

Temperatura alta y estrés hídrico durante la floración en poblaciones de maíz tropical

(Con 2 Tablas y 4 Figuras)

High temperature and water stress during flowering in tropical corn populations
(With 2 Tables & 4 Figures)

Rincón-Tuexi¹, Juan Arnoldo, Sergio Castro-Nava², José Alberto López-Santillán²,
Alfredo J Huerta³, Carlos Trejo-López⁴, Florencio Briones-Encinia

Resumen. Se determinaron los efectos del estrés hídrico, alta temperatura y su combinación sobre la acumulación de biomasa (BA), rendimiento de grano (RG) y sus componentes directos [número de granos por mazorca (NG) y peso individual de grano (PIC)], así como el índice de cosecha (IC) en cuatro poblaciones de maíz tropical. Los resultados indican que el estrés hídrico no tuvo efectos significativos sobre las diferentes variables estudiadas, debido a la ausencia de un estrés hídrico severo aplicado durante la floración, fundamentado por la presencia de precipitaciones pluviales. El factor de mayor importancia en el estudio fue la alta temperatura, reduciendo de manera significativa todas las variables estudiadas excepto PIC. El estrés por alta temperatura redujo la acumulación de BA en un 45%, siendo la mazorca el órgano más afectado (66%); además se encontró una reducción del RG (74%) debido principalmente a una pérdida del NG del mismo nivel. Como resultado de la disminución de la BA y el RG, el IC también fue reducido (52%). Todas las poblaciones de maíz estudiadas mostraron susceptibilidad al estrés por alta temperatura durante la floración, encontrando grandes pérdidas del RG y la acumulación de BA. Esta respuesta indica que la selección para mejorar la tolerancia a la sequía en estas poblaciones no implica necesariamente obtener también una mayor resistencia a las altas temperaturas.

Palabras clave: *Zea mays* L, estrés hídrico, estrés por altas temperaturas, biomasa.

Abstract. Effects of water and high temperature stresses, either separately or in combination, over biomass accumulation, grain yield and its direct components grain number per ear and individual grain weight], as well as harvest index were determined in four tropical maize populations. Results indicated that water stress do not significantly affect the studied variables, due to the absence of a severe water stress during flowering. This was the result of the fallen precipitation at this time. The most important factor in this study was high temperature, which significantly reduced all studied variables, except individual grain

¹ Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario No. 55. SEP. Ej. La Soledad, Mpio. Padilla, Tam. México. jrincont@prodigy.net.mx

² Unidad Académica Multidisciplinaria Agronomía y Ciencias. Universidad Autónoma de Tamaulipas. México

³ Botany Department. Miami University. Oxford, Ohio. USA

⁴ IRENAT. Colegio de Postgraduados. México

* Autor responsable, e-mail: jrincont@prodigy.net.mx

Recibido 11.XI.2004; aceptado 18.XII.2006

weight. High temperature stress reduced aerial biomass accumulation in 45%, being the ear the more affected organ (66%). Grain yield was also reduced (74%) mainly due to the high loss of grain number per ear. As a result of the decreased aerial biomass accumulation and grain yield, the harvest index was also reduced (52%). All studied maize populations showed susceptibility to high temperature stress during the flowering phenological stage. This resulted in large grain yield and aerial biomass accumulation losses. This response indicated that selection for improving water stress tolerance in these populations does not necessarily imply obtaining simultaneously a greater resistance to high temperature.

Key words: *Zea mays L.*, water stress, high temperature stress, biomass

En maíz se considera que la floración y las etapas iniciales del período de llenado de grano son críticas para la determinación del rendimiento de grano. Debido a esto, la presencia de temperaturas altas, frecuentemente asociadas con sequías durante estas etapas, pueden afectar los procesos de polinización, fecundación y desarrollo del grano. Esto es consecuencia de la desecación de estigmas y/o de los granos de polen y la reducción de la tasa y/o duración del período de llenado de grano, que afectan el número y peso individual de los mismos (Bassetti y Westgate, 1993; Suzuki et al., 2001; Wilhelm et al., 1999).

Para maíz, una temperatura mayor de 35°C acompañada con una baja humedad relativa provoca desecación de los estigmas, y temperaturas superiores a 38°C reducen la viabilidad del polen. En base a esto, se ha sugerido que por cada grado centígrado (°C) que se incrementa la temperatura por encima del óptimo (25°C), se reduce un 3 a 4 % el rendimiento de grano (Cheikh y Jones, 2001).

La fotosíntesis es uno de los procesos más sensibles al calor, siendo disminuida significativamente en maíz a temperaturas foliares superiores a 30°C, debido a la inactivación de la enzima rubisco, hasta su casi completa inactivación a 45°C. Por lo tanto, la variación interespecífica en la termotolerancia de los sistemas de fotosíntesis es determinante en los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas bajo condiciones de alta temperatura (Crafts-Brandner y Salvucci, 2002; Jull et al., 1999).

La combinación de las altas temperaturas y la sequía causan una mayor reducción de la fotosíntesis y en consecuencia de la producción del cultivo que los efectos de ambos estreses por separado.

Las temperaturas altas en la etapa inicial del período de llenado de grano tiene efectos detrimentales en el peso individual del grano del maíz; el nivel de estos efectos depende de las condiciones ambientales imperantes en este período (Commuri y Jones, 2001; Wilhelm et al., 1999). Esta reducción del peso de grano es debida principalmente a la reducción del número de gránulos de almidón en el grano (Commuri y Jones, 2001).

El objetivo del presente trabajo fue determinar los efectos del estrés hídrico, alta temperatura y la combinación de ambos sobre la acumulación de biomasa, rendimiento de grano y sus componentes, e índice de cosecha en cuatro poblaciones de maíz tropical.

MATERIALES Y MÉTODOS

El germoplasma utilizado consistió en cuatro poblaciones de maíz tropical (CIS4, CIS6, TS0, TS8) en las cuales se ha practicado el mejoramiento genético para tolerancia a sequía

mediante diferentes criterios de selección. La metodología de selección para el Tuxpeño-Sequía y la formación de los ciclos de mejoramiento es descrita por Bolaños y Edmeades, (1993), mientras que la metodología de selección para el Compuesto Iguala Sequía es descrita por Cantu (1997).

La siembra se realizó en los ciclos agrícolas Otoño-Invierno y Primavera-Verano del 2002, bajo condiciones de riego y/o lluvia natural en el terreno agrícola del Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario No. 55, ubicado en el ejido La Soledad, municipio de Padilla, Tamaulipas, México. Se utilizó un diseño experimental de bloques al azar con cuatro repeticiones en arreglo de parcelas subdivididas, donde las parcelas grandes correspondieron a los tratamientos de humedad, las parcelas chicas a las poblaciones y las subparcelas chicas a los ciclos agrícolas. El tratamiento de riego consistió en el suministro de agua para mantener al suelo cerca de capacidad de campo, y el de lluvia natural en suspender el riego en la etapa fenológica de hoja bandera hasta la madurez fisiológica. Durante el período de polinización en el ciclo agrícola de otoño-invierno se tuvieron temperaturas ≥ 38 °C (altas), y en el de primavera-verano, temperaturas ≤ 35 °C (normales). De esta manera, a los tratamientos de humedad se agregó el factor temperatura, quedando una combinación de ambos factores: Riego + Temperaturas Normales (R+TN) y Sequía + Temperaturas Normales (S+TN) para el ciclo primavera-verano y Riego + Altas Temperaturas (R+TA) y Sequía + Altas Temperaturas (S+TA) en el ciclo otoño-invierno.

En ambos ciclos agrícolas se muestrearon tres plantas con competencia completa por parcela para determinar la biomasa aérea a la madurez fisiológica, cortando en el punto de inserción con la raíz (cuello). La biomasa fue separada en láminas y vainas foliares, tallos, brácteas, mazorcas y espigas. A la cosecha, las plantas se secaron en una estufa a una temperatura de 80°C hasta obtener un peso constante expresándose en g/planta. La suma de cada uno de los órganos se consideró como la biomasa aérea.

El rendimiento de grano por planta se midió en las mismas plantas muestreadas para la biomasa aérea, expresándose en g/planta y ajustado al 12% de humedad. En el ciclo agrícola Primavera-Verano de cada mazorca se contó el número de hileras y el número de granos por hilera. El número de granos por hilera se estimó contando los granos de cada mazorca en dos hileras y se obtuvo el promedio. Con el producto del número de hileras y el número de granos por hilera se calculó el número de grano por mazorca. Para el ciclo agrícola Otoño-Invierno se determinó el número de granos por mazorca directamente al desgrane, por contar con un reducido número y mala distribución de los granos en las mazorcas, (derivado del tratamiento de estrés hídrico y altas temperaturas durante la polinización del cultivo). También se obtuvo el peso de 100 granos de cada mazorca expresado en g y se estimó el peso individual de grano. El índice de cosecha (IC) se calculó con la fórmula $IC = \text{Rendimiento de grano} / \text{Biomasa aérea}$, en ambos ciclos agrícolas.

Se realizó un análisis de varianza en conjunto para los dos ciclos agrícolas estudiados, para cada una de las variables investigadas, de acuerdo al diseño experimental utilizado. Además, se efectuó una prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$) para los tratamientos de temperatura (TN, TA) y las poblaciones en estudio (Compuesto Igual Sequía Ciclo 4, Compuesto Igual Sequía Ciclo 6, Tuxpeño Sequía Ciclo 0, Tuxpeño Sequía Ciclo 8). Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el sistema de análisis estadístico SAS (Statistical Analysis System).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza (Tabla 1) indica que para los tratamientos de humedad, solo existieron diferencias significativas para el peso individual de grano, debido a un estrés hídrico poco severo durante la aplicación de los tratamientos de humedad (floración). Este fue el resultado de las precipitaciones durante el crecimiento y desarrollo del cultivo (Fig. 1). Para las poblaciones estudiadas, existieron diferencias significativas en la biomasa aérea, reflejándose en el índice de cosecha pero no en el rendimiento de grano. Este comportamiento fue dado principalmente por diferencias en la biomasa de todos los órganos de la planta, excepto brácteas (Fig. 2). En relación a los componentes del rendimiento de grano, las diferencias fueron en el número de granos por mazorca. Estas diferencias son atribuibles a las diferencias genéticas de las poblaciones estudiadas. Además, se encontraron diferencias significativas entre ciclos agrícolas para todas las variables en estudio, excepto para peso individual de grano. Esto puede ser atribuible principalmente, a un efecto de la temperatura. Para la interacción tratamientos de humedad x poblaciones solamente existieron diferencias significativas en número de granos por mazorca. Al mismo tiempo, para tratamientos de humedad x ciclos agrícolas, las diferencias fueron 1) en el rendimiento de grano (dado principalmente por el peso individual de grano y 2) en el índice de cosecha. En cambio, para poblaciones x ciclos agrícolas se encontraron diferencias significativas en todas las variables en estudio. Estos resultados indican que el factor que más afectó el comportamiento de las poblaciones fue la temperatura (ciclos agrícolas), como se ha demostrado en otras investigaciones (Jiang y Huang, 2000; Savin y Nicolas, 1999).

De manera general (Fig. 2), el efecto de la alta temperatura ocasionó una reducción significativa de la biomasa aérea (45%) con respecto a la temperatura normal, siendo afectados todos los órganos de la planta en diferente magnitud, excepto en brácteas. La reducción de mayor magnitud fue para la biomasa de la mazorca (66%), (Fig. 2), lo cual era de esperarse ya que la temperatura alta ocurrió durante la floración y el inicio del período de llenado de grano (Fig. 1). Al no existir un efecto del estrés hídrico, la respuesta sobre la acumulación de biomasa aérea es atribuible a la alta temperatura. La fotosíntesis y la polinización de las plantas son inhibidas e incluso inactivadas por alta temperatura. Además, éstas ocasionan un alto número de granos abortados, como lo han demostrado otras investigaciones (Crafts-Brandner, 2002; Jiang y Huang, 2000; Jull et al., 1999; Savin y Nicolas, 1999).

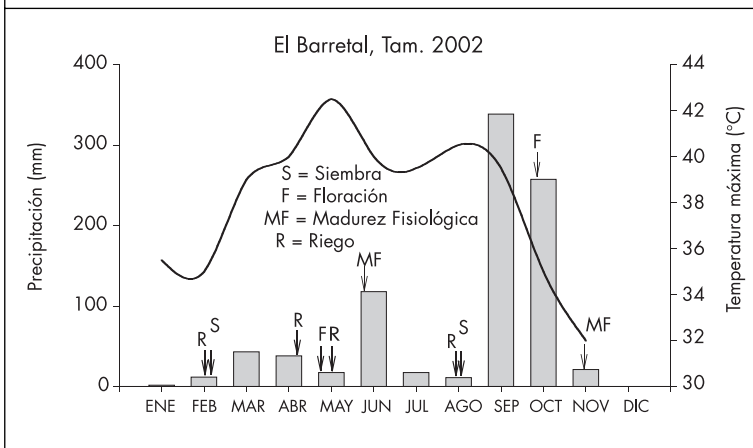
Al comparar la respuesta de las poblaciones en estudio (Fig. 3), se encontró que la temperatura alta redujo significativamente la acumulación de biomasa aérea en diferentes proporciones. Las poblaciones Compuesto Iguala Ciclo 4 y Tuxpeño Sequía Ciclo 0 fueron las más afectadas, con una reducción de 52% y 47%, respectivamente, con respecto a la temperatura normal. La población menos afectada fue el Compuesto Iguala Sequía Ciclo 6 con una reducción de sólo 37%. Esto indica que las poblaciones más avanzadas (Ciclos 6 y 8, respectivamente) tuvieron reducciones de la biomasa aérea de menor proporción que sus antecesoras, posiblemente como resultado de los ciclos de selección practicados, aunque estos fueron con un enfoque de resistencia a la sequía. Al comparar las poblaciones más avanzadas con sus antecesoras bajo la condición de temperatura alta, no se encontraron diferencias significativas, aunque el Compuesto Iguala Sequía Ciclo 6 acumuló 10% más biomasa aérea que Compuesto Iguala Sequía Ciclo 4. Al mismo tiempo, el Tuxpeño Sequía Ciclo 8 sólo acumuló 2% más que Tuxpeño

Tabla 1. Cuadrados medios y nivel de significancia para tratamientos de humedad (TH), poblaciones (P), ciclos (C) y sus interacciones para biomasa aérea total (BA), rendimiento de grano por planta (RG), número de granos por mazorca (NG), peso individual de grano (PIG) e índice de cosecha (IC). Ej. La Soledad, Mpio. Padilla, Tam., México. 2002.

FV	BA	RG	NG	PIG	IC
TH	2204.30	781.20	5776.00	0.0059*	0.0102
P	5460.27*	199.52	3392.35**	0.0012	0.0092**
TH x P	1109.38	197.26	2334.38**	0.0011	0.0013
C	341348.06**	174160.16**	1787569.00**	0.0002	0.8568**
TH x C	45.56	538.24*	150.06	0.0101*	0.0166**
P x C	4226.09**	993.76**	5521.04**	0.0091**	0.0077**

Significativo $\alpha = 0.05$; ** Altamente significativo $\alpha = 0.01$

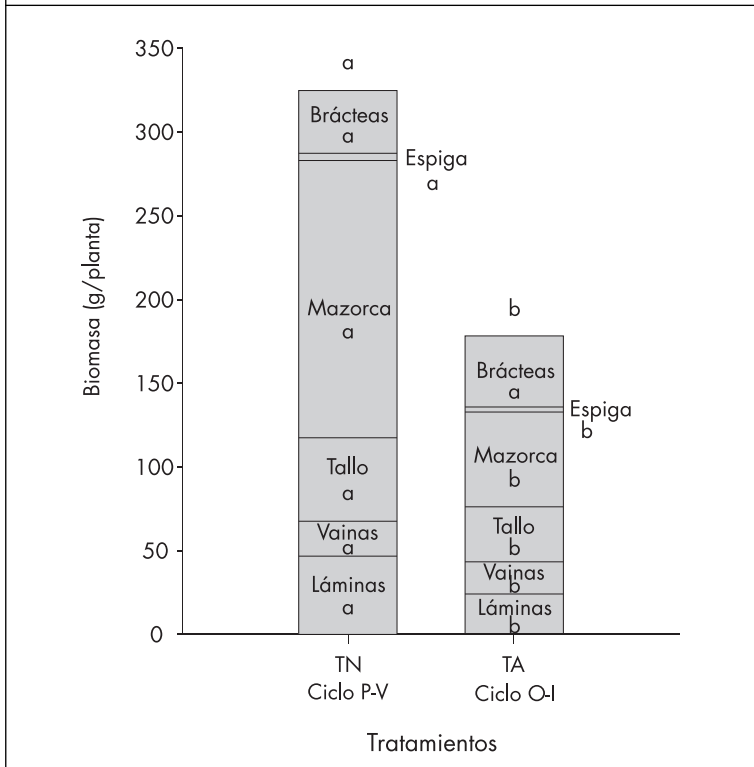
Fig. 1. Precipitación acumulada mensual, temperaturas máximas diarias durante el ciclo Otoño-Invierno y Primavera-Verano del 2002 para el sitio experimental y etapas fenológicas promedio de cuatro poblaciones de maíz.



Sequía Ciclo 0 (Fig. 3). Esta respuesta de pérdidas de biomasa aérea de las plantas bajo altas temperaturas, también ha sido observada en otros estudios en cultivos como cebada, pastos y maíz (Commuri y Jones, 2001; Jiang y Huang, 2000; Savin y Nicolas, 1999).

Al igual que la biomasa aérea, el rendimiento de grano también fue reducido significativamente cuando las poblaciones fueron sometidas a alta temperatura (Tabla 2). En general, la reducción fue del orden de 74% con respecto a la temperatura normal, influenciada principalmente por una reducción significativa del número de granos por mazorca en la misma proporción. Esto fue debido a la falta de fecundación y desarrollo del grano en la mazorca probablemente como consecuencia de una desecación de estigmas, granos de polen y aborto de granos (Bassetti y Westgate, 1993; Suzuki et al., 2001; Wilhelm et al., 1999).

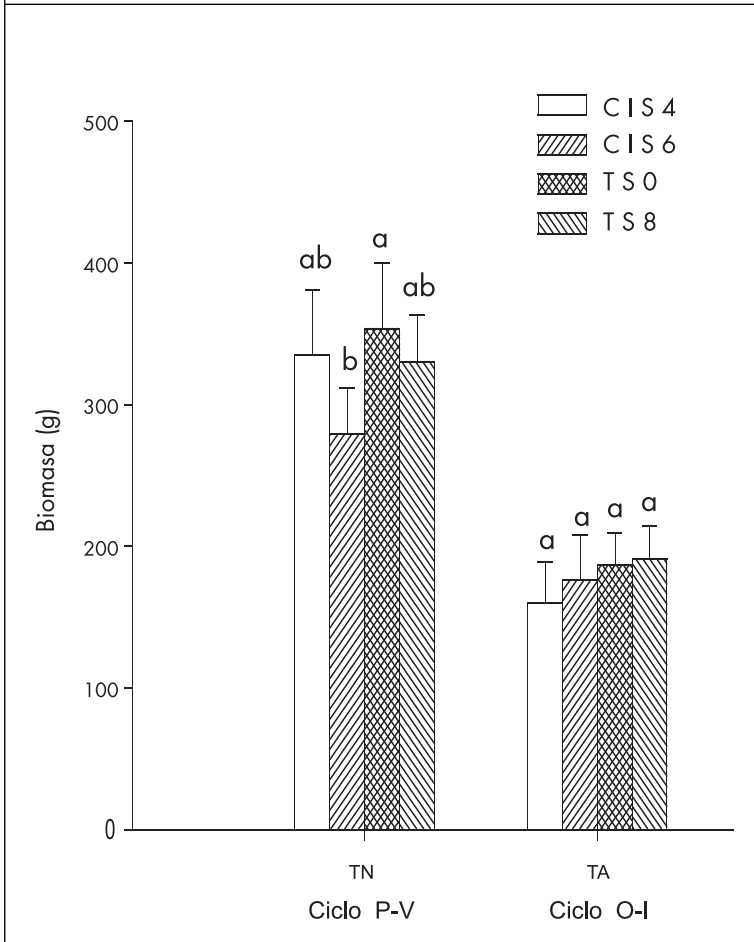
Fig. 2. Biomasa acumulada por órgano de la planta y biomasa aérea a la madurez fisiológica de las poblaciones de maíz bajo condiciones de temperatura normal (TN) y temperatura alta (TA). Ej. La Soledad, Mpio. de Padilla, Tam, México. Ciclos Primavera-Verano (P-V) y Otoño-Invierno (O-I) 2002. Cada valor es un promedio de 48 plantas. Letras distintas entre histogramas para un mismo órgano y total, indican diferencias significativas ($P < 0.05$).



Por el efecto de la alta temperatura sobre la biomasa aérea (Fig. 3) y en mayor magnitud en el rendimiento de grano (Tabla 2), el índice de cosecha también fue reducido significativamente (52%). Esto fue debido a la ocurrencia de las altas temperaturas durante la polinización, etapa de gran importancia en la determinación del rendimiento de grano (Wilhelm et al., 1999).

Cuando las poblaciones fueron sometidas a alta temperatura (Fig. 4), el rendimiento de grano fue reducido significativamente en todas las poblaciones en estudio, siendo el Compuesto Iguala Sequía Ciclo 4 la población más afectada (82%), seguida de Tuxpeño Sequía Ciclo 0 (72%). Es claro que las poblaciones avanzadas Compuesto Iguala Sequía Ciclo 6 y Tuxpeño Sequía Ciclo 8 redujeron en menor proporción el rendimiento de grano que sus orígenes, ya que el Compuesto Iguala Sequía Ciclo 6 la superó en 33% y Tuxpeño Sequía Ciclo 8 en 11%.

Fig.3. Biomasa aérea de cuatro poblaciones de maíz a la madurez fisiológica bajo condiciones de temperatura normal (TN) y temperatura alta (TA). Ej. La Soledad, Mpio. de Padilla, Tam, México. Ciclos Primavera-Verano (P-V) y Otoño-Invierno (O-I) 2002.

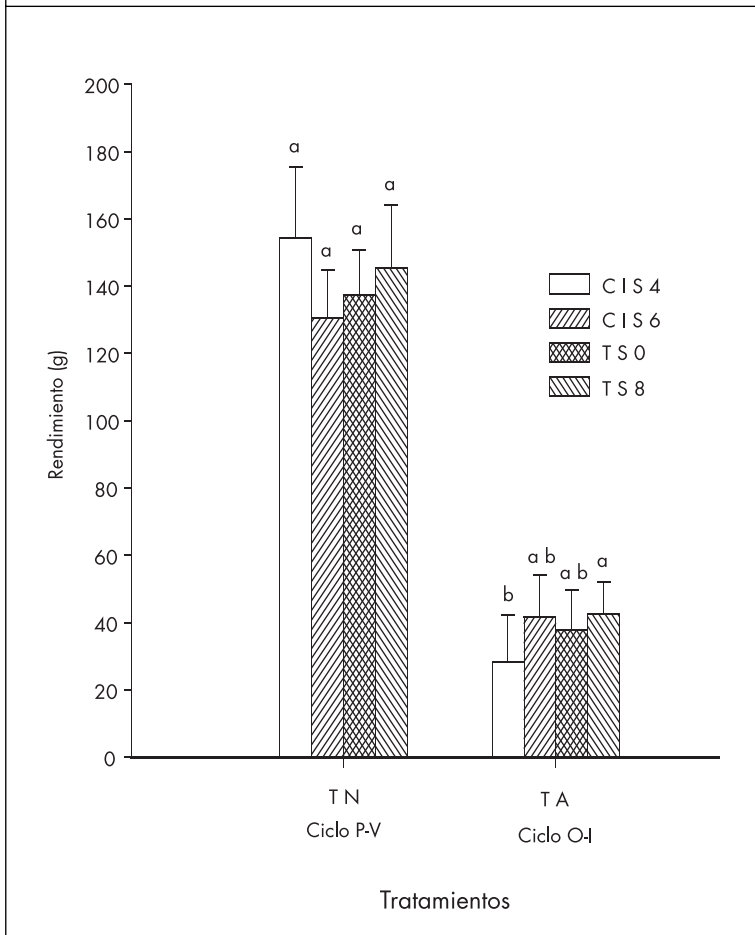


Sin embargo, solamente el Compuesto Iguala Sequía Ciclo 4 fue significativamente de menor rendimiento de grano que el resto de las poblaciones. Esta misma respuesta se observó para número de granos por mazorca e índice de cosecha, pero no para el peso individual del grano, al menos en la población Tuxpeño Sequía Ciclo 0. Al igual que en la biomasa aérea, el hecho de realizar un mejoramiento genético con enfoque para mejorar la tolerancia a la sequía en estas poblaciones, no implica necesariamente obtener también una mayor resistencia a las altas temperaturas. Esto se observa claramente para el rendimiento de grano y sus componentes directos, así como para el índice de cosecha.

Tabla 2. Rendimiento de grano, número de granos por mazorca, peso individual de grano e índice de cosecha de las poblaciones de maíz bajo condiciones de temperatura normal y temperatura alta. Ej. La Soledad, Mpio. Padilla, Tam., México. Ciclos Primavera-Verano y Otoño-Invierno 2002. Letras diferentes entre columnas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos de temperatura.

Población	Tratamientos		% de Reducción
	Temperatura Normal	Temperatura Baja	
Rendimiento de Grano (g/planta)			
CIS 4	154.4	28.2	82
CIS 6	130.6	41.8	68
TS 0	137.5	37.9	72
TS 8	145.4	42.6	71
Promedio	142.0 α	37.6 b	74
Número de Granos			
CIS 4	444	96	78
CIS 6	463	143	69
TS 0	487	109	78
TS 8	441	149	66
Promedio	458.8 α	124.3 b	73
Peso Individual de Grano (g)			
CIS 4	0.34	0.29	15
CIS 6	0.30	0.30	0
TS 0	0.29	0.35	+ 21
TS 8	0.32	0.31	3
Promedio	0.31 α	0.31 α	0
Índice de Cosecha			
CIS 4	0.46	0.18	61
CIS 6	0.47	0.24	49
TS 0	0.39	0.20	48
TS 8	0.44	0.22	50
Promedio	0.44 α	0.21 b	52
Promedios seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas. Tukey $\alpha = 0.05$			

Fig. 4. Comparación de rendimiento de grano por planta de las poblaciones de maíz bajo condiciones de temperatura normal y temperatura alta. Ej. La Soledad, Mpio. de Padilla, Tam, México. Ciclos Primavera-Verano y Otoño-Invierno 2002. Cada histograma es el promedio de 12 plantas. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes dentro de cada régimen de temperatura indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre poblaciones de maíz.



En base a los resultados obtenidos, es posible indicar que el estrés por alta temperatura durante la floración y polinización en maíz, causó grandes pérdidas en la acumulación de biomasa aérea de la planta (45%), del rendimiento de grano (74%) y en consecuencia del índice de cosecha (52%). La reducción del rendimiento de grano ocasionada por la alta temperatura, fue resultado principalmente de una reducción en el número de granos por mazorca (73%).

REFERENCIAS

- Bolaños J, GO Edmeades, Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Response in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Res* 31 (1993) 233.
- Bassetti P, ME Westgate, Water deficit affects receptivity of maize silks. *Crop Sci* 33 (1993) 279.
- Cantu A, MA, Resistencia a sequía en maíz tropical: aspectos fisiológicos y de mejoramiento genético, Tesis Doctoral, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México, (1997).
- Cheikh N, RJ Jones. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokine/abscisic acid balance. *Plant Physiol* 106 (1994) 45.
- Commuri PD, RJ Jones. High temperatures during endosperm cell division in maize. A genotypic comparison under in vitro and field conditions. *Crop Sci* 41 (2001) 1122.
- Crafts-Brandner SJ, ME Salvucci. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol* 129 (2002) 1773.
- Jiang Y, B Huang. Effects on drought or heat stress alone and in combination on Kentucky bluegrass. *Crop Sci* 40 (2000) 1358.
- Jull LG, TG Ranney, FA Blazich. Heat tolerance of selected provenances of atlantic white cedar. *J Am Soc Hort Sci* 124 (1999) 492.
- Savin R, ME Nicolas. Effect of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. *Aust J Agric Res* 50 (1999) 357.
- Suzuki K, T Tsukaguchi, H Takeda, Y Egawa. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J Am Soc Hort Sci* 126 (2001) 571.
- Wilhelm EP, RE Mullen, PL Keeling, GW Singletary. Heat stress during grain filling in maize. Effects on kernel growth and metabolism. *Crop Sci* 39 (1999) 1733.