LA IMPORTANCIA DEL INTERVALO DE LA FLORACION EN EL MEJORAMIENTO PARA LA RESISTENCIA A SEQUIA EN MAIZ TROPICAL

J. Bolaños* y G.O. Edmeades*

INTRODUCCION

El propósito de este trabajo ha sido evaluar los distintos criterios de selección posibles a usarse en programas de mejoramiento para resistencia a sequía en maíz tropical. Los datos han sido obtenidos en viveros de selección usados por CIMMYT en México en sus programas de mejoramiento para resistencia a sequía.

Cuatro poblaciones elite de maíz tropical del CIMMYT están siendo mejoradas para resistencia a sequía en esquemas de selección recurrente. Cerca de 1000 líneas S_1 de cada población se siembran en viveros de observación en el verano en Sonora, México, y se seleccionan las mejores 200-250. Estas se siembran en parcelas de un solo surco de 2.5 metros con dos repeticiones y tres niveles de sequía en la temporada seca en Tlaltizapán, México; y las mejores 50 son seleccionadas para recombinación. Las selecciones se basan en un índice que incorpora rendimiento de grano, sincronización floral y una serie de características indicativas de la capacidad del genotipo de mantener un balance híbrido positivo bajo sequía. Los tres niveles de sequía son: a) irrigación normal, b) estrés intermedio o estrés durante el llenado de grano o período post-floración (el cultivo se riega adecuadamente hasta la floración y completa su ciclo con agua almacenada en el suelo), y c) estrés severo donde el cultivo solamente recibe riego para la germinación y su establecimiento y completa su ciclo con agua almacenada en el suelo.

Germoplasma bajo mejoramiento para resistencia a sequía

Población	Madurez	Color	Tipo	Familia
Pool 16	Precoz	Blanco	Dentado	H.C.
Pool 18	Precoz	Amarillo	Dent/Crist	S_1
La Posta	Tardío	Blanco	Dentado	S_1
Pool 26	Tardío	Amarillo	Dentado	S_1

CRITERIOS DE SELECCION

* Programa de Maíz, CIMMYT, México.

Los criterios de selección son los siguientes:

Rendimiento de grano bajo sequía (Incrementar)
Rendimiento de grano bajo irrigación (Mantener)
Intervalo de la floración bajo sequía (Reducir)
Número de mazorcas por planta bajo sequía (Incrementar)
Enrollamiento foliar bajo sequía (Reducir)
Temperatura foliar bajo sequía (Reducir)
Fogueo foliar bajo todos los niveles (Reducir)
Elongación vegetativa bajo sequía (Incrementar)
Angulo erecto de la hoja (Incrementar)
Clorofila bajo todos los niveles (Incrementar)

RESULTADOS Y DISCUSION

Correlaciones lineales entre los parámetros usados en la selección y rendimiento de grano bajo sequía:

Correlaciones pobres fueron encontradas entre la mayoría de las características morfólogicas y fisiológicas examinadas y el rendimiento de grano bajo sequía en las 4 poblaciones elite de maíz tropical (Tabla 1A). Estas características morfológicas y fisiológicas son indicativas de la capacidad de mantener un balance híbrido positivo bajo sequía y por tanto tienen supuestamente un valor adaptivo, como la baja temperatura foliar, el enrollamiento foliar, la senescencia foliar, y la elongación vegetativa. Sin embargo, el rendimiento de grano bajo sequía solamente correlacionó significativamente ($P<0.001$) con el intervalo de la floración y el número de mazorcas por planta para las 4 poblaciones, pero no con ningún parametro fisiológico o morfológico. El intervalo de la floración se define como el intervalo en tiempo entre la dehiscencia de polen (antesis) y la extrusión de estigmas para el 50% de las plantas presentes por cada genotipo (anthesis silking interval, ASI).

Virtualmente ninguna de las características morfológicas y fisiológicas examinadas correlacionó significativamente con el intervalo de la floración en las 4 poblaciones (Tabla 1B). Aunque se sabe que la extrusión de los estigmas es un proceso muy sensible a déficits hídricos, la variabilidad observada entre las líneas en el intervalo de la floración no estuvo correlacionada con otros indicadores del balance hídrico, ni siquiera inclusive con el potencial hídrico matutino de las hojas. Esto sugiere que el intervalo de la floración parece depender en factores genéticos de la distribución de la materia seca y ni en el balance hídrico de los genotipos.

Tabla 1. Coeficientes de correlación lineal entre varias características morfológicas y fisilógicas y (A) rendimiento de grano bajo sequía y (B) el intervalo de floración bajo sequía en 4 polaciones elite de maíz tropical del CIMMYT. Los datos son de 1987 y 1988 en Tlaltizapán, México

Característocas	Pool 16 194 fam	Pool 18 250 fam	La Posta 232 fam	Pool 26 235 fam
A) Rendimiento de grano bajo sequía				
Días a antesis	n.s.	-0.411	-0.338	-0.398
Mazorcas por planta	0.701	0.783	0.783	0.805
Intervalo de florac.	-0.475	-0.515	-0.590	-0.649
Peso de grano	n.s.	0.232	n.s.	n.s.
Elongación vegetat.	n.s.	0.297	n.s.	n.s.
Temperatura foliar	n.s.	0.353	n.s.	n.s.
Enrollamiento foliar	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Senescencia foliar	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Angulo de la hoja	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Tamaño de espiga	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Clorofila	0.297	0.314	n.s.	n.s.
Altura de planta	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Foto-oxidación	-	-	n.s.	n.s.
Potencial hídrico matutino	-	-	n.s.	n.s.
B) Intervalo de floración (lf)				
Elongación veget.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Temperatura foliar	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Enrollamiento foli.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Senescencia foliar	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Angulo de la hoja	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Clorofila	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Potencial hídrico matutino	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Nota: Las correlaciones son entre valores promedios de las entradas, y los valores mostrados son solamente para significancia de $P<0.001$, n.s. indicando no-significativo.

La ausencia de correlación entre estas características morfológicas y fisiológicas y el rendimiento de los genotipos bajo sequía pudiera estar relacionada con el uso de parcelas de un solo surco en los viveros. Características que confieren una ventaja comparativa en parcelas de un solo surco bajo sequía, como un sistema radícular agresivo, un crecimiento foliar rápido, buena altura de planta, y hojas laxas, pueden no mostrar su ventaja comparativo en parcelas grandes con bordos adecuados. Asimismo, características que confieren ventajas comparativas en parcelas con bordo adecuado pudieran no mostrarlas en parcelas de un solo surco. Sin embargo, quizá aún sea ventajoso seleccionar estas características como parte de un ideotipo conceptualizado de la tolerancia a la sequía, a pesar de la falta de correlación con el rendimiento de grano bajo sequía en los viveros de selección.

Relación entre el intervalo de la floración y sequía:

Los deficits hídricos impuestos por condiciones de sequía retrasan la extrusión de los estigmas en todas las poblaciones de maíz examinadas (Figura 1A,B,C,D), incrementando el intervalo de la floración ya que la sequía casi no afecta la antesis. Bajo condiciones normales todas las familias (S_1 o hermanos completos) tienen relativamente buena sincronización floral, con un intervalo de floración promedio de 2-3 días y un rango máximo cerca de 10 días. Sin embargo, en condiciones de sequía la extrusión de estigmas se retarda en muchas familias, incrementado el intervalo de la floración. En 1987 el intervalo de la floración promedio en los Pool 16 y 18 fue cerca de 4 días, con un error estandard de 4 días. En 1988 el manejo de la sequía fue más severa para las poblaciones tardías, y el intervalo de la floración promedio para La Posta y el Pool 26 fue de 28 días, con un error estandard de 15 días. Por lo tanto, la sequía permite identificar más fácilmente las familias capaces de sincronizar la floración masculina y femenina, ya que en buenas condiciones la variablilidad genética del intervalo de la floración se reduce considerablemente. La alta densidad poblacional también retrasa la emergencia de los estigmas, pero en maner magnitud que la sequía (Dow et al. 1984). La alta densidad pudiera usarse para seleccionar genotipos superiores en su capacidad de sincronizar la floración masculina y femenina en ausencia de condiciones de sequía.

Relación entre el intervalo de la floración, rendimiento de grano, y número de granos:

Los datos de los tres niveles de sequía fueron combinados para graficar la relación entre rendimiento de grano y el intervalo de la floración para las 4 poblaciones estudiadas (Figura 2A, B, C, D). El rendimiento mostró tener una relación curvilinear con el intervalo de la floración, decreciendo rápidamente a medida que el intervalo de la floración aumentaba. En todas las poblaciones estudiadas. el rendimiento disminuye aproximadamente 10% por cada día de retraso en la estrusión de los estigmas desde 0 hasta 9 días. El rendimiento es prácticamente cero cuando el intervalo de la floración excede los 10 días. Esta relación entre el intervalo de la floración y el rendimiento se ha observado en todo el germoplasma examinado hasta ahora, incluyendo colecciones sin mejoramiento del Banco de Germoplasma de CIMMYT, poblaciones y variedades mejoradas, líneas endocriadas (S_1, S_2, S_3, ... S_6) e incluso híbridos.

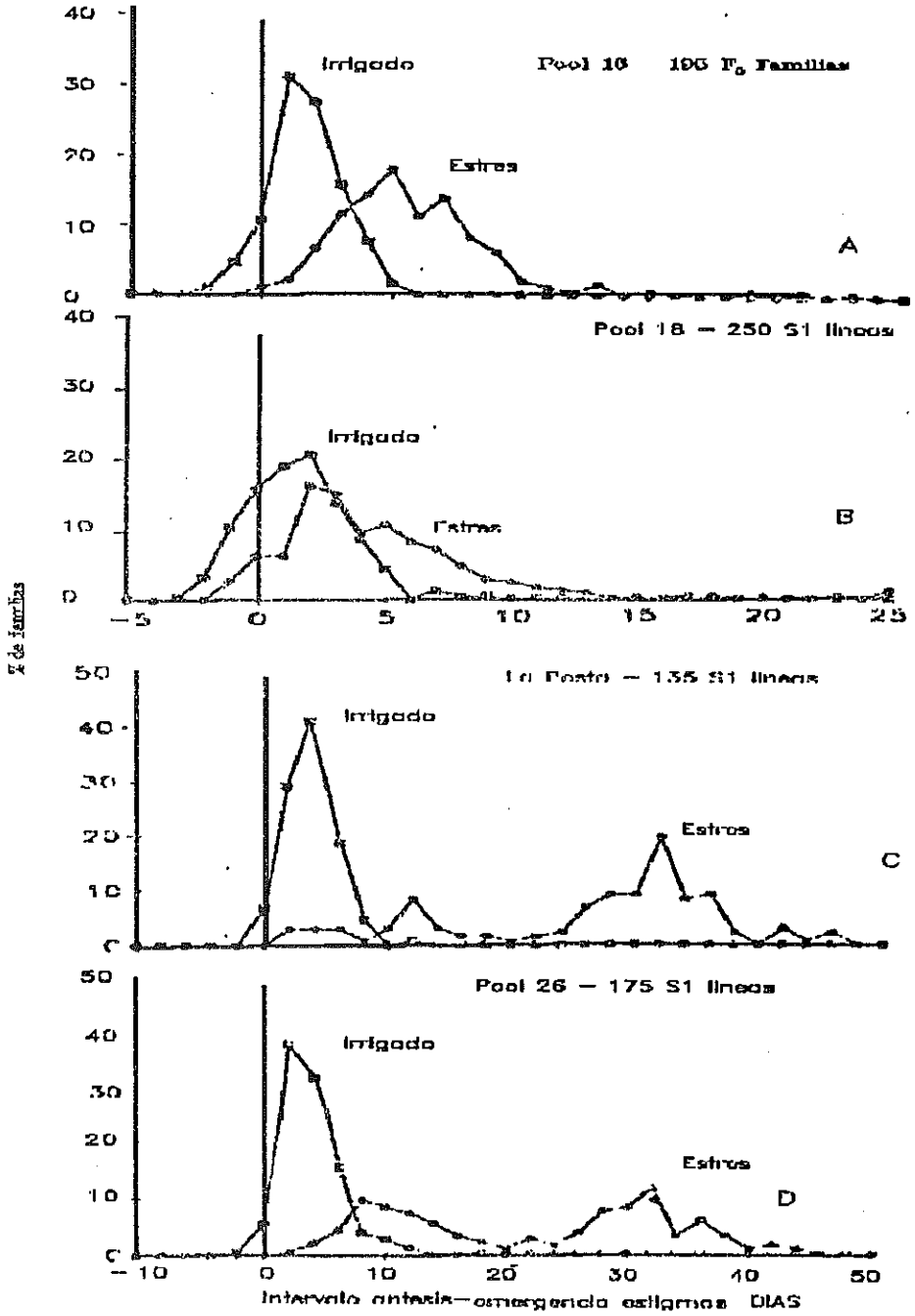

Fig. 1 Distribución del intervalo de floración (ASI) bajo riego normal y sequía para 4 poblaciones elite de maíz tropical

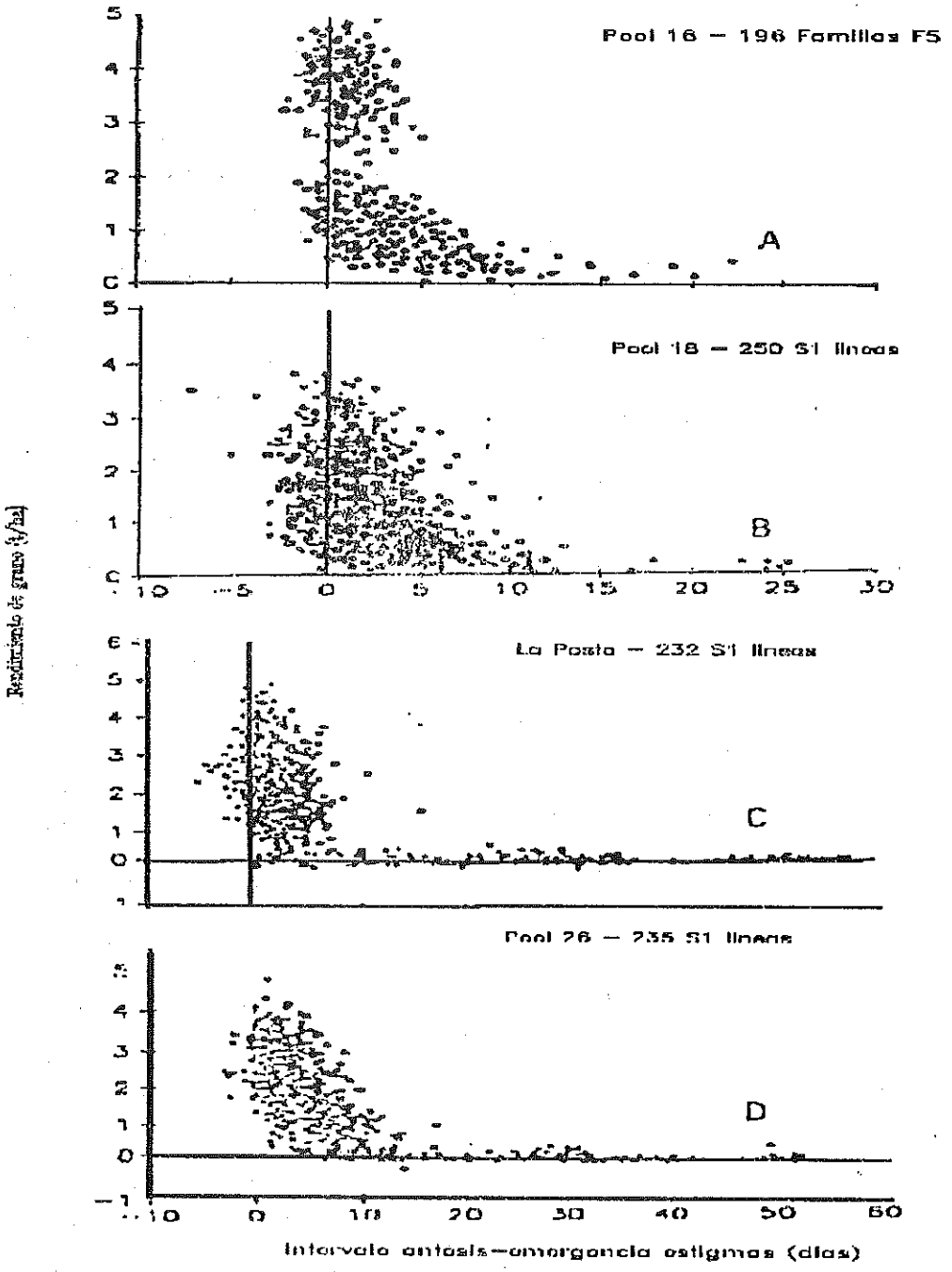

Fig. 2 Relacion entre el intervalo de la floracion y rendimiento de grano (t/ha) para 4 poblaciones elite de maiz tropical.

El número de granos por planta tuvo una relación casi idéntica que el rendimiento de grano con el intervalo de la floración (Figura 3A, B, C, D). Esto implica que la pérdida de rendimiento ocurre fundamentalmente debido a un menor número de granos por planta. La relación entre el número de granos por planta y el intervalo de la floración es obvia ya

que cada grano se origina de cada estigma polinizado. Por lo tanto, una gráfica entre el número de granos por planta y el rendimiento es altamente lineal (r^2>0.95, P<0.001) (datos no mostrados).

Evidencia adicional de la importancia del intervalo de la floración viene de la evaluación del progreso obtenido en la población tropical Tuxpeño Sequía después de 8 ciclos de selección recurrente para resistencia a sequía (Bolaños y Edmeades 1989, este Congreso). Los datos indicaron que el único progreso significativo registrado fue en reducir progresivamente el intervalo de la floración bajo sequía, que resultó en un mayor número de granos y mazorcas por planta y por tanto un mayor rendimiento de grano. No se registró mejoría alguna ni en el balance hídrico del cultivo o en los otros parámetros fisiológicos y morfólogicos indicadores de un balance hídrico del cultivo positivo. Los datos sugieren asimismo que las diferencias en el intervalo de la floración son el resultado de diferencias genéticas en los patrones de distribución de materia seca hacia el jilote en desarrollo.

Coeficientes de heredabilidad y correlación genéticas:

Coeficientes de heredabilidad en el sentido amplio (h^2) para rendimiento (h^2IF) y las correlaciones genéticas (^{r}A) entre ambos fueron computados para las 4 poblaciones en base al analisis de varianza (Hallauer and Miranda 1981). La heredabilidad del rendimiento casi no fue afectada por la sequía hasta que el nivel de rendimiento se redujo en más de 90% por lo que h^2R fue similar para los viveros de riego normal y estrés intermedio. Bajo condiciones de estrés severo, donde el rendimiento se redujo en más de 80% en Pool 16 y Pool 18, h^2R fue solamente un poco menor que en las otras dos localidades. Sin embargo, en la Posta y el Pool 26 bajo sequía severa, donde el rendimiento se redujo en más de 90%, h^2R bajó considerablemente (Tabla 2). Estos datos sugieren que las heredabilidades de rendimiento para estas poblaciones solamente se reducen cuando el rendimiento cae más de 90%. En todos los viveros bajo tres niveles de sequía, h^2R y h^2IF fueron menores para familias de hermanos completos que para familias S1's y h^2IF fue menor que h^2R (Tabla 2). Esto sugiere que es más eficaz usar un sistema de selección basados en líneas S_1 que en familias de hermanos completos.

Tabla 2. Heredabilidades en sentido-amplio (h^2) para rendimiento de grano (h^2R) y el intervalo de floración (h^2IF) y las correlaciones genéticas (rA) entre ambas en 4 poblaciones elite de maíz tropical del CIMMYT cultivadas en tres niveles de sequía en Tlaltizapán, México, en 1987 y 1988.

	Pool 16 194 fam h.c.	Pool 18 250 fam S_1	La Posta 232 fam S_1	Pool 26 235 fam S_1
h^2 Rendimiento				
Riego normal	0.47	0.59	0.55	0.66
Estrés intermedio	0.28	0.61	0.69	0.59
Estrés severo	0.38	0.54	0.41	0.39

h^2 Invervalo de Floración				
Riego normal	0.36	0.69	0.64	0.73
Estrés intermedio	0.47	0.66	0.55	0.44
Estrés severo	0.32	0.60	0.35	0.49
r_A Correlación genética				
Riego normal	-0.09	-0.30	-0.40	-0.54
Estrés intermedio	-0.17	-0.45	-0.51	-0.77
Estrés severo	-0.83	-0.68	-0.85	-1.01
Rendimiento de grano (t/ha)				
Riego normal	3.501	2.355	2.873	2.778
Estrés intermedio	1.213	1.143	1.642	1.440
Estrés severo	0.636	0.574	0.078	0.113
Intervalo de floración (días)				
Riego normal	1.17	1.14	2.74	3.10
Estrés intermedio	2.11	1.48	2.67	5.21
Estrés severo	5.31	4.22	35.61	28.35

Nota: Los coeficientes de heredabilidad y correlación genética fueron estimados basados en Hallauer y Miranda (1981).

Para la mayoría de las poblaciones y la mayoría de los niveles de estrés, la selección directa para rendimiento de grano resultará en un avance más rápido. Sin embargo, para el Pool 26 bajo sequía severa, cuando la heredabilidad del rendimiento es baja, rf,*hIF>hR, lo que muestra que las ganancias esperadas en rendimiento al seleccionar para un intervalo de la floración reducido serán mayores que seleccionando para rendimiento. Para todas las poblaciones estudiadas, la correlación genética (rA) entre el intervalo de la floración y rendimiento incrementó a medida que el nivel de estrés aumentó, mostrando el valor selectivo de este parámetro secundario relativamente fácil de medir.

Datos de las Variedades Experimentales de las fracciones superior e inferior de la población:

Parar estimar el valor adaptivo de paramétros de selección y heredabilidades realizadas, variedades experimentales (VE) rutinariamente se forman en esquemas divergentes entre las 10 mejores y peores familias para cada característica de cada población en mejoramiento para resistencia a sequía. Normalmente se forman las siguientes VE: (a) el mejor rendimiento bajo sequía, (b) el mejor rendimiento bajo riego normal, (c) mejor y peor intervalo de floración bajo sequía, (d) mejor y peor para todas las características (el producto del índice de selección que incorpora todas las características), (e) mejor y peor para elongación relativa foliar, (f) mejor y peor temperatura foliar, (g) hojas erectas versus hojas laxas, (h) mejor y peor senescencia o fogueo foliar. Estas VE comparan con la población para estimar su valor adaptivo dentro del esquema de mejoramiento y su heredabilidad realizada.

La Tabla 3 muestra datos de rendimiento de grano bajo riego normal y sequía para las VE del Pool 26 evaluadas en Tlaltizapán en 1988. Los resultados muestran que la VE formada basada en todas las características deseables (el índice de selección que incorpora todos los parámetros) rinden significativamente mejor que la VE todas las características indeseables bajo riego normal y sequía. La VE formada en base al rendimiento bajo condiciones de riego normal también se comportó mejor solamente en buenas condiciones. Ninguna diferencia significativa se encontró entre las VE formadas de las mejores y peores familias para temperatura foliar, elongación relativa foliar, senescencia foliar, hojas erectas y laxas. Estas características morfológicas y fisológicas en sí parecen contribuir muy poco al progeso en la resistencia a sequía. Sin embargo, la VE superior resultó ser la que incluía "todas" las características deseables. Estos datos, a pesar de ser aún inconclusos, muestran que se puede lograr un progreso más rápido usando ciertos criterios morfológicos y fisiológicos además del rendimiento.

Tabla 3. Rendimiento de grano (Kg/ha) de Variedades Experimentales (VE) del Pool 26 bajo riego normal y sequía en Tlaltizapán, 1988.

	Rendimiento (Kg/ha)	
Variedad Experimental	Riego normal	Sequía
Pool 26 Ciclo 0	4934	1582
Mejor en "todas" características	5188	2370
Peor en "todas" características	3722	598
Mejor rendimiento bajo sequía	4589	1997
Mejor rendimiento bajo irrigación	5137	1073
Mejor intervalo de floración	4670	1588
Peor intervalo de floración	3503	862
Mejor elongación vegetativa	4225	1477
Peor elongación vegetativa	4891	1737
Mejor senescencia foliar	4148	762
Peor senescencia foliar	3844	1045
Temperatura más baja	4202	1461
Temperatura más alta	3946	1092
Hojas erectas	4420	1577
Hojas laxas	3696	1127
F tratamientos (19, 38 g.l.)	**	NS
DMS (0.05)	1067	1122
CV (%)	14.9	50.1

** = Significativo al 0.05% probabilidad
NS = No-significativo

La Tabla 4 muestra los datos de las VE en cuanto al comportamiento de las características morfólogicas y fisiológicas y permite estimar las heredabilidades realizadas de fogueo foliar, angulo de la hoja (erecta vs. laxa) y elongación vegetativa. Para las características relacionadas con senescencia de las hojas, como las calificaciones visuales de fogueo, calificaciones de foto-oxidación y mediciones del contenido de clorofila en las hojas, los datos muestran que son características con relativa alta heredabilidad. Lo mismo sucede con el angulo de la hoja (erecta vs. laxa). En los tres casos, la VE formada por la 10 mejores familias resultó ser significativamente mejor en estos criterios que el C_0 de la población y que las 10 peores. Para las características de temperatura foliar y elongación vegetativa foliar, los datos muestran que casi no tienen heredabilidad, ya que la VE formada por las mejores 10 familias se comportó peor que la VE formada por las peores 10 y que el ciclo 0. Dicho de otro modo, la variabilidad observada en los viveros para elongación vegetativa y temperatura foliar es en su mayoría ambiental y no genética, y por lo tanto no vale la pena su uso como criterio de selección.

Tabla 4. Comportamiento de VE del Pool 26 formados en base a caracteristicas fisiológicas y morfológicas bajo riego y sequía en Tlaltizapán, México en 1988.

Característica	Ciclo 0	Mejor	Peor	F(tmt)	
Calif. de fogueo foliar	4.67	4.04	5.54	***	0.586
Calif. de foto-exidación	3.83	3.33	4.41	***	0.625
Clorofila (ug/cm^2)	56.96	59.96	54.36	***	4.130
Calif. de hoja erecta	3.00	2.56	3.33	NS	0.586
Temperatura foliar (C)	0.86	0.52	0.22	NS	1.776
Elongación vegetativa (%)	57.90	53.89	60.91	NS	5.823

*** = Significativo a P<0.001
NS = No-significativo al P<0.001

Calif. de fogueo foliar en escala de 1-9, 1 siendo más verde
Calif. de foto-oxidación en escala de 1-9, 1 más verde
Clorofila en ug/cm^2
Calif. de hoja erecta en escala de 1-5, 1 siendo erecta y 5 laxa
Temperatura foliar expresa la diferencia entre hoja y aire en C
Elongación vegetativa en sequía como % del valor en riego normal.

CONCLUSIONES

1) Existe suficiente variabilidad genética para rendimiento, el intervalo de la floración, y para parametros fisiológicos y morfológicos indicativos de resistencia a sequía en el germoplasma elite de maíz tropical del CIMMYT. El estrés se debe manejar para permitir la máxima expresión de esta variabilidad presente a niveles representativos de los ambientes para los cuales el material se encuentra destinados.

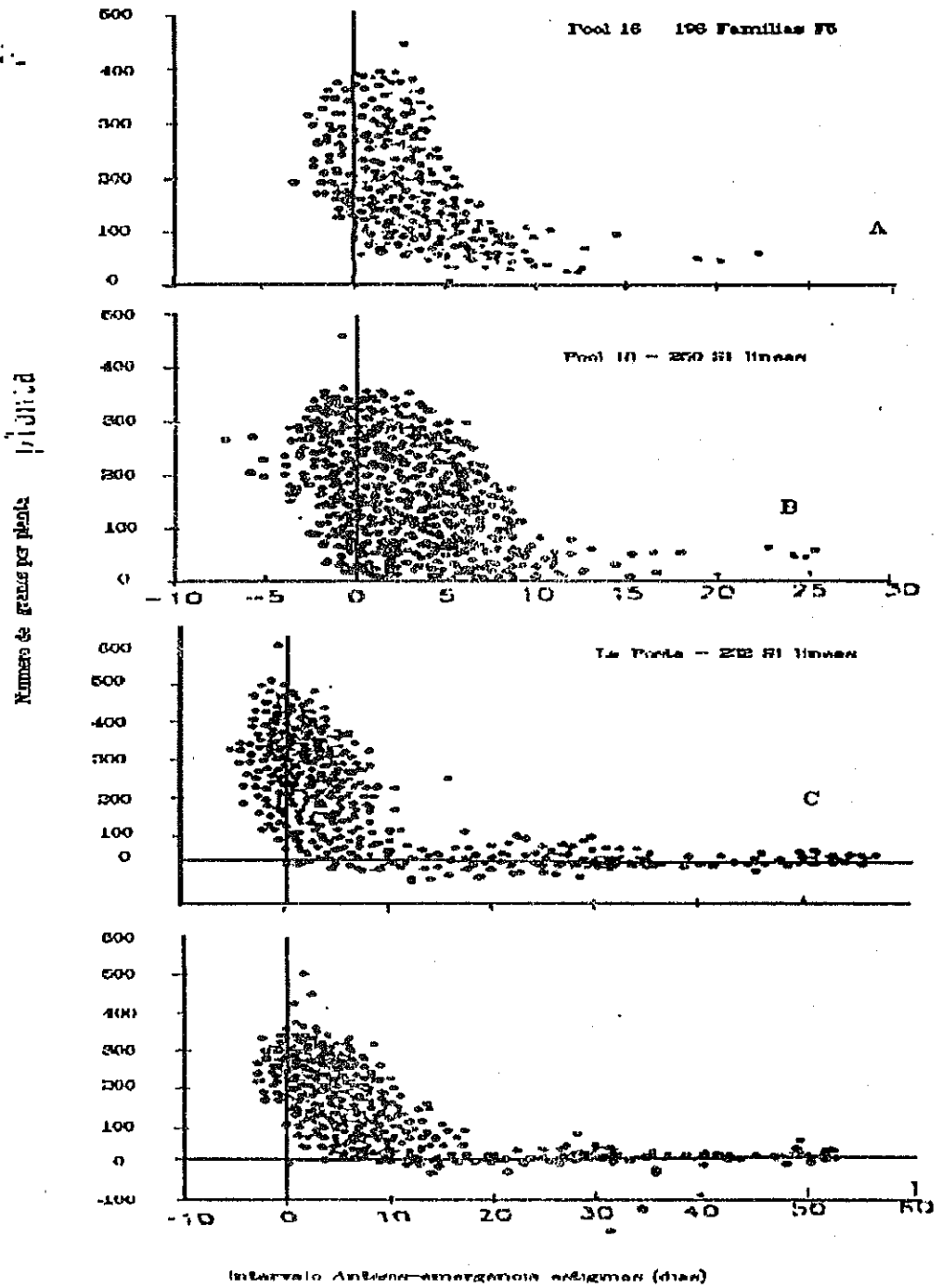

Fig. 3. Relacion entre numero de granos por planta y el intervalo de la floracion (ASI) para 4 poblaciones elite de maiz tropical.

2) La sequía afecta el rendimiento del maíz tropical reduciendo el número de granos y mazorcas pro planta, fundamentalmente debido a un retraso en el intervalo de la floración y una pérdida de la viabilidad de los estigmas. Esta mayor variabilidad en el intervalo

de la floración bajo sequía permite una identificación más fácil de las familias superiores.

3) Características morfológicas supuestamente indicativas de un buen balance híbrido parecen tener un uso limitado en programas de mejoramiento de maíz tropical, por lo menos en los estadios iniciales. El rendimiento de las líneas bajo sequía parece estar limitado por la capacidad de la línea en producir estigmas viables y un intervalo de floración reducido.

4) La evaluación de VE formadas mediante selección divergente indicada, sin embargo, que el uso de estas características con supuesto valor adaptivo puede resultar en progreso más rápido que el uso de rendimiento o el intervalo de floración solamente. En particular, seleccionar para senescencia foliar lenta prologando la intercepción activa de radiación durante el llenado de grano y para hojas erectas son buenos criterios de selección. Esto ocurre a pesar de una asuencia de correlación entre estas características y el rendimiento bajo sequía.

5) La estrategia actual del CIMMYT para mejorar la resistencia a sequía del maíz tropical es seleccionar primero para buena sincronización floral y rendimiento bajo sequía, asegurandose de mantener el potencial productivo y la madurez del germoplasma constante. Seleccionar para otras características puede ser útil después que la población haya sido mejorada para la sincronización floral.

REFERENCIAS

BOLAÑOS, J. Y G.O. EDMEADES. 1989. Cambios en la Población Tuxpeño Sequía Después de Ocho Ciclos de Mejoramiento para Resistencia a Sequía. Trabajo presentado en la XXXV Reunión Anual del PCCMCA, San Pedro Sula, Abril 2-9, 1989.

DOW, E.W., T.B. DAYNARD, J.R. MULDOON, D.J. MAJOR Y G.W. THURTELL. 1984. Resistence to drought and density stress in Canadian and European maize (*Zea mays* L.) hybrids. Can J. Plant Sci. 64:575-585.

HALLAUER, A.R. and J.B. MIRANDA. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Ames, towa State University.