.3	138.8	71.3	61.8
Media general	6.4	5.4	14.7	14.0	15.4	14.7	0.39	0.36	0.37	0.34	7.1	5.9	149.1	133.9	62.7	58.4
DMS (P≤0.05)	4.7	4.2	9.6	10.0	9.7	9.97	0.12	0.13	0.12	0.12	6.2	4.7	94.0	90.5	10.75	10.9

4.3.6. Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo

El déficit hídrico en el suelo afectó severamente al rendimiento de grano y sus componentes para todos los genotipos de cebada y trigo; sin embargo, la variedad 33 (Esperanza) mostró mayor rendimiento de grano, índice de cosecha e índice de cosecha modificado en riego y sequía que todos los demás genotipos de cebada y trigo (Cuadro 6). El déficit hídrico afecta negativamente el rendimiento de grano al reducir el número de macollos, espigas y granos planta⁻¹ y el peso individual del grano, sobre todo cuando la sequía se presenta en el periodo de llenado de grano (Samarah, 2005). Bajo condiciones de sequía terminal, el número de granos por planta es el componente del rendimiento que resulta más afectado, esto explica en gran medida la disminución del rendimiento de trigo bajo sequía (Dolferus *et al.*, 2011). Nawaz *et al.* (2013) observaron que los efectos de la sequía fueron más severos cuando esta se impuso en las etapas de embuche y espigamiento que durante las etapas de antesis y el periodo de llenado del grano, debido que los cultivares que toleraron más la sequía durante estas etapas fenológicas, mostraron capacidad de mantenimiento del área foliar verde en la planta ('stay green'), lo que resultó en el mantenimiento de un mayor peso del grano y número de granos por espiga, rendimiento de grano y eficiencia en el uso del agua bajo condiciones de estrés hídrico.

Cuadro 6. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta (E P⁻¹), número de granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo condiciones de riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	RG (g Pt ⁻¹)		PSPA (g Pt ⁻¹)		BMT (g Pt ⁻¹)		IC		ICr		EP ⁻¹		GP ⁻¹		AP (cm)	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
6	19.3	3.1	48.3	11.0	49.0	12.6	0.40	0.29	0.40	0.25	14.5	3.5	471.3	109.8	78.8	59.3
3	18.8	2.3	35.7	9.7	36.4	12.5	0.54	0.24	0.53	0.20	7.0	2.3	361.0	59.5	72.5	41.5
5	15.9	1.6	39.1	9.4	41.2	11.8	0.42	0.16	0.41	0.14	12.0	2.8	310.5	47.3	64.3	40.5
4	14.7	1.9	30.3	9.4	31.0	11.9	0.48	0.21	0.47	0.17	7.3	2.5	285.3	58.5	70.8	42.8
33	14.6	4.1	30.8	8.7	31.4	9.8	0.48	0.47	0.47	0.42	9.8	3.5	326.3	132.5	60.3	47.3
22	14.0	2.4	25.7	7.3	26.0	8.5	0.55	0.33	0.54	0.29	8.8	4.3	373.8	109.5	60.5	54.0
7	13.5	0.9	51.2	8.7	52.5	10.1	0.26	0.11	0.26	0.09	29.3	4.3	281.3	22.8	78.0	55.0
32	12.9	4.2	27.8	10.1	28.3	10.9	0.48	0.42	0.47	0.40	8.5	4.0	290.5	146.0	64.8	50.5
31	12.8	4.4	22.7	9.4	23.0	10.5	0.55	0.48	0.55	0.43	7.3	4.0	293.3	125.3	63.3	48.3
8	12.7	3.6	34.2	9.6	35.4	10.9	0.38	0.37	0.37	0.33	19.0	5.3	249.0	71.8	75.8	67.0
9	12.2	2.5	30.8	8.6	32.1	9.7	0.39	0.29	0.38	0.25	19.0	4.0	271.5	68.0	65.5	52.5
2	11.9	0.7	33.5	7.0	34.2	8.6	0.36	0.10	0.35	0.08	9.3	2.5	254.5	23.3	73.5	48.5
24	11.9	2.5	23.2	6.2	23.5	6.6	0.51	0.42	0.50	0.39	7.8	3.3	241.0	66.5	86.5	72.5
10	11.5	1.5	25.4	7.0	26.2	8.0	0.44	0.24	0.42	0.22	15.3	3.8	258.5	44.3	71.3	48.5
1	11.4	3.7	22.5	6.8	22.8	7.4	0.50	0.54	0.49	0.50	18.5	5.5	248.5	81.5	58.0	48.5
20	11.1	1.5	22.0	5.2	22.3	5.9	0.51	0.29	0.50	0.26	12.8	3.3	344.3	54.0	72.3	61.3
29	9.9	3.8	20.1	9.1	20.3	10.2	0.45	0.40	0.44	0.35	6.5	3.8	212.5	99.5	65.5	51.5
30	9.3	4.2	17.7	8.1	17.8	8.9	0.53	0.51	0.52	0.46	5.3	3.0	211.3	119.5	57.0	54.3
25	8.4	2.6	16.7	6.0	16.9	6.3	0.51	0.44	0.50	0.42	5.8	2.5	183.5	62.5	65.3	57.3
18	8.1	2.1	14.2	4.4	14.3	4.8	0.57	0.48	0.56	0.44	5.3	2.3	160.8	51.3	69.25	56.3
23	8.0	2.1	13.8	4.5	13.9	4.7	0.58	0.47	0.57	0.45	7.3	3.3	216.8	56.5	62.8	52.3
15	7.7	0.5	17.4	4.0	17.6	4.5	0.43	0.11	0.43	0.10	7.8	3.3	188.5	12.5	72.5	41.8
17	7.5	1.5	14.8	4.4	15.0	4.8	0.49	0.32	0.48	0.29	6.5	3.0	193.3	45.3	71.3	56.3
13	7.1	1.5	14.3	4.9	14.5	5.3	0.49	0.30	0.49	0.28	6.5	3.0	197.8	49.8	85.5	67.5
21	6.6	0.7	14.1	4.2	14.2	4.5	0.47	0.17	0.47	0.16	7.3	4.5	161.8	17.3	74.3	55.8
27	5.3	1.7	9.7	4.3	9.8	4.5	0.55	0.40	0.54	0.38	5.5	2.5	123.5	38.3	67.0	57.3
16	5.1	1.5	10.3	4.5	10.4	4.8	0.47	0.33	0.47	0.31	7.0	3.8	153.3	54.3	65.8	55.5
28	4.9	0.1	27.2	3.6	29.1	4.0	0.18	0.03	0.18	0.03	10.3	2.8	152.3	4.8	91.5	41.5
19	4.7	1.4	8.8	3.6	8.9	3.7	0.53	0.37	0.53	0.36	6.3	3.3	126.0	39.8	53.5	43.3
12	4.5	0.8	10.0	3.8	10.2	4.1	0.44	0.20	0.44	0.19	6.5	4.3	100.8	21.0	73.8	61.3
11	3.9	0.06	14.3	2.7	14.7	3.1	0.28	0.02	0.27	0.02	6.5	2.0	97.8	3.8	74.5	35.0
26	2.1	0.3	5.1	2.1	5.2	2.2	0.40	0.12	0.40	0.12	3.5	3.5	51.5	8.5	64.0	49.5
14	1.3	0.1	4.8	1.7	4.9	1.8	0.28	0.07	0.28	0.06	7.3	3.8	39.3	4.8	54.0	39.0
Media general	9.8	2.0	22.3	6.4	22.8	7.2	0.45	0.29	0.44	0.27	9.6	3.4	225.2	57.9	69.2	51.9
DMS (P≤0.05)	5.1	1.1	9.6	1.5	9.9	1.8	0.12	0.14	0.12	0.13	5.7	1.6	111.4	34.6	9.2	7.7

4.3.7. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo

Al analizar el comportamiento genético de los diferentes genotipos de cebada y trigo en condiciones de riego y sequía, y en los tratamientos de temperatura, se observó que los genotipos identificados con los números de variedad 33 (Esperanza), 31 (Armida), 32 (Esmeralda) y 30 (Alina), y la línea 8 (Esperanza x O'Connor) exhibieron el más alto rendimiento de grano planta⁻¹ entre todos los genotipos de cebada y trigo incluidos en el presente estudio; además, los genotipos 33, 31, 32 y 30 mostraron alto índice de cosecha e índice de cosecha modificado, y las variedades 33 y 32 exhibieron alto número de granos planta⁻¹ (Cuadro 7). El estrés hídrico generalmente se presenta acompañado de altas temperaturas o calor, lo que hace que las plantas estén sometidas a un mayor grado de estrés ambiental; además el estrés combinado acorta el periodo de llenado del grano causando pérdida significativa del rendimiento (Zhang *et al.*, 2013). Prasad *et al.* (2011) observaron que la interacción entre la alta temperatura y la sequía fue significativa para el peso seco total de la planta, índice de cosecha y fertilidad de las espiguillas, sobre todo cuando el estrés por calor fue más severo (día/noche, 34/22 °C), también observaron que la combinación del efecto del calor y la sequía fue mayor que los efectos aditivos del calor o la sequía por separado para el contenido de clorofila en la hoja, número de granos e índice de cosecha; el estrés por alta temperatura y la combinación del estrés por calor y sequía, pero no la sequía por si misma, resultaron en la sobre-expresión de la síntesis de la proteína que determina el factor de elongación del cloroplasto en trigos mexicanos de primavera (Pavón-76 y Seri-82). Otros estudios sobre la respuesta de genotipos silvestres de cebada a sequía y calor mostraron que la aclimatación a sequía resultó en una sobre-regulación de proteínas con funciones de detoxificación de la célula, mantenimiento de la homeostasis hídrica, síntesis de aminoácidos y metabolismo de lípidos, y distintas formas de proteínas de shock por calor y proteínas chaperonas, mientras la síntesis de proteínas relacionadas con el metabolismo del nitrógeno se redujo (Ashoub *et al.*, 2015). Aunque las pérdidas de rendimiento por sequía seguirán siendo más altas que las ocasionadas por calor, en los próximos 50 años, la importancia relativa del calor seguirá creciendo permanentemente; esta tendencia así como el alto grado de variabilidad genética asociado con la tolerancia a calor, sugiere poner mayor énfasis en la tolerancia a calor en los programas de mejoramiento genético, al mismo tiempo que el trabajo en tolerancia sequía deberá continuar poniendo énfasis en la concurrencia de sequía con calor extremo (Lobell *et al.*, 2015).

Cuadro 7. Rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), número de espigas por planta (E P⁻¹), número de granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y sequía (S) fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipo	RG (g Pl ⁻¹)				PSPA (g Pl ⁻¹)				BMT (g Pl ⁻¹)				IC			
	FI		I		FI		I		FI		I		FI		I	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
5	19.5	3.0	12.3	0.11	35.2	10.2	43.0	8.6	36.2	12.3	46.3	11.4	0.56	0.31	0.29	0.01
6	18.1	3.7	20.5	2.6	41.2	10.0	55.4	12.0	41.8	11.4	56.2	13.9	0.44	0.37	0.37	0.22
4	17.7	2.9	11.8	0.97	30.0	9.5	30.7	9.4	30.7	11.5	31.3	12.3	0.58	0.31	0.38	0.11
33	16.8	4.3	12.4	3.9	29.3	9.1	32.2	8.3	29.8	10.7	33.1	9.0	0.58	0.47	0.38	0.47
3	16.6	3.2	21.1	1.5	30.6	9.8	40.7	9.6	31.5	11.9	41.2	13.0	0.54	0.32	0.53	0.16
10	16.5	2.3	6.6	0.76	33.5	5.5	17.3	8.4	34.6	6.0	17.8	10.1	0.49	0.39	0.38	0.09
7	16.2	1.2	10.7	0.56	60.0	8.7	42.5	8.7	61.7	10.2	43.4	10.1	0.27	0.15	0.26	0.07
1	16.0	3.1	6.9	4.2	30.1	5.7	14.8	8.0	30.6	6.1	15.0	8.7	0.54	0.56	0.47	0.53
29	15.3	4.9	4.4	2.6	28.2	10.1	11.9	8.1	28.5	11.3	12.1	9.1	0.54	0.48	0.36	0.31
22	15.1	2.3	12.9	2.5	28.3	7.2	23.1	7.5	28.7	8.7	23.4	8.3	0.54	0.32	0.56	0.33
31	14.8	4.3	10.8	4.4	24.7	8.1	20.6	10.7	25.2	8.9	20.8	12.1	0.60	0.56	0.51	0.41
32	14.7	4.2	11.1	4.3	31.2	9.7	24.4	10.6	31.9	10.4	24.7	11.3	0.50	0.43	0.45	0.41
8	14.7	4.0	10.6	3.1	32.3	9.8	36.1	9.3	33.3	11.1	37.6	10.7	0.46	0.41	0.31	0.34
2	14.4	0.7	9.4	0.77	34.9	7.4	32.2	6.5	35.6	8.9	32.9	8.3	0.44	0.08	0.29	0.12
30	13.7	5.2	4.9	3.3	25.6	9.0	9.8	7.3	25.8	9.9	9.8	8.0	0.56	0.58	0.50	0.44
9	11.9	1.6	12.5	3.5	27.6	7.4	33.9	9.9	28.5	8.5	35.7	11.0	0.41	0.22	0.38	0.35
20	11.2	1.9	11.1	1.2	23.1	5.8	20.9	4.5	23.5	6.6	21.2	5.1	0.49	0.31	0.53	0.27
24	10.9	2.2	12.8	2.8	21.1	6.2	25.3	6.3	21.4	6.6	25.6	6.7	0.52	0.38	0.51	0.45
25	8.5	2.7	8.3	2.5	18.4	5.9	15.0	6.0	18.7	6.2	15.2	6.4	0.47	0.46	0.55	0.42
15	8.5	0.1	6.9	0.84	19.1	3.5	15.6	4.6	19.4	3.9	15.9	5.1	0.44	0.02	0.43	0.19
18	7.6	2.3	8.5	1.9	12.8	4.6	15.3	4.3	12.9	5.0	15.6	4.6	0.60	0.51	0.55	0.45
23	6.6	2.1	9.3	2.1	11.7	4.2	15.9	4.8	11.8	4.4	16.2	5.1	0.57	0.51	0.59	0.43
21	6.5	0.9	6.8	0.53	14.7	4.5	13.4	3.8	14.9	4.8	13.5	4.1	0.44	0.20	0.51	0.14
13	6.1	1.2	8.0	1.8	13.0	5.1	15.6	4.6	13.2	5.7	15.7	4.9	0.47	0.22	0.52	0.39
19	6.1	1.7	3.4	1.0	10.6	3.9	7.0	3.2	10.7	4.1	7.0	3.3	0.57	0.42	0.49	0.32
27	5.3	1.4	5.3	2.0	10.0	4.0	9.4	4.6	10.1	4.2	9.5	4.8	0.53	0.35	0.56	0.45
16	5.1	1.7	5.2	1.4	10.3	5.0	10.3	4.0	10.5	5.4	10.3	4.2	0.45	0.33	0.49	0.33
17	5.1	1.6	9.9	1.4	11.5	4.4	18.0	4.5	11.8	4.7	18.3	4.9	0.44	0.35	0.55	0.29
12	3.6	0.4	5.4	1.3	8.4	3.2	11.6	4.3	8.6	3.6	11.7	4.6	0.43	0.11	0.46	0.30
26	2.0	0.3	2.3	0.26	5.2	2.2	5.0	2.0	5.3	2.6	5.1	2.2	0.37	0.12	0.44	0.13
14	1.7	0.01	0.9	0.25	6.4	1.4	3.2	2.0	6.5	1.6	3.3	2.1	0.27	0.01	0.30	0.12
11	1.5	0.1	6.3	0	14.6	3.2	14.0	2.1	15.1	3.6	14.4	2.6	0.11	0.04	0.46	0
28	0.7	0.2	9.1	0.04	25.6	4.2	28.1	3.1	29.3	4.7	28.9	3.4	0.03	0.05	0.33	0.02
Media general	10.6	2.2	9.0	1.8	23.0	6.3	21.6	6.4	23.6	7.1	22.1	7.3	0.46	0.31	0.44	0.27
DMS (P≤0.05)	6.6	1.2	5.9	1.4	12.9	2.0	12.9	2.0	13.4	2.5	13.0	2.3	0.12	0.17	0.11	0.17

Continúa Cuadro 7

Genotipo	ICr				EP ¹				GP ¹				AP (cm)			
	FI		I		FI		I		FI		I		FI		I	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
5	0.54	0.26	0.27	0.01	8.5	4.0	15.5	1.5	344	91	277	3.5	77	41.5	51.5	39.5
6	0.43	0.33	0.37	0.18	11.0	3.0	18.0	4.0	411	116.5	532	103	83	58	74.5	60.5
4	0.57	0.26	0.38	0.09	7.5	3.5	7.0	1.5	333	93	237.5	24	80.5	43.5	61	42
33	0.56	0.41	0.37	0.43	7.5	3.5	12.0	3.5	338	136	314.5	129	64.5	47	56	47.5
3	0.53	0.27	0.52	0.12	8.5	3.0	5.5	2.5	336	82.5	386	36.5	76.5	40	68.5	43
10	0.48	0.36	0.37	0.08	20.5	4.5	10.0	3.0	363	67	154.5	21.5	79	50.5	63.5	46.5
7	0.23	0.13	0.26	0.06	34.0	3.5	24.5	5.0	328	29.5	235	16	85.5	60	70.5	50
1	0.53	0.52	0.46	0.49	27.0	5.5	10.0	5.5	358	67	139	96	63.5	46.5	52.5	50.5
29	0.53	0.43	0.36	0.28	10.0	4.0	3.0	3.5	318.5	129.5	106.5	69.5	76.5	53.5	54.5	49.5
22	0.53	0.27	0.55	0.30	10.5	4.0	7.0	4.5	419	104.5	328.5	114.5	63.5	58	57.5	50
31	0.59	0.50	0.51	0.37	7.5	3.5	7.0	4.5	347	115	240	135.5	61.5	46.5	65	50
32	0.49	0.41	0.45	0.38	11.5	4.5	5.5	3.5	329	160.5	252.5	131.5	63	49.5	66.5	51.5
8	0.44	0.36	0.30	0.30	18.5	6.0	19.5	4.5	280	78.5	218.5	65	85	65.5	66.5	68.5
2	0.42	0.07	0.29	0.09	12.0	1.0	6.5	4.0	270	20.5	239.5	26	75.5	47.5	71.5	49.5
30	0.56	0.53	0.50	0.40	7.0	3.5	3.5	2.5	298	139	124.5	100	64.5	53	49.5	55.5
9	0.41	0.19	0.36	0.32	21.5	2.5	16.5	5.5	277	40	266	96	65.5	43.5	65.5	61.5
20	0.48	0.27	0.53	0.24	13.5	4.0	12.0	2.5	375	74.5	314	33.5	74.5	63.5	70	59
24	0.51	0.35	0.50	0.43	8.5	3.5	7.0	3.0	210	70.5	272	62.5	85.5	75	87.5	70
25	0.46	0.44	0.55	0.40	7.0	2.5	4.5	2.5	181	60	186	65	71	58.5	59.5	56
15	0.44	0.02	0.42	0.18	9.5	4.0	6.0	2.5	208	3.5	169	21.5	73	39.5	72	44
18	0.59	0.47	0.54	0.42	5.0	3.0	5.5	2.5	147	59	174.5	43.5	71	56	67.5	56.5
23	0.56	0.48	0.59	0.41	7.0	3.0	7.5	3.5	188	52.5	245.5	60.5	60.5	53	65	51.5
21	0.44	0.18	0.51	0.13	7.5	5.0	7.0	4.0	157	21	166.5	13.5	76	56.5	72.5	55
13	0.47	0.20	0.51	0.37	7.0	4.0	6.0	2.0	162	41	233.5	58.5	86	69	85	66
19	0.57	0.40	0.49	0.31	7.0	3.5	5.5	3.0	153	48	99.5	31.5	55	45.5	52	41
27	0.52	0.33	0.56	0.43	5.5	2.5	5.5	2.5	130	28.5	117	48	68	57.5	66	57
16	0.45	0.31	0.49	0.31	7.0	4.0	7.0	3.5	155	61.5	151.5	47	66.5	58	65	53
17	0.43	0.33	0.54	0.26	6.0	3.5	7.0	2.5	120	49	267	41.5	76	59.5	66.5	53
12	0.42	0.10	0.45	0.28	6.5	5.0	6.5	3.5	84	8	117.5	34	76	59.5	71.5	63
26	0.37	0.11	0.43	0.012	3.5	3.5	7.0	3.5	47	8	56.5	9	69	48	59	51
14	0.26	0.01	0.30	0.12	10.5	3.0	4.0	4.5	46	0.5	32.5	9	59	40.5	49	37.5
11	0.10	0.03	0.45	0	8.0	2.0	5.0	2.0	35	7.5	160.5	0	84.5	37.5	64.5	32.5
28	0.03	0.04	0.32	0.01	8.5	2.5	12.0	3.0	28.5	8	276	1.5	97.5	45	85.5	38
Media general	0.45	0.28	0.44	0.25	10.6	3.6	8.6	3.3	235	62.8	214.9	53.0	73.1	52.3	65.2	51.5
DMS (P≤0.05)	0.11	0.16	0.11	0.16	8.1	2.3	6.5	2.2	143	44.7	118.2	43.5	9.5	10.6	13.7	12.2

4.4. Fenología

4.4.1. Efecto de la temperatura y humedad del suelo

Las plantas que crecieron en condiciones de invernadero alcanzaron la antesis y madurez fisiológica 37 y 129 °Cd, antes que las plantas que permanecieron fuera del invernadero; sin embargo, al analizar los datos de antesis y madurez fisiológica en condiciones de riego y sequía, se observó que las plantas que crecieron bajo condiciones de déficit hídrico alcanzaron la antesis con un número de °Cd similar a las plantas que crecieron en riego, mientras las plantas bajo sequía alcanzaron la madurez fisiológica 523 °C antes que las plantas en riego (Cuadro 8). El acortamiento en el tiempo requerido para las etapas de antesis y madurez fisiológica, en las plantas sometidas a condiciones de alta temperatura en el invernadero, se debe principalmente al incremento en la temperatura máxima del aire registrada dentro del invernadero en comparación con la temperatura máxima del experimento conducido fuera del invernadero; el aumento en la temperatura acortó la duración del crecimiento de trigo de invierno en condiciones de campo, debido principalmente a un acortamiento del periodo entre la siembra y la etapa del primer nudo detectable que coincide con la etapa de espiguilla terminal y la iniciación de la extensión del tallo (Wang *et al.*, 2013). La respuesta de la planta al déficit hídrico y el aumento de la temperatura del aire en la parte terminal del ciclo biológico (antesis y llenado del grano) es muy importante, para probar modelos de simulación que reproduzcan algunas de las reducciones observadas en la duración del periodo de llenado del grano, biomasa aérea final y rendimiento de grano, así como también el incremento observado en el contenido de proteína en el grano debido al estrés por calor (Liu *et al.*, 2016). Las altas temperaturas nocturnas aceleran el desarrollo de las plantas acortando la duración de los periodos críticos, los que también pueden reducir la captura de radiación solar con consecuencias negativas para la acumulación de biomasa, el número de granos m⁻² y por lo tanto el rendimiento de grano (García *et al.*, 2015). Además, las altas temperaturas y sequía en trigo y cebada en siembras tardías pueden reducir el número de días a la aparición de las aristas, espigas y madurez, afectando negativamente el crecimiento y desarrollo de las plantas, resultando en baja densidad de población, número de macollos por planta, altura de planta y acumulación de biomasa (Hossain *et al.*, 2012). El impacto del calor en la fenología de los cereales debe considerarse en la formación de nuevos cultivares de trigo y cebada, pues estos cereales están expuestos a condiciones de altas temperaturas en latitudes con diversas condiciones de variación térmica, sobre todo cuando las altas temperaturas coinciden con la

floración y el periodo de llenado del grano, acortando la duración de estas importantes etapas de desarrollo (Rezaei *et al.*, 2015).

4.4.2. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo

Las plantas que crecieron en condiciones de invernadero con déficit hídrico alcanzaron la antesis y la madurez fisiológica antes que las plantas que crecieron bajo condiciones de riego y sequía fuera del invernadero, y riego en condiciones de invernadero (Cuadro 8). El número de GDC a antesis en condiciones de invernadero con déficit hídrico fue menor que en sequía fuera del invernadero y el número de grados día a madurez fisiológica en condiciones de invernadero con sequía fue menor que en sequía fuera del invernadero, y el número de GDC a madurez fisiológica en condiciones de invernadero con riego fue menor que fuera del invernadero con riego; el número de GDC a antesis en condiciones de invernadero con riego similar al observado fuera del invernadero con riego (Cuadro 8). El acortamiento de las etapas fenológicas bajo déficit hídrico y calor puede ser resultado de un aumento en la temperatura de la planta, un incremento en la tasa de respiración, un cierre de estomas y una reducción significativa en la fotosíntesis (Rizhsky *et al.*, 2002). El acortamiento en las etapas de desarrollo durante el periodo de crecimiento del grano puede causar grandes pérdidas en rendimiento en cereales de grano pequeño, debido a la reducción en la acumulación de almidón que puede constituir hasta 65 % del peso seco del grano (Barnabás *et al.*, 2008). El déficit hídrico en el suelo combinado con altas temperaturas del aire también puede reducir la capacidad de almacenamiento del grano, con una disminución en el número de células y gránulos de almidón en el endospermo, además de reducir el tamaño de las células cuando los tratamientos de deficiencias hídricas y calor se aplican en la parte terminal del proceso de división celular (Nicolas *et al.*, 1984). Prasad *et al.* (2011), observaron resultados similares en dos variedades de trigos mexicanos, en los que se muestra que los efectos combinados del estrés por sequía y calor fueron mayores que los efectos del calor o la sequía separados, para el contenido de clorofila de la hoja, número de granos e índice de cosecha.

Cuadro 8. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) fuera del invernadero y en invernadero, riego y sequía, e interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

	A (°Cd)	MF (°Cd)
Temperatura		
Fuera del invernadero	1493	2767
Invernadero	1456	2638
DMS (P≤0.05)	37	64
Humedad del suelo		
Riego	1484	2964
Sequía	1465	2441
DMS (P≤0.05)	37	64
Fuera del invernadero		
Riego	1489	3044
Sequía	1497	2490
DMS (P≤0.05) ^a	58	88
Invernadero		
Riego	1478	2884
Sequía	1433	2391
DMS (P≤0.05) ^b	54	106
DMS (P≤0.05) ^c	52	90

DMS^a= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero; DMS^b= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero; DMS^c= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero con las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero.

4.4.3. Efecto del genotipo

El rango de variación genética en GDC (°Cd) a antesis y madurez fisiológica fue de 1119 a 1975 y de 2352 a 3190 °Cd, respectivamente (Cuadro 9). El trigo criollo ‘venturero’ de Oaxaca (variedad 28) mostró mayor número de GDC a antesis que todos los demás genotipos de cebada y trigo. Las líneas de cebada 8, 7 y 10, y los genotipos de trigo 15, 28 y 11 mostraron mayor

número de GDC a madurez fisiológica que los otros genotipos de cebada y trigo (Cuadro 9). En un futuro escenario de vulnerabilidad al cambio climático o particularmente, al calentamiento atmosférico, el incremento en la temperatura aunado al déficit hídrico, causará mayor grado de estrés ambiental en los cultivos, por lo que el uso de modelos de simulación para cultivares con diferente floración ha mostrado que en ambientes más secos los cultivares precoces tienen mayor potencial de rendimiento y en climas cálidos los cultivares tardíos aumentan el rendimiento de grano en trigo (Ludwig y Asseng, 2010). En cebada bajo condiciones de sequía terminal, la precocidad y la duración del periodo de llenado del grano, el peso del grano y el índice de cosecha son las características fenológicas y componentes del rendimiento que mayor influencia tienen en el rendimiento de grano (González *et al.*, 2007).

Cuadro 9. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego y sequía fuera del

invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipo	A (°Cd)	MF (°Cd)
6	1361	2576
3	1391	2418
33	1255	2505
5	1468	2708
31	1185	2523
32	1263	2474
4	1452	2523
22	1542	2475
8	1150	3060
1	1171	2457
9	1448	2816
24	1416	2681
7	1705	3190
29	1285	2352
30	1119	2525
10	1729	3038
20	1528	2709
2	1429	2490
25	1409	2677
18	1419	2626
23	1410	2530
17	1621	2848
13	1622	2781
15	1792	3072
21	1567	2695
27	1334	2588
16	1491	2605
19	1478	2601
12	1504	2692
28	1975	3158
11	1771	3174
26	1660	2733
14	1730	2874
Media general	1474	2702
DMS (P≤0.05)	149	259

4.4.4. Efecto de la interacción temperatura x genotipo

El rango de variación genética para el número de GDC a antesis y madurez fisiológica fue de 1071 a 2083 y de 1089 a 1868 °Cd fuera del invernadero y en condiciones de invernadero, respectivamente (Cuadro 10). El criollo ‘venturero’ de Oaxaca (variedad 28) mostró mayor

número de GDC a antesis y las líneas de cebada 10, 8 y 7, y las variedades de trigo 15 y 11, y el criollo ‘venturero’ exhibieron mayor número de GDC a madurez fisiológica fuera del invernadero y en condiciones de invernadero que los demás genotipos de cebada y trigo, respectivamente (Cuadro 10). Las siembras tardías con exposición a estrés terminal por calor, redujeron el número de días a antesis y el rendimiento de grano en 62 % en promedio de cinco genotipos de trigo (Nahar *et al.*, 2010), mientras en cebada se observó una respuesta diferencial entre genotipos de primavera e invierno, al ser sometidos a regímenes de alta temperatura (23 °C) durante su ciclo biológico; los genotipos de invierno aceleraron su desarrollo a temperaturas altas de 23 °C y los genotipos de primavera retrasaron su desarrollo, asumiendo la importancia que el ambiente de temperatura tiene como un efecto regulatorio en el intrincado y complejo sistema de regulación temporal y espacial del desarrollo de la planta en cereales, que actúa principalmente a través de su efecto regulatorio en ciertas fases de desarrollo tales como el establecimiento y duración de la elongación intensiva del tallo (Karsai *et al.*, 2013).

Cuadro 10. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF), para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	A (°Cd)		MF (°Cd)	
	FI	I	FI	I

5	1427	1510	2598	2819
6	1408	1314	2807	2345
33	1246	1263	2419	2592
4	1409	1496	2344	2702
29	1264	1307	2417	2286
3	1463	1319	2439	2398
1	1254	1089	2626	2288
31	1230	1141	2552	2493
32	1271	1256	2596	2352
30	1106	1132	2691	2359
10	1662	1795	2980	3096
8	1071	1228	3017	3102
7	1721	1689	3278	3102
22	1554	1529	2576	2375
2	1427	1430	2510	2470
9	1620	1276	3234	2398
24	1396	1430	2552	2810
20	1542	1514	2586	2831
25	1394	1424	2870	2484
18	1407	1430	2577	2674
23	1493	1327	2597	2463
15	1795	1788	3161	2983
19	1499	1457	2603	2600
21	1572	1502	2834	2555
13	1662	1582	2953	2609
16	1505	1477	2767	2444
27	1353	1315	2812	2364
17	1638	1604	2898	2799
12	1571	1437	2820	2564
26	1831	1489	2957	2510
14	1644	1816	3055	2692
11	1747	1797	3068	3279
28	2083	1868	3115	3200
Media general	1493	1456	2767	2637
DMS (P≤0.05)	236	219	359	431

4.4.5. Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo

El rango de variación genética para el número de GDC a antesis fue de 1130 a 1985 y de 1059 a 1966 °Cd, y a madurez fisiológica de 2359 a 3586 y de 2164 a 3105 °Cd en riego y en condiciones de déficit hídrico, respectivamente (Cuadro 11). Las variedades 17 y 14 de trigo mostraron mayor número de GDC a antesis en riego y sequía que los otros genotipos de cebada y

trigo (Cuadro 11). La variedad 1 de cebada y la variedad 14 de trigo exhibieron mayor número de GDC a madurez fisiológica en riego y sequía que las otras variedades de cebada y trigo (Cuadro 11). La producción de trigo es frecuentemente reducida por la sequía durante la fase vegetativa de crecimiento en las Pampas Argentinas; en estas condiciones la selección por resistencia a sequía requiere incluir características morfológicas y fisiológicas, además de la plasticidad en el desarrollo para incrementar la resistencia a sequía y el rendimiento de grano (Brisson *et al.*, 2001).

Cuadro 11. Grados día de crecimiento a antesis (A) y madurez fisiológica (MF), para todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	A (°Cd)		MF (°Cd)	
	R	S	R	S
6	1380	1342	2823	2329
3	1379	1403	2359	2478
5	1416	1521	2983	2434
4	1413	1492	2630	2416
33	1290	1219	2847	2164
22	1539	1545	2745	2205
7	1687	1724	3271	3105

32	1191	1336	2741	2207
31	1165	1207	2815	2230
8	1216	1083	3586	2534
9	1364	1532	2948	2684
2	1356	1502	2521	2460
24	1389	1437	3090	2272
10	1765	1692	3477	2600
1	1130	1213	2728	2186
20	1519	1537	3061	2356
29	1333	1237	2530	2174
30	1180	1059	2723	2327
25	1470	1349	3033	2322
18	1424	1413	2975	2276
23	1363	1457	2744	2315
15	1895	1688	3419	2725
17	1690	1552	3315	2381
13	1612	1633	3108	2455
21	1593	1481	3015	2374
27	1393	1275	2789	2387
16	1532	1449	2807	2404
28	1985	1966	3491	2824
19	1576	1380	2851	2351
12	1584	1424	2866	2518
11	1761	1783	3448	2899
26	1585	1735	2950	2516
14	1785	1675	3119	2628
Media general	1484	1465	2964	2440
DMS (P≤0.05)	243	220	517	256

4.4.6. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo

El rango de variación genética del número de GDC a antesis fue de 1072 a 2279 y de 1048 a 1981, y de 1072 a 1929, y de 1070 a 2046 °Cd y a madurez fisiológica fue de 2320 a 3444 y de 2186 a 3132, y de 2295 a 3728, y de 2125 a 3079 °Cd fuera del invernadero en riego y sequía, y en condiciones de invernadero bajo riego y sequía, respectivamente (Cuadro 12). El criollo ‘venturero’ (variedad 28) mostró mayor número de GDC a antesis que los otros materiales genéticos de cebada y trigo bajo condiciones de riego y déficit hídrico fuera del invernadero e invernadero; la línea 7 de cebada y las variedades 15, 11 y 28 de trigo exhibieron mayor número de GDC a madurez fisiológica que las demás cebadas y trigos en condiciones de riego y sequía fuera del invernadero e invernadero, excepto que la variedad 15 en condiciones de déficit hídrico en invernadero (Cuadro 12). La respuesta diferencial en los procesos fisiológicos de distintos genotipos de trigo hexaploide bajo condiciones de déficit hídrico y calor se ha observado también en otros estudios; Pradham *et al.* (2012) determinaron que un periodo de déficit hídrico y calor de

16 días después de la antesis, disminuyeron el contenido de clorofila en la hoja y el peso y el rendimiento del grano en el orden de magnitud siguiente: sequía < alta temperatura < estrés combinado; también determinaron que el efecto promedio general del estrés causado por la sequía + alta temperatura fue más detrimental que el efecto causado por el estrés individual y el efecto de la interacción fue de naturaleza hipo-aditivo.

Cuadro 12. Grados día a antesis (A) y grados día a madurez fisiológica (MF) para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I) bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	A (°Cd)				MF (°Cd)			
	FI		I		FI		I	
	R	S	R	S	R	S	R	S
5	1355	1499	1477	1544	2840	2356	3126	2512
6	1450	1366	1309	1319	3171	2444	2476	2214
4	1270	1548	1557	1435	2320	2368	2941	2464
33	1259	1234	1322	1204	2591	2247	3102	2081
3	1438	1487	1319	1319	2423	2456	2295	2500
10	1668	1656	1862	1728	3425	2536	3530	2663
7	1738	1704	1635	1744	3425	3132	3126	3079

1	1189	1319	1072	1106	3005	2456	2452	2125
29	1282	1246	1384	1229	2648	2186	2411	2161
22	1548	1561	1529	1529	2928	2223	2562	2188
31	1246	1213	1083	1200	2858	2247	2772	2214
32	1165	1377	1217	1294	3005	2187	2476	2227
8	1072	1071	1361	1095	3444	2591	3728	2476
2	1366	1488	1345	1515	2565	2456	2476	2464
30	1165	1048	1195	1070	3074	2308	2373	2345
9	1341	1899	1387	1165	3444	3024	2452	2345
20	1523	1561	1515	1514	2871	2301	3250	2411
24	1329	1463	1450	1411	2747	2356	3433	2188
25	1425	1364	1515	1333	3377	2363	2688	2280
15	1862	1728	1929	1649	3349	2973	3490	2476
18	1437	1376	1411	1450	2871	2283	3079	2269
23	1331	1655	1396	1258	2816	2377	2671	2254
21	1657	1487	1528	1476	3359	2310	2671	2438
13	1668	1656	1556	1609	3396	2510	2819	2400
19	1451	1548	1701	1213	2871	2334	2832	2369
27	1401	1304	1384	1247	3091	2533	2487	2242
16	1680	1329	1384	1570	3138	2396	2476	2411
17	1728	1549	1652	1556	3377	2418	3252	2345
12	1705	1437	1463	1411	2950	2690	2782	2346
26	1681	1981	1489	1489	3082	2831	2819	2201
14	1788	1500	1783	1850	3330	2780	2908	2476
11	1631	1862	1890	1704	3242	2894	3654	2904
28	2279	1887	1690	2046	3425	2805	3557	2843
Media general	1489	1497	1478	1433	3044	2490	2884	2391
DMS(P≤0.05)	335	269	357	268	614	336	727	330

4.5. Sistema de raíces

4.5.1. Efecto de la temperatura

El peso seco total de raíces, la longitud de la raíz más larga, el cociente raíz/parte aérea, y el peso seco de raíces en diferentes estratos del suelo fuera del invernadero fueron similares a los obtenidos en condiciones de invernadero (Cuadro 13). Resultados similares se observaron en *Arabidopsis thaliana* sometida a sequía y calor, en la que los órganos aéreos de la planta fueron más afectados por el calor que el sistema de raíces; Vile *et al.* (2012) determinaron que la sequía aumentó la acumulación de materia seca en las raíces, pero el calor incrementó la asignación de materia seca a las estructuras reproductivas y aumentó la hiponastia y el área foliar específica; también determinaron que los genotipos procedentes de áreas con alta temperatura tuvieron

menos densidad estomática y asignaron menos biomasa a las raíces cuando crecieron en condiciones de alta temperatura.

4.5.2. Efecto de la humedad del suelo

El peso seco total de raíces, el cociente raíz/parte aérea, y el peso seco de raíces en los estratos de 20-40, 40-60, 60-80 y 80-100 cm en condiciones de déficit hídrico fueron 40, 83, 55, 77, 82 y 80 % más altos que los obtenidos en condiciones de riego; la longitud de la raíz más larga fue 35 cm más larga que en riego, y el peso seco de raíces en el estrato de 0-20 cm en condiciones de déficit hídrico fue similar al observado en riego (Cuadro 13). Las raíces son los primeros órganos en “sensar” el estrés hídrico en el suelo (Davies y Zhang, 1991), aumentando los niveles de ácido abscísico al igual que ocurre con el estrés por salinidad (Munns, 2002). Asseng *et al.* (1998) observaron resultados similares en el crecimiento del sistema de raíces de trigo bajo sequía; el crecimiento total de raíz fue reducido bajo condiciones de déficit hídrico en el estrato de 0-30 cm, pero en los estratos inferiores entre 30 y 60 cm el sistema de raíces continuó creciendo; después del riego de recuperación y el patrón de crecimiento se revirtió a una tasa de crecimiento más rápida en los estratos de 30-60 cm; en términos relativos se observó que el peso seco total del sistema radical se incrementó en relación a la materia seca de la parte aérea bajo condiciones de déficit hídrico. Bajo condiciones de estrés hídrico, la extracción de agua por el cultivo y su adaptación depende de la distribución de raíces; los genotipos con características superiores de raíces pueden combinarse en cruza con otras fuentes de resistencia a enfermedades radicales para mejorar la adaptación del trigo a condiciones de escasez de humedad en el suelo (Atta *et al.*, 2013). La distribución de las raíces en el perfil del suelo juega un papel importante en la absorción y conducción del agua a los órganos aéreos de la planta, sobre todo en condiciones limitantes de humedad; la mayor longitud y masa de raíces en las capas del subsuelo con mayor acceso a la humedad del subsuelo después de la antesis, contribuyen a un mayor rendimiento de grano cuando

4.5.3. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo

El peso seco de raíces en los estratos 40-60, 60-80 y 80-100 cm, en condiciones de invernadero con déficit hídrico fue 84, 76 y 16 %; 94, 75 y 6 %; 93, 64 y 37 % más alto que en condiciones de invernadero con riego, fuera del invernadero con riego y fuera del invernadero con sequía, respectivamente (Cuadro 13). El peso seco total de raíces, la longitud de la raíz más

larga, el cociente raíz/parte aérea y el peso seco de raíces en los estratos 0-20 y 20-40 cm en condiciones de invernadero con sequía fueron similares a los obtenidos en condiciones de invernadero con riego y fuera del invernadero con riego y sequía (Cuadro 13). El peso seco de raíces en los estratos de 40-60 y 80-100 cm fue más alto en condiciones de invernadero con déficit hídrico que fuera del invernadero con sequía y riego, y fuera del invernadero con riego; en el estrato de 60-80 cm el peso seco de raíces en condiciones de invernadero con sequía fue mayor que en condiciones de invernadero con riego y fuera del invernadero con riego, y fue similar la peso seco fuera del invernadero con sequía; el peso seco total, la longitud de la raíz más larga y el cociente raíz/parte aérea en condiciones de invernadero con sequía fueron similares a los observados en sequía fuera del invernadero y estas variables mostraron el mismo comportamiento en condiciones de invernadero con riego y fuera del invernadero con riego (Cuadro 13). El estrés por calor disminuyó el peso seco de raíces y el contenido de carbohidratos hidrosolubles en *Poa pratensis*, bajo condiciones favorables de humedad del suelo, pero en plantas pre-acondicionadas con dos ciclos de sequía y riego de recuperación, el peso seco de raíces y el contenido de carbohidratos hidrosolubles aumentó en las raíces del estrato de 40-60 cm con respecto a las plantas no pre-acondicionadas con sequía; estos resultados mostraron además que el pre-acondicionamiento con sequía aumentaron la tolerancia a calor, lo cual podría estar relacionado con el mantenimiento de una alta capacidad de ajuste osmótico asociada con la acumulación de solutos y carbohidratos hidrosolubles, y un desarrollo extensivo de raíces más profundas en el perfil del suelo (Jiang y Huang, 2001).

Cuadro 13. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm, fuera del invernadero y en invernadero, riego y sequía, e interacción temperatura*humedad del suelo. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

	PSTR	LRML	CRPA	Peso seco de raíz(g PI ⁻¹)				
				0-20	20-40	40-60	60-80	80-100
	(g PI ⁻¹)	cm		cm	cm	cm	cm	cm
Temperatura								
Fuera del invernadero	0.67	72.9	0.068	0.33	0.15	0.10	0.07	0.03
Invernadero	0.69	71.7	0.071	0.35	0.15	0.11	0.06	0.03

DMS ($P \leq 0.05$)	0.10	2.2	0.007	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01
Humedad del suelo								
Riego	0.51	54.7	0.020	0.36	0.09	0.04	0.02	0.01
Sequía	0.85	89.9	0.119	0.32	0.20	0.17	0.11	0.05
DMS ($P \leq 0.05$)	0.10	2.2	0.007	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01
Fuera del invernadero								
Riego	0.54	55.8	0.020	0.34	0.11	0.044	0.029	0.021
Sequía	0.80	90.0	0.115	0.32	0.19	0.152	0.107	0.037
DMS ($P \leq 0.05$) ^a	0.18	3.6	0.013	0.08	0.05	0.040	0.030	0.019
Invernadero								
Riego	0.49	53.7	0.019	0.37	0.08	0.029	0.007	0.004
Sequía	0.90	89.7	0.123	0.33	0.22	0.182	0.114	0.059
DMS ($P \leq 0.05$) ^b	0.18	3.3	0.017	0.10	0.05	0.037	0.028	0.019
DMS ($P \leq 0.05$) ^c	0.14	3.2	0.010	0.07	0.04	0.026	0.020	0.016

DMS^a= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero; DMS^b= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero; DMS^c= Diferencia mínima significativa para comparar las medias de riego y sequía fuera del invernadero con las medias de riego y sequía en condiciones de invernadero.

4.5.4. Efecto del genotipo

La variación genética en las características de las raíces determinadas en las plantas bajo condiciones de estrés hídrico y calor fue muy amplia; la línea 5 de cebada mostró mayor peso seco total de raíces y peso seco de raíces en los estratos de 0-20 y 20-40 cm del suelo que los otros genotipos de cebada y trigo; la longitud de la raíz más larga de la línea 5 fue similar a la longitud de raíz más larga de las líneas 6, 8, 7 y la variedad 2 de cebada, y las variedades 24, 15, 28 y 11 de trigo; el cociente raíz/parte aérea de la línea 5 fue similar al de la línea 3 de cebada; el peso seco de raíz de la línea 5 en el estrato de 40-60 cm, 60-80 y 80-100 cm fue similar al peso seco de raíz de la línea 3; las líneas 3, 4 y la variedad 2, y la variedad 2 de cebada, respectivamente (Cuadro 14). El comportamiento sobresaliente de los genotipos de cebada en comparación con los genotipos de trigo ha sido observado previamente en otros estudios en condiciones de estrés hídrico terminal en campo; la cebada produjo 35 % mayor peso seco de raíces que trigo y la mayor parte de esta diferencia se observó en los primeros 15 cm de

profundidad del suelo, pero con diferencias significativas entre especies a 90 cm de profundidad del suelo (López-Castañeda y Richards, 1994). Otros estudios más recientes han confirmado la variabilidad existente entre genotipos de trigo y cebada en caracteres del sistema radical; López-Castañeda y Waines (2010) determinaron que la cebada, variedad Betzes produjo casi dos veces más biomasa total de plántula, peso seco de la parte aérea y peso seco total de raíces que los trigos antiguos y modernos, y triticale; los trigos antiguos produjeron una biomasa total de plántula y parte aérea similar a los trigos modernos y sólo Nainari 60 (revolución verde, 60's) tuvo menor peso seco total de raíces que los otros trigos modernos y antiguos, y triticale. Akman *et al.* (2017) observaron una amplia variabilidad genética en rendimiento de grano y profundidad y densidad de raíces entre trigos silvestres, antiguos, líneas y variedades mejoradas, y criollos de 14 especies diferentes; la longitud promedio de raíz de las variedades, líneas mejoradas y criollos fue 216.8 cm, mientras en los trigos silvestres y sus parientes fue 212.2 cm.

Cuadro 14. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm en promedio de todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego y sequía fuera del invernadero y en invernadero. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipo	PSTR (g Pl ⁻¹)	LRML cm	CRPA	Peso seco de raíz (g Pl ⁻¹)				
				0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	60-80 cm	80-100 cm
6	1.13	82.8	0.079	0.53	0.23	0.19	0.15	0.04
3	1.70	74.1	0.150	0.67	0.39	0.35	0.22	0.06
33	0.91	70.6	0.075	0.46	0.23	0.15	0.07	0.004
5	2.28	80.3	0.156	1.04	0.54	0.38	0.22	0.11
31	0.73	72.9	0.064	0.38	0.14	0.11	0.07	0.03
32	0.62	73.1	0.044	0.32	0.15	0.07	0.05	0.02
4	1.58	73.8	0.139	0.65	0.39	0.29	0.18	0.08
22	0.78	72.8	0.088	0.45	0.12	0.10	0.07	0.04
8	1.24	76.6	0.087	0.69	0.24	0.15	0.10	0.06
1	0.49	66.5	0.053	0.22	0.13	0.15	0.05	0.04
9	1.23	73.0	0.085	0.73	0.28	0.11	0.08	0.03

24	0.35	76.1	0.039	0.21	0.05	0.05	0.03	0.02
7	1.35	82.9	0.093	0.62	0.40	0.20	0.11	0.03
29	0.65	69.5	0.065	0.28	0.16	0.11	0.07	0.03
30	0.49	61.1	0.055	0.31	0.10	0.05	0.02	0.01
10	0.96	72.3	0.087	0.52	0.22	0.14	0.08	0.04
20	0.53	74.5	0.075	0.31	0.09	0.06	0.05	0.02
2	1.20	78.4	0.132	0.44	0.25	0.22	0.16	0.15
25	0.29	72.6	0.035	0.18	0.04	0.04	0.02	0.01
18	0.22	59.0	0.041	0.13	0.05	0.03	0.01	0.001
23	0.18	70.0	0.031	0.11	0.03	0.02	0.01	0.01
17	0.34	71.0	0.056	0.20	0.05	0.04	0.03	0.02
13	0.28	73.8	0.048	0.15	0.05	0.04	0.03	0.01
15	0.37	75.3	0.065	0.19	0.07	0.05	0.03	0.02
21	0.24	71.1	0.043	0.15	0.04	0.03	0.02	0.01
27	0.14	69.0	0.028	0.08	0.02	0.02	0.01	0.01
16	0.21	63.6	0.037	0.11	0.05	0.03	0.02	0.004
19	0.10	66.3	0.021	0.06	0.02	0.01	0.004	0.003
12	0.25	73.0	0.056	0.13	0.04	0.03	0.03	0.01
28	1.12	84.0	0.089	0.52	0.23	0.16	0.11	0.09
11	0.43	77.0	0.084	0.21	0.07	0.05	0.03	0.02
26	0.11	71.0	0.041	0.06	0.02	0.01	0.01	0.01
14	0.10	58.8	0.048	0.06	0.02	0.01	0.01	0.002
Media general	0.68	72.3	0.069	0.34	0.15	0.10	0.06	0.03
DMS(P≤0.05)	0.40	9.10	0.029	0.21	0.11	0.07	0.06	0.05

4.5.5. Efecto de la interacción temperatura x genotipo

La línea 5 de cebada mostró mayor peso seco total de raíces y peso seco de raíces en los estratos de 20-40 y 40-60 cm que los demás genotipos de cebada y trigo; las líneas 4, 3 y 2 de cebada exhibieron mayor cociente raíz/parte aérea que los otros genotipos de cebada y trigo, y la línea 3 de cebada mostró mayor peso seco de raíz en el estrato de 40-60 cm que todos los demás genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero y en condiciones de invernadero, respectivamente (Cuadro 15). La interacción del genotipo con la temperatura del ambiente generalmente es significativa y afecta el comportamiento de la planta; la alta temperatura del suelo y la alta temperatura del suelo en combinación con la temperatura del aire redujeron la tasa fotosintética, la calidad del césped y el número de raíces en *Agrostis palustris* Huds. Cv. Pencross; los efectos adversos de las temperaturas altas del suelo y el aire fueron más pronunciados en la calidad del césped que los efectos individuales de la alta temperatura del suelo o la temperatura del aire (Xu y Huan, 2000). En trigo se observó que la temperatura alta en la

zona de raíces de trigo durante las etapas iniciales de crecimiento redujo el peso seco de la parte aérea, peso seco de las hojas y el área foliar por planta (Tahir *et al.*, 2008).

Cuadro 15. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en condiciones de invernadero (I). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	PSTR (g Pl ⁻¹)		LRML (cm)		CRPA		Peso seco de raíz (g Pl ⁻¹)									
							0.-20 (cm)		20-40 (cm)		40-60 (cm)		60-80 (cm)		80-100 (cm)	
	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I	FI	I
5	1.52	3.03	76.3	84.3	0.113	0.199	0.67	1.40	0.35	0.72	0.24	0.53	0.18	0.25	0.08	0.13
6	0.95	1.31	81.5	84.0	0.072	0.086	0.42	0.65	0.20	0.26	0.16	0.21	0.13	0.16	0.04	0.03
33	1.05	0.77	74.3	67.0	0.097	0.054	0.46	0.45	0.27	0.19	0.20	0.10	0.11	0.02	0.01	0.003
4	1.38	1.78	72.3	75.3	0.113	0.165	0.57	0.73	0.39	0.38	0.25	0.33	0.15	0.21	0.03	0.13
29	0.73	0.57	70.5	68.5	0.063	0.066	0.37	0.20	0.17	0.15	0.11	0.11	0.07	0.07	0.02	0.03
3	1.49	1.90	73.3	75.0	0.120	0.181	0.64	0.71	0.30	0.48	0.28	0.43	0.22	0.21	0.04	0.08
1	0.49	0.50	62.3	70.8	0.048	0.057	0.22	0.22	0.14	0.11	0.05	0.07	0.05	0.04	0.03	0.05
31	0.65	0.81	70.0	75.8	0.056	0.066	0.39	0.38	0.13	0.15	0.07	0.14	0.04	0.09	0.02	0.04
32	0.73	0.52	77.0	69.3	0.048	0.041	0.37	0.28	0.20	0.08	0.07	0.07	0.06	0.05	0.02	0.03
30	0.58	0.41	65.8	56.5	0.054	0.055	0.35	0.28	0.11	0.10	0.08	0.02	0.03	0.01	0.01	0.002
10	0.80	1.12	71.5	73.0	0.057	0.116	0.51	0.54	0.17	0.26	0.07	0.20	0.03	0.12	0.01	0.06
8	1.10	1.39	76.0	77.3	0.077	0.097	0.60	0.77	0.20	0.27	0.14	0.16	0.11	0.10	0.04	0.08
7	1.61	1.09	85.0	80.8	0.100	0.087	0.74	0.50	0.50	0.29	0.21	0.19	0.14	0.09	0.03	0.02
22	1.01	0.55	74.5	71.0	0.114	0.061	0.59	0.31	0.15	0.09	0.12	0.08	0.08	0.06	0.07	0.005
2	1.15	1.25	76.8	80.0	0.118	0.146	0.45	0.44	0.24	0.25	0.20	0.24	0.14	0.19	0.12	0.18
9	1.01	1.45	78.3	67.8	0.091	0.079	0.53	0.94	0.15	0.41	0.14	0.09	0.15	0.02	0.05	0.002
24	0.34	0.36	76.5	75.8	0.042	0.036	0.17	0.24	0.05	0.05	0.05	0.04	0.04	0.02	0.02	0.01
20	0.59	0.47	77.8	71.3	0.076	0.075	0.34	0.28	0.10	0.08	0.07	0.05	0.06	0.05	0.02	0.02
25	0.29	0.29	73.0	72.3	0.034	0.036	0.19	0.16	0.04	0.05	0.04	0.05	0.02	0.02	0.01	0.01
18	0.25	0.18	55.8	62.3	0.050	0.035	0.15	0.11	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.001	0.001
23	0.15	0.21	70.3	69.8	0.029	0.033	0.08	0.13	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.02	0.01	0.005
15	0.33	0.41	75.0	75.5	0.064	0.066	0.18	0.20	0.07	0.08	0.04	0.06	0.02	0.04	0.02	0.03
19	0.13	0.06	71.3	61.3	0.026	0.016	0.09	0.04	0.03	0.01	0.01	0.007	0.01	0.004	0.004	0.001
21	0.27	0.21	70.3	72.0	0.045	0.041	0.16	0.14	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.004
13	0.37	0.19	72.5	75.0	0.064	0.031	0.18	0.12	0.08	0.03	0.05	0.03	0.05	0.01	0.01	0.002
16	0.26	0.16	63.3	64.0	0.042	0.031	0.14	0.09	0.05	0.05	0.03	0.02	0.03	0.004	0.01	0.00003
27	0.13	0.15	74.5	63.5	0.027	0.028	0.07	0.09	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.004
17	0.31	0.37	65.0	77.0	0.050	0.061	0.18	0.22	0.05	0.05	0.04	0.05	0.02	0.03	0.02	0.01
12	0.27	0.22	72.3	73.8	0.070	0.042	0.14	0.12	0.05	0.04	0.03	0.03	0.04	0.02	0.01	0.01
26	0.09	0.13	69.5	72.5	0.032	0.049	0.06	0.07	0.01	0.03	0.01	0.01	0.003	0.01	0.01	0.007
14	0.12	0.08	61.8	55.8	0.057	0.038	0.08	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.002	0.003
11	0.42	0.43	81.3	72.8	0.070	0.097	0.23	0.20	0.08	0.07	0.07	0.04	0.03	0.03	0.01	0.02
28	1.68	0.56	92.0	76.0	0.112	0.066	0.62	0.42	0.40	0.07	0.30	0.03	0.19	0.03	0.17	0.02
Media general	0.67	0.69	72.9	71.7	0.068	0.071	0.33	0.35	0.15	0.15	0.10	0.11	0.07	0.06	0.03	0.03
DMS(P≤0.05)	0.74	0.72	14.4	13.3	0.053	0.070	0.32	0.41	0.21	0.19	0.16	0.15	0.12	0.11	0.08	0.08

4.5.6. Efecto de la interacción humedad del suelo x genotipo

La línea 5 de cebada mostró mayor peso seco total de raíces, longitud de la raíz más larga, cociente raíz/parte aérea y peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60 y 80-100 cm que los demás genotipos de cebada y trigo; las líneas 6, 7, 8 y la variedad 2 de cebada, y las variedades 15 y 28 de trigo mostraron mayor longitud de la raíz más larga que los demás genotipos de trigo y cebada en condiciones de riego y déficit hídrico, respectivamente (Cuadro 16). Las características de las raíces son de importancia fundamental para la exploración del suelo y la adquisición de recursos del suelo; una mayor producción de raíces bajo sequía es ventajosa solo cuando el agua disponible a la planta es suficiente para soportar la producción de grano; el rendimiento de grano se relacionó positivamente con las raíces producidas cerca de la superficie del suelo (0-30 cm) y con el peso seco de raíces profundas (debajo de 30 cm) en condiciones de sequía terminal (Ehdaie *et al.*, 2012). La relación entre la tolerancia a sequía y el tamaño del sistema radical en cebada, mostró que las variedades con un sistema radical más grande produjeron mayor rendimiento de grano en años secos y que las variedades malteras con un mayor tamaño de sistema radical, exhibieron mayor contenido de almidón, extractos de sacarosa y malta, así como mayores rendimientos de proteína y almidón (Chloupek *et al.*, 2010).

Cuadro 16. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	PSTR(g PI ⁻¹)		LRML (cm)		CRPA		Peso seco de raíz (g PI ⁻¹)									
	R	S	R	S	R	S	0.-20 (cm)		20-40 (cm)		40-60 (cm)		60-80 (cm)		80-100 (cm)	
							R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
6	0.66	1.60	71.0	94.5	0.014	0.144	0.50	0.56	0.07	0.39	0.050	0.326	0.024	0.267	0.019	0.058
3	0.67	2.72	53.0	95.3	0.020	0.280	0.44	0.90	0.09	0.70	0.066	0.635	0.060	0.375	0.018	0.103
5	2.10	2.45	64.8	95.8	0.051	0.262	1.35	0.72	0.46	0.61	0.227	0.537	0.047	0.387	0.022	0.192
4	0.70	2.46	52.0	95.5	0.023	0.256	0.53	0.77	0.11	0.66	0.038	0.535	0.017	0.339	0.005	0.156
33	0.68	1.14	54.8	86.5	0.022	0.129	0.51	0.41	0.15	0.31	0.007	0.286	0.007	0.131	0.004	0.004
22	0.39	1.17	53.5	92.0	0.015	0.160	0.33	0.56	0.03	0.21	0.013	0.188	0.005	0.135	0.006	0.069
7	1.29	1.41	72.8	93.0	0.024	0.163	0.72	0.52	0.41	0.38	0.101	0.295	0.043	0.184	0.018	0.033
32	0.52	0.72	50.8	95.5	0.017	0.072	0.38	0.27	0.12	0.17	0.014	0.131	0.005	0.102	0.002	0.046
31	0.33	1.12	55.0	90.8	0.013	0.115	0.24	0.53	0.07	0.22	0.018	0.199	0.004	0.127	0.001	0.057
8	1.20	1.28	60.0	93.3	0.039	0.134	0.97	0.41	0.18	0.29	0.039	0.265	0.010	0.191	0.007	0.120
9	1.38	1.08	55.5	90.5	0.042	0.128	1.09	0.38	0.25	0.30	0.026	0.194	0.013	0.151	0.002	0.052
2	0.72	1.68	62.0	94.8	0.022	0.241	0.47	0.42	0.10	0.39	0.086	0.356	0.023	0.300	0.042	0.255
24	0.29	0.41	61.5	90.8	0.012	0.067	0.24	0.17	0.02	0.09	0.020	0.072	0.007	0.051	0.007	0.024
10	0.82	1.10	52.0	92.5	0.030	0.143	0.64	0.41	0.20	0.24	0.029	0.248	0.015	0.136	0.008	0.069
1	0.36	0.63	59.3	73.8	0.015	0.090	0.17	0.27	0.08	0.17	0.023	0.093	0.039	0.053	0.041	0.039
20	0.36	0.70	53.8	95.3	0.016	0.135	0.28	0.34	0.04	0.14	0.027	0.099	0.010	0.092	0.009	0.030
29	0.21	1.09	41.8	97.3	0.010	0.120	0.17	0.40	0.03	0.28	0.002	0.217	0.001	0.142	0.001	0.054
30	0.19	0.80	43.8	78.5	0.010	0.100	0.15	0.47	0.02	0.19	0.006	0.098	0.003	0.029	0.003	0.012
25	0.21	0.37	49.0	96.3	0.012	0.058	0.17	0.19	0.02	0.07	0.009	0.077	0.012	0.021	0.004	0.009
18	0.10	0.33	43.5	74.5	0.007	0.074	0.07	0.20	0.02	0.08	0.013	0.040	0.005	0.008	0.001	0.0004
23	0.11	0.25	57.5	82.5	0.008	0.055	0.08	0.13	0.004	0.05	0.008	0.034	0.004	0.021	0.005	0.007
15	0.28	0.46	60.0	90.5	0.017	0.113	0.19	0.20	0.05	0.09	0.018	0.081	0.009	0.052	0.011	0.037
17	0.27	0.41	51.0	91.0	0.018	0.093	0.20	0.20	0.03	0.07	0.011	0.074	0.007	0.045	0.013	0.018
13	0.13	0.43	55.8	91.8	0.009	0.086	0.10	0.20	0.02	0.09	0.005	0.074	0.004	0.056	0.001	0.010
21	0.17	0.31	52.5	89.8	0.012	0.075	0.13	0.17	0.02	0.05	0.005	0.046	0.006	0.032	0.007	0.008
27	0.08	0.20	44.8	93.3	0.008	0.047	0.05	0.11	0.01	0.04	0.009	0.031	0.007	0.014	0.009	0.004
16	0.13	0.29	45.0	82.3	0.011	0.062	0.07	0.16	0.02	0.07	0.009	0.041	0.019	0.019	0.006	0.002
28	1.82	0.41	71.8	96.3	0.065	0.113	0.89	0.15	0.38	0.08	0.254	0.075	0.157	0.059	0.138	0.050
19	0.06	0.14	52.5	80.0	0.006	0.037	0.04	0.09	0.01	0.03	0.004	0.011	0.005	0.004	0.002	0.003
12	0.14	0.35	49.5	96.5	0.015	0.096	0.11	0.15	0.02	0.07	0.008	0.054	0.004	0.059	0.0004	0.017
11	0.46	0.39	57.0	97.0	0.031	0.136	0.32	0.10	0.09	0.05	0.035	0.066	0.008	0.046	0.003	0.034
26	0.09	0.13	50.3	91.8	0.020	0.061	0.06	0.07	0.01	0.03	0.006	0.018	0.007	0.010	0.006	0.008
14	0.07	0.13	49.3	68.3	0.017	0.078	0.05	0.07	0.005	0.03	0.009	0.015	0.005	0.008	0.004	0.0005
Media general	0.51	0.85	54.7	89.9	0.019	0.119	0.36	0.32	0.09	0.20	0.036	0.167	0.018	0.110	0.012	0.048
DMS(P≤0.05)	0.72	0.56	14.5	11.0	0.020	0.064	0.40	0.23	0.22	0.14	0.119	0.126	0.078	0.097	0.068	0.074

4.5.7. Efecto de la interacción temperatura x humedad del suelo x genotipo

El comportamiento de todos los genotipos de cebada y trigo en los tratamientos de temperatura del aire y niveles de humedad del suelo fue distinto y sólo la línea 5 de cebada (Centinela x Cerro Prieto) mostró alto peso seco total de raíces, cociente raíz/parte aérea y peso seco de raíces en los estratos 40-60 y 60-80 cm, en comparación con todos los demás genotipos de cebada y trigo incluidos en el presente estudio; además, se observó que la línea 3 de cebada (Centinela x Cerro Prieto) también exhibió un alto valor en el peso seco de raíces en el estrato del suelo de 60-80 cm (Cuadro 17). Aunque el efecto del déficit hídrico del suelo y el efecto de la alta temperatura del aire, generalmente se han estudiado por separado, estos dos estreses ambientales se presentan simultáneamente en la planta; la sequía disminuyó la fotosíntesis, conductancia estomática, área foliar, peso seco de la parte aérea y masa del grano, y peso y contenido de azúcares solubles del grano en trigo, pero aumentó la eficiencia en el uso del agua, mientras la temperatura alta del aire aceleró la declinación en la fotosíntesis y área foliar, disminuyó el peso de la parte aérea y masa del grano, así como también, el peso y el contenido de azúcar en el grano, y redujo la eficiencia en el uso del agua; las interacciones entre los dos estreses fueron pronunciadas y las consecuencias de la sequía en todos los parámetros fisiológicos fueron más severas a alta temperatura (Shah and Paulsen, 2003). Un sistema radical profundo y profuso contribuyó a la adaptación a sequía en líneas trigo que, además, mostraron alta acumulación de reservas en el tallo, considerando que estas dos estrategias son muy útiles, para la adaptación a sequía (Lopes y Reynolds, 2010).

Cuadro 17. Peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente de raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíces en los estratos de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm para todos los genotipos de cebada y trigo fuera del invernadero (FI) y en invernadero (I) bajo riego (R) y sequía (S). Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Genotipos	PSTR(g Pt ⁻¹)				LRML (cm)				CRPA			
	FI		I		FI		I		FI		I	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
5	0.92	2.12	3.29	2.78	55.5	97.0	74.0	94.5	0.026	0.201	0.076	0.323
6	0.59	1.31	0.73	1.89	68.0	95.0	74.0	94.0	0.014	0.130	0.014	0.158
4	0.77	2.0	0.63	2.93	49.0	95.5	55.0	95.5	0.025	0.202	0.020	0.311
33	0.51	1.60	0.86	0.68	57.5	91.0	52.0	82.0	0.018	0.176	0.027	0.081
3	0.90	2.07	0.45	3.36	51.0	95.5	55.0	95.0	0.029	0.211	0.012	0.350
10	1.11	0.49	0.53	1.71	52.0	91.0	52.0	94.0	0.031	0.084	0.028	0.203
7	1.73	1.49	0.85	1.33	78.0	92.0	67.5	94.0	0.028	0.171	0.020	0.154
1	0.51	0.46	0.20	0.79	66.0	58.5	52.5	89.0	0.017	0.080	0.014	0.100
29	0.28	1.19	0.13	1.00	44.5	96.5	39.0	98.0	0.010	0.116	0.009	0.124
22	0.47	1.54	0.30	0.80	54.5	94.5	52.5	89.5	0.016	0.212	0.014	0.109
31	0.51	0.79	0.16	1.46	53.5	86.5	56.5	95.0	0.019	0.092	0.008	0.137
32	0.75	0.71	0.30	0.73	57.5	96.5	44.0	94.5	0.021	0.074	0.012	0.070
8	0.99	1.21	1.41	1.36	60.0	92.0	60.0	94.5	0.031	0.122	0.048	0.146
2	0.76	1.54	0.68	1.81	59.5	94.0	64.5	95.5	0.024	0.212	0.021	0.270
30	0.29	0.87	0.08	0.73	44.0	87.5	43.5	69.5	0.011	0.098	0.009	0.101
9	0.90	1.11	1.86	1.0	59.0	97.5	52.0	83.5	0.031	0.151	0.054	0.105
20	0.38	0.80	0.33	0.60	60.0	95.5	47.5	95.0	0.016	0.136	0.016	0.133
24	0.23	0.45	0.35	0.37	61.0	92.0	62.0	89.5	0.011	0.074	0.014	0.059
25	0.25	0.32	0.16	0.41	48.5	97.5	49.5	95.0	0.014	0.055	0.011	0.061
15	0.26	0.40	0.30	0.51	61.0	89.0	59.0	92.0	0.014	0.115	0.020	0.111
18	0.11	0.39	0.09	0.27	40.0	71.5	47.0	77.5	0.009	0.085	0.006	0.064
23	0.08	0.21	0.13	0.28	58.0	82.5	57.0	82.5	0.007	0.051	0.009	0.058
21	0.2	0.33	0.14	0.28	51.0	89.5	54.0	90.0	0.013	0.077	0.010	0.072
13	0.13	0.60	0.13	0.26	53.5	91.5	58.0	92.0	0.010	0.118	0.008	0.054
19	0.07	0.19	0.04	0.09	63.5	79.0	41.5	81.0	0.006	0.046	0.006	0.027
27	0.07	0.19	0.09	0.22	52.5	96.5	37.0	90.0	0.007	0.047	0.010	0.047
16	0.16	0.36	0.09	0.22	40.5	86.0	49.5	78.5	0.013	0.072	0.010	0.052
17	0.27	0.34	0.26	0.47	44.5	85.5	57.5	96.5	0.022	0.079	0.015	0.108
12	0.15	0.39	0.13	0.31	48.0	96.5	51.0	96.5	0.018	0.121	0.012	0.071
26	0.08	0.10	0.10	0.15	44.0	95.0	56.5	88.5	0.017	0.048	0.024	0.075
14	0.09	0.14	0.05	0.11	53.5	70.0	45.0	66.5	0.014	0.100	0.019	0.057
11	0.49	0.34	0.43	0.44	64.5	98.0	49.5	96.0	0.032	0.109	0.030	0.164
28	2.85	0.50	0.80	0.32	87.0	97.0	56.5	95.5	0.102	0.121	0.028	0.104
Media general	0.54	0.80	0.49	0.90	55.8	90.1	53.7	89.7	0.020	0.115	0.019	0.123
DMS(p≤0.05)	0.99	0.84	0.79	0.59	19.6	15.6	22.5	15.7	0.026	0.084	0.027	0.076

Continúa cuadro 17

Genotipos	Peso seco de raíz (g Pl ⁻¹)																			
	0-20 (cm)				20-40 (cm)				40-60 (cm)				60-80 (cm)				80-100 (cm)			
	FI		I		FI		I		FI		I		FI		I		FI		I	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
5	0.65	0.68	2.1	0.75	0.13	0.58	0.78	0.65	0.056	0.418	0.398	0.656	0.059	0.310	0.036	0.464	0.028	0.130	0.016	0.253
6	0.35	0.48	0.65	0.65	0.07	0.33	0.08	0.44	0.089	0.237	0.011	0.415	0.048	0.210	0.000	0.325	0.038	0.051	0.000	0.065
4	0.49	0.65	0.57	0.88	0.18	0.60	0.04	0.73	0.069	0.422	0.008	0.649	0.031	0.268	0.003	0.409	0.010	0.051	0.0003	0.260
33	0.37	0.56	0.65	0.25	0.12	0.42	0.18	0.21	0.007	0.387	0.008	0.185	0.004	0.226	0.009	0.035	0.003	0.008	0.006	0.000
3	0.61	0.67	0.27	1.14	0.10	0.50	0.07	0.89	0.068	0.484	0.064	0.786	0.088	0.361	0.032	0.389	0.032	0.055	0.003	0.151
10	0.82	0.20	0.46	0.62	0.24	0.11	0.15	0.36	0.019	0.129	0.040	0.367	0.020	0.043	0.010	0.229	0.016	0.008	0.000	0.130
7	0.88	0.59	0.55	0.45	0.64	0.36	0.18	0.39	0.113	0.303	0.090	0.288	0.071	0.205	0.015	0.163	0.024	0.029	0.011	0.038
1	0.20	0.24	0.14	0.30	0.15	0.13	0.02	0.21	0.038	0.060	0.007	0.127	0.073	0.028	0.006	0.078	0.056	0.000	0.027	0.077
29	0.23	0.50	0.11	0.29	0.05	0.29	0.02	0.28	0.002	0.214	0.003	0.221	0.002	0.136	0.000	0.147	0.001	0.046	0.000	0.061
22	0.40	0.79	0.27	0.34	0.04	0.26	0.02	0.17	0.025	0.214	0.002	0.161	0.006	0.146	0.005	0.125	0.011	0.130	0.002	0.008
31	0.34	0.43	0.14	0.62	0.12	0.14	0.02	0.29	0.035	0.114	0.001	0.284	0.007	0.072	0.000	0.181	0.002	0.033	0.000	0.082
32	0.48	0.25	0.28	0.28	0.23	0.18	0.01	0.17	0.024	0.123	0.003	0.138	0.006	0.108	0.005	0.096	0.003	0.042	0.000	0.050
8	0.83	0.38	1.10	0.45	0.10	0.30	0.25	0.29	0.020	0.265	0.059	0.266	0.021	0.190	0.000	0.191	0.015	0.074	0.000	0.166
2	0.48	0.43	0.46	0.42	0.10	0.38	0.10	0.41	0.100	0.305	0.073	0.407	0.035	0.240	0.012	0.359	0.048	0.190	0.035	0.319
30	0.25	0.45	0.06	0.50	0.03	0.19	0.01	0.18	0.004	0.155	0.007	0.040	0.002	0.051	0.004	0.007	0.004	0.021	0.002	0.002
9	0.79	0.27	1.39	0.49	0.05	0.25	0.46	0.35	0.048	0.223	0.005	0.166	0.021	0.270	0.006	0.031	0.002	0.101	0.001	0.003
20	0.25	0.43	0.30	0.26	0.05	0.14	0.02	0.13	0.048	0.098	0.006	0.100	0.010	0.101	0.010	0.083	0.016	0.031	0.002	0.028
24	0.19	0.16	0.29	0.19	0.01	0.10	0.03	0.08	0.017	0.087	0.024	0.058	0.010	0.070	0.003	0.031	0.012	0.033	0.003	0.016
25	0.21	0.17	0.12	0.20	0.01	0.06	0.02	0.09	0.008	0.067	0.010	0.086	0.013	0.018	0.011	0.024	0.005	0.008	0.004	0.009
15	0.16	0.20	0.21	0.18	0.06	0.07	0.05	0.11	0.018	0.070	0.018	0.093	0.002	0.036	0.017	0.069	0.017	0.021	0.006	0.054
18	0.07	0.24	0.06	0.17	0.02	0.09	0.01	0.07	0.007	0.054	0.020	0.026	0.006	0.007	0.003	0.010	0.001	0.0003	0.001	0.0005
23	0.05	0.11	0.12	0.15	0.004	0.06	0.004	0.05	0.011	0.024	0.004	0.044	0.004	0.014	0.005	0.029	0.009	0.005	0.000	0.009
21	0.15	0.18	0.13	0.15	0.03	0.06	0.01	0.05	0.007	0.047	0.004	0.045	0.010	0.037	0.002	0.027	0.015	0.009	0.000	0.007
13	0.09	0.28	0.12	0.12	0.02	0.13	0.01	0.05	0.006	0.094	0.004	0.054	0.007	0.084	0.001	0.026	0.002	0.017	0.0001	0.004
19	0.05	0.12	0.03	0.05	0.01	0.04	0.002	0.02	0.003	0.013	0.005	0.009	0.006	0.006	0.005	0.003	0.001	0.007	0.003	0.000
27	0.04	0.10	0.06	0.13	0.01	0.03	0.01	0.05	0.006	0.028	0.012	0.033	0.009	0.022	0.005	0.005	0.011	0.007	0.007	0.001
16	0.09	0.20	0.05	0.12	0.02	0.07	0.03	0.07	0.011	0.055	0.007	0.028	0.035	0.033	0.002	0.005	0.012	0.004	0.00005	0.000
17	0.16	0.19	0.24	0.21	0.05	0.05	0.01	0.08	0.018	0.060	0.005	0.088	0.012	0.025	0.003	0.064	0.026	0.008	0.000	0.027
12	0.11	0.18	0.12	0.12	0.02	0.07	0.01	0.06	0.012	0.056	0.003	0.051	0.005	0.075	0.003	0.043	0.001	0.010	0.000	0.025
26	0.06	0.06	0.06	0.08	0.01	0.02	0.02	0.03	0.006	0.018	0.007	0.019	0.005	0.002	0.009	0.016	0.005	0.009	0.006	0.007
14	0.08	0.07	0.02	0.07	0.005	0.04	0.005	0.03	0.005	0.019	0.013	0.010	0.003	0.009	0.008	0.006	0.003	0.000	0.005	0.001
11	0.32	0.13	0.33	0.07	0.11	0.05	0.07	0.06	0.052	0.078	0.017	0.054	0.006	0.054	0.011	0.039	0.003	0.025	0.002	0.043
28	1.06	0.18	0.72	0.12	0.70	0.09	0.07	0.06	0.505	0.100	0.004	0.050	0.312	0.067	0.001	0.051	0.276	0.064	0.000	0.037
Media general	0.34	0.32	0.37	0.33	0.11	0.19	0.08	0.22	0.044	0.152	0.028	0.182	0.029	0.107	0.007	0.114	0.021	0.037	0.004	0.059
DMS(P≤0.05)	0.49	0.37	0.60	0.25	0.27	0.22	0.23	0.15	0.191	0.185	0.069	0.131	0.157	0.138	0.020	0.098	0.139	0.074	0.024	0.111

El efecto del genotipo en todas las características estudiadas mostró que las líneas de cebada 6 y 3, y la variedad 33, produjeron el mayor rendimiento de grano en promedio de los dos tratamientos de temperatura del aire y los dos niveles de humedad edáfica; además la línea 6 mostró alto peso seco de la parte aérea, biomasa total, número de granos por planta y longitud de la raíz más larga; la línea 3 además de alto rendimiento de grano exhibió alto cociente de raíz/parte aérea y peso seco de raíz en el estrato de 40-60 cm de profundidad del suelo, y la variedad 33 mostró alto índice de cosecha e índice de cosecha modificado. Las líneas 6 y 3 y la variedad 33 acortaron el número de GDC ($^{\circ}\text{Cd}$) a la antesis y madurez fisiológica.

En el presente estudio queda clara la importancia que las raíces y los órganos aéreos de la planta tienen en condiciones de estrés, causado por el déficit hídrico del suelo y la temperatura alta del aire; no hay duda que las raíces tienen una estrecha comunicación con los órganos aéreos de la planta de tal forma, que la percepción del estrés hídrico en la raíz se comunica a los órganos aéreos y la planta reacciona haciendo los ajustes genético-fisiológicos necesarios, para asegurar la sobrevivencia y acumulación de materia seca en los granos; no obstante parece ser que la percepción del estrés en los órganos aéreos no se comunica a las raíces, al no haber efecto significativo de la alta temperatura del aire en el crecimiento de las raíces.

5. CONCLUSIONES

La alta temperatura o calor en condiciones de invernadero disminuyó el rendimiento de grano y sus componentes, índice de cosecha, índice de cosecha modificado, espigas planta⁻¹, granos planta⁻¹ y altura de planta, además acortó el tiempo requerido para la antesis y madurez fisiológica.

El déficit hídrico del suelo redujo drásticamente el rendimiento de grano y todos sus componentes, acortó el tiempo requerido para la madurez fisiológica e incrementó el peso seco total de raíces, cociente raíz/parte aérea y el peso seco de raíces en los estratos 20-40, 40-60, 60-80 y 80-100 cm; además de producir una raíz más larga con 35 cm con mayor longitud en sequía que en riego.

La combinación del estrés causado por los tratamientos de temperatura y niveles de humedad edáfica afectó al rendimiento de grano y sus componentes, la fenología y las características de las raíces; la alta temperatura del invernadero redujo el rendimiento de grano y sus componentes número de espigas planta⁻¹ y granos planta⁻¹, altura de planta en riego, el índice de cosecha e índice de cosecha modificado en sequía; disminuyó el número de grados día a madurez fisiológica en riego y el número de grados día a antesis y madurez fisiológica en sequía, aumentó el peso seco de raíces en los estratos de 40-60 y 80-100 cm en sequía y redujo el peso seco de raíces en los estratos de 60-80 y 80-100 en riego.

Los genotipos de cebada identificados con los números de variedad 6, 3 y 33 mostraron mayor rendimiento de grano que todos los demás genotipos de cebada y trigo, en condiciones de invernadero y fuera del invernadero con riego y sequía; la línea 6 además de alto rendimiento de grano, mostró alto peso seco de la parte aérea, biomasa total y granos planta⁻¹; la variedad 33 tuvo alto índice de cosecha e índice de cosecha modificado.

6. LITERATURA CITADA

- Adda, A., M. Sahnoune, M. Kaid-Harch and O. Merah. 2005. Impact of water deficit intensity on durum wheat seminal roots. *Comptes Rendus Biologies* 328:918-927.
- Abou-Elwafa, S.F. and K.A. Amein. 2016. Genetic diversity and potential high temperature tolerance in barley (*Hordeum vulgare*). *World Journal of Agricultural Research* 4(1):1-8.
- Akman, H., N. Akgun and A. Tamkoc. 2017. Screening for root and shoot traits in different wheat species and wild wheat relatives. *Botanical Sciences* 95(1):1-8.
- Asseng, S., J.T. Ritchie, A.J.M. Smucker and M.J. Robertson. 1998. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat. *Plant and Soil* 201:265–273.
- Asseng, S., *et al.* 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change* 5:143-147.
- Ashoub, A., M. Baeumlisberger, M. Neupaertl, M. Karas and W. Brüggemann. 2015. Characterization of common and distinctive adjustments of wild barley leaf proteome under drought acclimation, heat stress and their combination. *Plant Molecular Biology* 87:459-471.
- Atta, B.M., T. Mahmood and R.M. Trethowan. 2013. Relationship between root morphology and grain yield of wheat in north-western NSW, Australia. *Australian Journal of Crop Science* 7(13):2108-2115.
- Balla, K., M. Rakszegi, Z. Li, F. Békés, S. Bencze and O. Veisz. 2011. Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Science* 29(2):117–128.
- Barnabás, B., K. Jäger and A. Fehér. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment* 31:11-38.
- Berry, J. and O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31:491-543.
- Brisson, N., E. Guevara, S. Meira, M. Maturano and G. Coca. 2001. Response of five wheat cultivars to early drought in the Pampas. *Agronomie, EDP Sciences* 21(5):483-495.
- Cairns, J.E., J. Crossa, P.H. Zaidi, P. Grudloyma, C. Sánchez, J.L. Araus, S. Thaitad, D. Makumbi, C. Magorokosho, M. Bänziger, A. Menkir, S. Hearne and G.N. Atlin. 2013.

- Identification of drought, heat, and combined drought and heat tolerant donors in maize. *Crop Science* 53:1335–1346.
- Chloupek, O., V. Dostál, T. Středa, V. Psota and O. Dvořáčková. 2010. Drought tolerance of barley varieties in relation to their root system size. *Plant Breeding* 129:630-636.
- Clark, L. J., D. J. G. Gowing, R.M. Lark, P.B. Leeds-Harrison, A.J. Miller, D.M. Wells, W.R. Whalley and A.P. Whitmore. 2005. Sensing the physical and nutritional status of the root environment in the field: a review of progress and opportunities. *Journal of Agricultural Science* 143:347-358.
- Daryanto, S., L. Wang and P.A. Jancinthe. 2017. Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management* 179:18–33.
- Davies, W. J. and J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:55-76.
- Dodd, I. C. 2005. Root-to-shoot signalling: Assessing the roles of “up” in the up and down world of long-distance signalling *in planta*. *Plant and Soil* 274:251-270.
- Dolferus, R., X. Ji and A.R. Richards. 2011. Abiotic stress and control of grain number in cereals. *Plant Science* 181:331-341.
- Ehdaie, B., A.P. Layne and G.J. Waines. 2012. Root system plasticity to drought influences grain yield in bread wheat. *Euphytica* 186:219-232.
- Estrada-Campuzano, G., D.J. Miralles and G.A. Slafer. 2008. Genotypic variability and response to water stress of pre- and post-anthesis phases in triticale. *European Journal of Agronomy* 28:171–177.
- Fahad, S., A.A. Bajwa, U. Nazir, S.A. Anjum, A. Farooq, A. Zohaib, S. Sadia, W. Nasim, S. Adkins, S. Saud, M.Z. Ihsan, H. Alharby, C. Wu, D. Wang and J. Huang. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science* 8:1147.
- Ferris, R., R.H. Ellis, T.R. Wheeler and P. Hadley. 1998. Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Annals of Botany* 82:631-639.

- Frank, A. B. and A. Bauer. 1997. Temperature effects prior to double ridge on apex development and phyllochron in spring barley. *Crop Science* 37:1527-1531.
- García E. 2004. Modificaciones al sistema climático de Köppen. 5a. ed. Instituto de Geografía. Serie de libros No. 6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México. 90 pp.
- García, G.A., M.F. Dreccer, D.J. Miralles and R.A. Serrago. 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Global Change Biology* 21:4153-4164.
- Gewin V. 2010. An underground revolution. *Nature* 466:552-553.
- Gol, L., F. Tomé and M. von Korff. 2017. Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status. *Journal of Experimental Botany* 68(7):1399–1410.
- González, A., I. Martin and L. Ayerbe. 2007. Response of barley genotypes to terminal soil moisture stress: phenology, growth, and yield. *Australian Journal of Agricultural Research* 58(1):29-37.
- González, A., I. Martin and L. Ayerbe. 2008. Yield and osmotic adjustment capacity of barley under terminal water-stress conditions. *Journal Agronomy and Crops Science* 194:81-91.
- Guan, X-K., L. Song, T-C. Wang, N.C. Turner and F.M Li. 2015. Effect of drought on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and yield of six different-era spring wheat cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science* 201:253-266.
- Gupta N.K., S. Agarwal, V.P. Agarwal, N.S. Nathawat, S. Gupta and G. Singh. 2013. Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system in wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum* 35:1837-1842.
- Hossain, A., J.A. Teixeira Da Silva, M.Viacheslovna L. and V.Petrovich Z. 2012. High temperature combined with drought affect rainfed spring wheat and barley in South-Eastern Russia: I. Phenology and growth. *Saudi Journal of Biological Science* 19: 473-487.

- Ihsan, M.Z., F.S. El-Nakhlawy, S.M. Ismail, S. Fahad and I. Daur. 2016. Wheat phenological development and growth studies as affected by drought and late season high temperature stress under arid environment. *Frontiers in Plant Science* 7:795.
- IPCC. 2014. Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, N.Y., USA, 1132 pp.
- Jiang, Y. and B. Huang. 2001. Osmotic adjustment and root growth associated with drought preconditioning-enhanced heat tolerance in Kentucky bluegrass. *Crop Science* 41: 1168-1173.
- Karsai, I., E. Igartua, A.M. Casas, T. Kiss, V. Soós, K. Balla, Z. Bedó and O. Veisz. 2013. Developmental patterns of a large set of barley (*Hordeum vulgare*) cultivars in response to ambient temperature. *Annals of Applied Biology* 162: 309-323.
- Kishor, P.B.K., K. Rajesh, P.S. Reddy, C. Seiler and N. Sreenivasu. 2014. Drought stress tolerance mechanisms in barley and its relevance to cereals. *In: J. Kumlehn, N. Stein (eds.), Biotechnological approaches to barley improvement, biotechnology in agriculture and forestry.* Springer Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, Germany. pp:161-179.
- Leilah A.A. and S.A. Al-Katheeb. 2005. Statistical analysis of wheat yield under drought conditions. *Journal of Arid Environments* 61:483–496.
- Lesk, C., P. Rowhani and N. Ramankutty. 2016. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature* 529:84-87.
- Lipiec, J., C. Doussan, A. Nosalewicz and K. Kondracka. 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics* 27:463-477.
- Liu, B., S. Asseng, L. Liu, L. Tang, W. Cao and Y. Zhu. 2016. Testing the responses of four wheat crop models to heat stress at anthesis and grain filling. *Global Change Biology* 22:1890-1903.

- Lobell, D.B., W. Schlenker and J. Costa-Roberts. 2011. Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333:616-620.
- Lobell, D.B., G.L. Hammer, K. Chenu, B. Zheng, G. McLean and S.C. Chapman. 2015. The shifting influence of drought and heat stress for crops in northeast Australia. *Global Change Biology* 21:4115-4127.
- Lopes, S. M. and M.P. Reynolds. 2010. Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology* 37(2):147-156.
- López-Castañeda, C. and R.A. Richards. 1994b. Variation in temperate cereals in rainfed environments I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Research* 37 (1):51-62.
- López-Castañeda, C. and R.A. Richards. 1994a. Variation in temperate cereals in rainfed environments II. Phasic development and growth. *Field Crops Research* 37:63-75.
- López-Castañeda, C., R.A. Richards, G.D. Farquhar and R.E. Williamson. 1996. Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Science* 36:1257-1266.
- López-Castañeda, C. and J.G. Waines. 2010. Variación en caracteres de crecimiento de la raíz en trigos antiguos y modernos mexicanos. *In: Cruz-Izquierdo S., Muratalla L. A., y Kato Y.A.T. (eds.). 2010. La Investigación al Servicio del Campo Mexicano. Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética. Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. pp:28-31.*
- López-Castañeda, C. 2011. Variación en rendimiento de grano, biomasa y número de granos en cebada bajo tres condiciones de humedad del suelo. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:907-918.
- López-Castañeda, C. 2012. Green-revolution wheat: variability in root characters between old and modern bread wheat cultivars from Mexico and the United States of America (Grant CN-09-367). Final Narrative Report, UC MEXUS-CONACYT, Collaborative Grant Application, University of California, Riverside, CA, USA. May 2012. 35 p.

- López-Castañeda C. 2013. Resistencia a sequía en trigo. *In: Avances de Investigación 2012. Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad - Genética. Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad - Genética.* Cruz I., S., O. J. Ayala G., N. Cruz H., I. Ramírez R. y E. Martínez V. (eds.). Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo. Montecillo, Texcoco, Estado de México. pp: 35-39.
- Ludwig, F. and S. Asseng. 2010. Potential benefits of early vigor and changes in phenology in wheat to adapt to warmer and drier climates. *Agricultural Systems* 103:127–136.
- Lynch, J.P. 2007. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55:493-512.
- Lynch, J.P. 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112:347–357.
- Lynch, J.P. and T. Wojciechowski. 2015. Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. *Journal of Experimental Botany* 66 (8): 2199–2210.
- McMaster, G.S., W.W. Wilhelm and A.B. Frank. 2005. Developmental sequences for simulating crop phenology for water-limiting conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 56:1277-1288.
- Miranda-Domínguez, L.E., C. López-Castañeda, I. Benítez-Riquelme y J.A. Mejía-Contreras. 2016. Desarrollo radical y rendimiento en diferentes variedades de trigo, cebada y triticale bajo condiciones limitantes de humedad del suelo. *Terra Latinoamericana* 34(4): 393-407.
- Modhej, A., A. Naderi, Y. Emam, A. Aynehband and Gh. Normohamadi. 2008. Effects of post-anthesis heat stress and nitrogen levels on grain yield in wheat (*T. durum* and *T. aestivum*) genotypes. *International Journal of Plant Production* 2: 257-268.
- Moriondo, M. and M. Bindi. 2007. Impact of climate change on the phenology of typical mediterranean crops. *Italian Journal of Agrometeorology* xxx (3):5-12.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 239–250.

- Nahar, K., K.U. Ahamed and M. Fujita. 2010. Phenological variation and its relation with yield in several wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under normal and late sowing mediated heat stress condition. *Notulae Scientia Biologicae* 2(3): 51-56.
- Nawaz, A., M. Farooq, S.A. Cheema, A. Yasmeen and A. Wahid. 2013. Stay green character at grain filling ensures resistance against terminal drought in wheat. *International Journal of Agriculture and Biology* 15(6):1272-1276.
- Nicholas, M.E., R.M. Gleadow and M.J. Dalling. 1984. Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 11(6):553–566.
- Okuyama, L.A., L.C. Federizzi and J.F.B. Neto. 2004. Correlation and path analysis of yield and its components and plant traits in wheat. *Ciencia Rural Santa María* 34 (6): 1701-1708.
- Oshino, T., M. Abiko, R. Saito, E. Ichiishi, M. Endo, M. Kawagishi-Kobayashi and A. Higashitani. 2007. Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants. *Molecular Genetics and Genomics* 278: 31–42.
- Parent, B., J. Bonneau, L. Maphosa, A. Kovalchuk, P. Langridge, and D. Fleury. 2017. Quantifying wheat sensitivities to environmental constraints to dissect genotype x environment interactions in the field. *Plant Physiology* 174:1669-1682.
- Passarella, V.S., R. Savin and G.A. Slafer. 2005. Breeding effects on sensitivity of barley grain weight and quality to events of high temperature during grain filling. *Euphytica* 141:41.
- Pradhan, G.P., P.V.V. Prasad, A.K. Fritz, M.B. Kirkham and B.S. Gill. 2012. Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. *Functional Plant Biology* 39(3):190-198.
- Prasad, P.V.V., S.A. Staggenborg and Z. Ristic. 2008b. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *In: Ahuja L.R., V.R. Reddy, S.A. Saseendran and Q. Yu (eds.) Response of crops to limited water: Understanding and modeling water stress effects on plant growth processes. Advances in Agricultural Systems Modeling Series 1. Madison, WI, USA. 301-355.*

- Prasad, P.V.V., S.R. Pisipati, Z. Ristic, U. Bokovnik, and A.K. Fritz. 2008a. Impact of nighttime temperature on physiology and growth of spring wheat. *Crop Science* 48: 2372-2380.
- Prasad, P.V.V., S.R. Pisipati, I. Momčilović and Z. Ristic. 2011. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *Journal Agronomy & Crop Science* 197:430-441.
- Rang, Z.W., S.V.K. Jagadish, Q.M. Zhou, P.Q. Craufurd and S. Heuer. 2011. Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice. *Environmental and Experimental Botany* 70:58–65.
- Reynolds, M.P., C. Saint Pierre, A.S.I. Saad, M. Vargas and A.G. Condon. 2007. Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Science* 47(3):s172–s189.
- Reynolds, M.P., D. Hays and S. Chapman. 2010. Breeding for adaptation to heat and drought stress. *In: Reynolds, M.P. (ed.), Climate change and crop production*. CPI Group (UK) Ltd, Croydon, CR0 4YY. 292 p.
- Rezaei, E.E., S. Siebert and F. Ewert. 2015. Intensity of heat stress in winter wheat-phenology compensates for the adverse effect of global warming. *Environmental Research Letters* 10:1-8.
- Richards, R.A., G.J. Rebetzke, M. Watt, A.G. (Tony) Condon, W. Spielmeyer and R. Dolferus. 2010. Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Functional Plant Biology* 37:85–97.
- Rizhsky, L., H. Liang and R. Mittler. 2002. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiology* 130: 1143–1151.
- Saini, H.S., M. Sedgley and D. Aspinall. 1983. Effect of heat stress during floral development on pollen tube growth and ovary anatomy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Plant Physiology* 10(2):137–144.

- Sairam R.K., G.C. Srivastava and D.C. Saxena. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum* 43(2):245-251.
- Sakata, T., H. Takahashi, I. Nishiyama and A. Higashitani. 2000. Effects of high temperature on the development of pollen mother cells and microspores in barley *Hordeum vulgare* L. *Journal of Plant Research* 113: 395-402.
- Salvucci, M.E. and S.J. Crafts-Brandner. 2004. Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of Rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiology* 134:1460-1470.
- Samarah, N.H. 2005. Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agronomy for Sustainability Development* 25:145-149.
- Sánchez-Díaz, M., J.L. García, M.C. Antolín and J.L. Araus. 2002. Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange and stable carbon isotope composition of barley. *Photosynthetica* 40(3):415-421.
- SAS. 2009. The SAS System release 9.1 for Windows. Cary, North Carolina, United States: SAS Institute, Inc.
- Savin, R., P.J. Stone, M.E. Nicolas and I.F. Wardlaw. 1997. Grain growth and malting quality of barley. 1. Effects of heat stress and moderately high temperature. *Australian Journal of Agricultural Research* 48(5):615 – 624.
- Saxena, D.C., S.V.S. Prasad, R. Chatrath, S.C. Mishra, M. Watt, R. Prashar, A. Wason, A. Gautam and P. Malviya. 2014. Evaluation of root characteristics, canopy temperature depression and stay green trait in relation to grain yield in wheat under early and late sown conditions. *Indian Journal of Plant Physiology* 19(1):43–47.
- Schachtman, D.P. and J.Q.D. Goodger. 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science* 13:281-287.
- Shah, N.H. and G.M. Paulsen. 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil* 257: 219-226.

- Solano, H. S., M. Zamora D., F.P. Gámez V., J.J. García R., R. Sánchez C., J. Ireta M., F. Díaz E. y R. Garza G. 2009. Alina, nueva variedad de cebada maltera para riego en El Bajío. *Agricultura Técnica en México* 35(4):467-469.
- Spiertz, J.H.J., R.J. Hamer, H. Xu, C. Primo-Martin, C. Don and P.E.L. Van Der Putten. 2006. Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits. *European Journal of agronomy* 25(2):89-95.
- Steinemann, S., Z. Zeng, A. McKay, S. Heuer, P. Landgridge and C.Y. Huang. 2015. Dynamic root responses to drought and rewatering in two wheat (*Triticum aestivum*) genotypes. *Plant Soil* 391:139-152.
- Tahir, I.S.A., N. Nakata, T. Yamaguchi, J. Nakano and A.M. Ali. 2008. Influence of high shoot and root-zone temperatures on growth of three wheat genotypes during early vegetative stages. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194:141-151.
- Talukder, A.S.M.H., G. Gill, G. McDonald, P. Hayman, A. Bronya. 2010. Field evaluation of sensitivity of wheat to high temperature stress near flowering and early grain set. *In: Dove, H., and R. Culvenor (eds.). Proceedings of the 15th Australian Agronomy Conference, Lincoln, New Zealand, 15-18 November 2010. Publish online- no pagination.*
- Talukder, A.S.M.H.M., G.K. McDonald and G.S. Gill. 2014. Effect of short-term heat stress prior to flowering and early set on the grain yield of wheat. *Field Crops Research* 160: 54-63.
- Vile, D., M. Pervent, M. Belluau, F. Vasseur, J. Bresson, B. Muller, C. Granier and T. Simonneau. 2012. Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects?. *Plant Cell and Environment* 35:702–718.
- Vincent, C.D. 1989. Recent advances in modelling crop response to temperature. *Outlook on Agriculture* 18(2):54-57.
- Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf and M.R. Foolad. 2007. Heat tolerance in Plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61:199–223.
- Wang, J., E. Wang, L. Feng, H. Yin and W. Yu. 2013. Phenological trends of winter wheat in response to varietal and temperature changes in the North China Plain. *Field Crops Research* 144:135-144.

- Wheeler, T.R., T.D. Hong, R.H. Ellis, G.R. Batts, J.I.L. Morison and P. Hadley. 1996. The duration and rate of grain growth, and harvest index, of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *Journal of Experimental Botany* 47(298): 623-630.
- Xu, Q. and B. Huang. 2000. Growth and physiological responses of creeping bentgrass to changes in air and soil temperatures. *Crop Science* 40:1363-1368.
- Zamora, D. M., S. Solano H., R. Gómez M., I. Rojas M., J. Ireta M., R. Garza G. y C. Ortiz T. 2008. Adabella: variedad de cebada maltera para valles altos de la mesa central de México. *Agricultura Técnica en México* 34(4):491-493.
- Zamora, D. M., S. Solano H., R. Garza G., J. Islas G., R. Huerta Z. y M. López C. 2010. Armida, nueva variedad de cebada maltera para riego en El Bajío. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 1(5):723-726.
- Zhang M., Z.Q. Jin, J. Zhao, G. Zhang and F. Wu. 2015. Physiological and biochemical responses to drought stress in cultivated and Tibetan wild barley. *Plant Growth Regulation* 75:567–574.
- Zhang, X., J. Cai, B. Wollenweber, F. Liu, T. Dai, W. Cao and D. Jiang. 2013. Multiple heat and drought events affect grain yield and accumulations of high molecular weight glutenin subunits and glutenin macropolymers in wheat. *Journal of Cereal Science* 57:134-140.

7. APÉNDICE

Cuadro 1 A. Cuadrados medios para el rendimiento de grano (RG), peso seco de la parte aérea (PSPA), biomasa total (BMT), índice de cosecha (IC), índice de cosecha modificado (ICr), espigas por planta (E P⁻¹), granos por planta (G P⁻¹) y altura de planta (AP) fuera del invernadero y en invernadero con riego y sequía para todos los genotipos. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Fuente de variación	GL	RG (g PI ⁻¹)	PSPA (g PI ⁻¹)	BMT (g PI ⁻¹)	IC	ICr	E P ⁻¹	G P ⁻¹	AP (cm)
Temperatura	1	57.8**	30.3ns	28.5ns	0.05**	0.04**	88.7**	15257.7**	1252.4**
Humedad del suelo	1	4019**	16775.7**	16072.2**	1.7**	2.0**	2491.4**	1847527.4**	19708.2**
Temperatura*humedad del suelo	1	23.7*	39.4ns	47.4 ns	0.008ns	0.005ns	53.6**	1925.7ns	833.2**
Genotipos	32	58**	377.1**	430.4**	0.1**	0.09**	68.3**	31105.8**	419.9**
Temperatura*genotipos	32	13.2**	30.8ns	33.5*	0.02**	0.02**	10.9*	6616.4**	54.2*
Humedad del suelo*genotipos	32	30.9**	180.6**	176.6**	0.02**	0.02**	50.5**	11892.8**	196.2**
Temperatura*humedad del suelo*genotipos	32	9.3**	31.0ns	33.1*	0.009**	0.009*	13.7**	5033.9**	33.6ns
Error	132	4.9	20.8	22.1	0.005	0.005	6.9	2270.6	32.79
Máximo		11.2	29.97	31.3	0.53	0.51	16.75	290.5	79.5
Mínimo		0.71	3.24	3.34	0.105	0.1	3.5	22	46.5
Media general		5.9	14.3	15.02	0.37	0.35	6.5	141.5	60.5
CV (%)		37.4	31.8	31.3	19.3	19.4	40.5	33.6	9.5

GL= Grados de libertad; CV= Coeficiente de variación; *(P≤0.05); ** (P≤0.01); ns= no significativo

Cuadro 2 A . Cuadrados medios para los grados día a antesis (A) y madurez fisiológica (MF) fuera del invernadero y en invernadero con riego y sequía en todos los genotipos. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Fuente de variación	GL	A °Cd	MF °Cd
Temperatura	1	91813.9*	1105580.7**
Humedad del suelo	1	22887.3ns	18084778.8**
Temperatura*humedad del suelo	1	48332.9ns	63373.3 ns
Genotipos	32	326900**	437044.8 **
Temperatura*genotipos	32	28698.9ns	141253.0**
Humedad del suelo*genotipos	32	22550.5ns	119234.6 *
Temperatura*humedad del suelo*genotipos	32	43965.8**	91151.8 ns
Error	132	22630	68631.72
Máximo		1975	3190
Mínimo		1119	2352
Media general		1474	2702
CV (%)		10.2	9.6

GL= Grados de libertad; CV= Coeficiente de variación; *($P \leq 0.05$); ** ($P \leq 0.01$); ns= no significativo

Cuadro 3 A . Cuadrados medios para el peso seco total de raíces (PSTR), longitud de la raíz más larga (LRML), cociente raíz/parte aérea (CRPA), peso seco de raíz en las profundidades 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm fuera del invernadero y en condiciones de invernadero con riego y sequía. Ciclo verano-otoño 2016, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Fuente de variación	GL	PSTR (g PI ⁻¹)	LRML cm	CRPA	Peso seco de raíz (g PI ⁻¹)				
					0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	60-80 cm	80-100 cm
Temperatura	1	0.029ns	99.4ns	0.0007ns	0.02 ns	0.0006ns	0.003ns	0.003ns	0.0003ns
Humedad del suelo	1	7.5**	81621.8**	0.64**	0.06 ns	0.77**	1.13**	0.56**	0.08**
Temperatura*humedad del suelo	1	0.37ns	47.5ns	0.002ns	0.005 ns	0.04ns	0.03*	0.01*	0.02**
Genotipos	32	2.4**	299.8**	0.009**	0.47 **	0.14**	0.08**	0.03**	0.009**
Temperatura*genotipos	32	0.32**	83.2 ns	0.002**	0.07ns	0.03**	0.01**	0.005ns	0.003ns
Humedad del suelo*genotipos	32	0.7**	168.8**	0.007**	0.16**	0.05**	0.04**	0.02**	0.007**
Temperatura*humedad del suelo*genotipos	32	0.30**	89.3ns	0.002**	0.07ns	0.02**	0.009*	0.005*	0.003ns
Error	132	0.16	84.7	0.0008	0.05	0.01	0.006	0.003	0.002
Máximo		2.27	84	0.16	1.04	0.54	0.38	0.22	0.15
Mínimo		0.097	58.8	0.021	0.06	0.02	0.01	0.005	0.001
Media general		0.68	72.3	0.069	0.34	0.15	0.1	0.06	0.03
CV (%)		58.4	12.7	42.1	63.8	73.7	73.8	89	156

GL= Grados de libertad; CV= Coeficiente de variación; *(P≤0.05); ** (P≤0.01); ns= no significativo.