

De la teoría a la práctica

Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz

M. Bänziger, G.O. Edmeades, D. Beck y M. Bellon



Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz

De la teoría a la práctica

M. Bänziger, G.O. Edmeades, D. Beck y M. Bellon

Este manual fue elaborado inicialmente para los mejoradores de maíz en África al sur del Sahara, como parte de un esfuerzo regional encaminado a mejorar la tolerancia a sequía y al estrés causado por deficiencia de nitrógeno en el maíz en el sur y el este de África. Su contenido se basa en un método probado que fue creado en el CIMMYT con miras a incrementar la tolerancia al estrés del maíz tropical. Este método nació de una investigación iniciada en el Centro a principios de la década de 1980.

Aprovechamos este espacio para reconocer el esfuerzo de todos los investigadores que aportaron algo a este manual y para agradecer a Alma McNab por haber hecho la traducción al español y al Dr. Alejandro Ortega por haberla revisado. Si usted tiene alguna sugerencia, corrección o añadidura que ofrecer, por favor diríjase a los autores de este manual.

El Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, conocido por su acrónimo en español, CIMMYT, es un organismo internacional, sin fines de lucro, que se dedica a la investigación científica y la capacitación, y trabaja con colaboradores en más de 100 países. El CIMMYT aplica la ciencia para aumentar de manera sustentable la productividad de los sistemas de cultivo de maíz y trigo, y garantizar así la seguridad alimentaria global y reducir la pobreza. Entre los resultados y los servicios del CIMMYT figuran variedades mejoradas y sistemas de producción de maíz y trigo, la conservación de los recursos genéticos de estos dos cultivos y la formación de recursos humanos. El CIMMYT forma parte y recibe fondos para su investigación del Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional, CGIAR (www.cgiar.org); asimismo, recibe apoyo de gobiernos nacionales, fundaciones, bancos de desarrollo y otras instituciones de los sectores público y privado. El CIMMYT agradece particularmente la generosa aportación de fondos no restringidos, los cuales le han permitido mantenerse como una institución sólida y eficaz.

© Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). 2012. El CIMMYT es el único responsable de esta publicación. Las designaciones utilizadas para presentar el material contenido en esta obra no implican la expresión de opinión alguna, de parte del CIMMYT o de sus organismos donadores, respecto a la situación legal de algún país, territorio, ciudad o región, o de sus autoridades, o acerca de la delimitación de sus fronteras.

Impreso en México.

Cita correcta: Bänziger, M., G.O. Edmeades, D. Beck y M. Bellon. 2012. *Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz: De la teoría a la práctica*. México, D.F.: CIMMYT.

Resumen: Este documento, dirigido inicialmente a los mejoradores de maíz en África al sur del Sahara, se basa en un método probado que fue elaborado en el CIMMYT con el fin de mejorar la tolerancia del maíz al estrés por sequía y por deficiencia de nitrógeno. La intención al elaborar este manual fue usarlo como complemento en un curso para mejoradores y agrónomos que ostenten, como mínimo, la licenciatura. Entre los temas tratados se incluyen los efectos que los déficits de agua y de nitrógeno tienen en la planta de maíz; los incrementos de rendimiento que se pueden lograr con la selección; los factores que afectan la intensidad de la sequía y de la deficiencia de N en el maíz; la elección de parcelas que sean adecuadas para realizar la evaluación inicial de la tolerancia a sequía y a deficiencia de N; el manejo que se les da a los ensayos de sequía y bajos niveles de N para lograr un estrés uniforme; el diseño de experimentos y planos de campo apropiados para los ensayos de estrés; la elección y el análisis de datos; y el uso de la evaluación inicial de la tolerancia a sequía y deficiencia de N en un programa fitogenético tradicional.

ISBN: 978-607-95844-4-3

Descriptor AGROVOC: Maíz; *Zea mays*; selección; factores nocivos; estrés por sequía; deficiencia de nutrientes; nitrógeno; fitotecnia; resistencia a sequía; África al sur del Sahara; proyectos de investigación; México; Norteamérica

Palabras adicionales: CIMMYT

Códigos de categorías AGRIS: F30 Fitogenética y Fitotecnia
H50 Diversas carencias en las plantas

Clasificación decimal Dewey: 633.1553 BAN Es

Prefacio

La intención inicial al elaborar este manual fue complementar un curso para mejoradores y agrónomos que ostentaban, como mínimo, la licenciatura, a fin de capacitarlos para:

- Entender los efectos que los déficits de agua y de N tienen en la planta de maíz.
- Saber qué nivel de incremento del rendimiento se puede lograr con la selección.
- Entender los factores que afectan la intensidad del estrés por sequía o por deficiencia de N en el maíz.
- Escoger parcelas adecuadas para realizar la evaluación de la tolerancia a sequía y a deficiencia de N.
- Manejar los ensayos de sequía o deficiencia de N de manera de lograr un estrés uniforme.
- Diseñar experimentos y planos de campo que sean adecuados para los ensayos de estrés.
- Saber cuáles datos deben recolectar en los ensayos de sequía y deficiencia de N.
- Analizar los datos generados por los ensayos de estrés.
- Utilizar de manera eficaz la evaluación de la tolerancia a sequía y deficiencia de N en un programa de mejoramiento de maíz.

Contenido

1. ¿Por qué realizar mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N?	1
1.1 Marco conceptual—Fitomejoramiento	1
1.2 Métodos convencionales para mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N en el maíz.....	1
1.3 Cuestionar los métodos convencionales.....	2
1.4 El reto de mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N	3
2. El maíz bajo estrés por sequía y deficiencia de N	4
2.1 Marco conceptual—Fisiología.....	4
2.1.1 Influencia de la radiación solar en el rendimiento de grano	4
2.1.2 Influencia de la cantidad de agua disponible en el rendimiento de grano.....	4
2.1.3 Influencia de la cantidad de N disponible en el rendimiento de grano	4
2.1.4 Influencia de los componentes del rendimiento en el rendimiento de grano	5
2.1.5 Influencia de la fuente y el recipiente en el rendimiento de grano	5
2.2 El agua y la planta de maíz.....	6
2.2.1 El potencial hídrico (ψ).....	6
2.2.2 La evapotranspiración (ET).....	7
2.2.3 Incremento de A , P_{trans} y UEA (Ecuación 2)	8
2.2.4 El maíz bajo estrés por sequía	9
2.2.5 Estrategias para ambientes propensos a la sequía.....	12
2.3 El nitrógeno y la planta de maíz.....	12
2.3.1 Incremento de ND, $N_{captado}$ y UEN (Ecuación 3).....	13
2.3.2 El maíz bajo estrés por deficiencia de N.....	15
2.3.3 Estrategias de mejoramiento para ambientes con estrés por deficiencia de N	16
2.4 El maíz bajo estrés por sequía y por deficiencia de N – Consecuencias para el fitomejoramiento	16
3. Manejo del estrés	18
3.1 Sequía	18
3.1.1 La meta cuando se aplica estrés por sequía durante la floración	18
3.1.2 La meta cuando se aplica estrés por sequía durante el llenado de grano.....	18
3.1.3 Manejo del estrés por sequía mediante el riego	19
3.1.4 Mejorar la uniformidad del estrés por sequía.....	23
3.1.5 Análisis de los ensayos de sequía	24
3.2 Estrés por deficiencia de N.....	24
3.2.1 La meta	24
3.2.2 Manejo del estrés por deficiencia de N.....	24
3.2.3 Mejorar la uniformidad del estrés por deficiencia de N.....	25
4. Los diseños estadísticos y los planos de los ensayos	26
4.1 Incrementar el número de repeticiones	26
4.2 Mejores diseños estadísticos	31
4.2.1 Ensayos sin repeticiones	31
4.2.2 Ensayos con repeticiones.....	31
4.3 El plano de siembra en el campo	32
4.3.1 Instrumentos de análisis estadístico que consideran la variación espacial ¿?.....	32
4.4 Efectos de las orillas de las calles.....	32
5. Características secundarias	33
5.1 ¿Por qué utilizar las características secundarias?	33
5.2 ¿Cómo determinar la utilidad de las características secundarias en un programa de mejoramiento de la tolerancia a sequía o deficiencia de N?	33

5.3 Características secundarias que ayudan a identificar la tolerancia a sequía	34
5.3.1 Rendimiento de grano	34
5.3.2 Número de mazorcas por planta.....	35
5.3.3 Intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE)	35
5.3.4 Senescencia foliar	35
5.3.5 Tamaño de la espiga	36
5.3.6 Enrollamiento foliar.....	36
5.3.7 Comentarios adicionales.....	36
5.4 Características secundarias que ayudan a identificar la tolerancia a la deficiencia de N	37
5.4.1 Rendimiento de grano	37
5.4.2 Número de mazorcas por planta.....	37
5.4.3 Senescencia foliar	37
5.4.4 Intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE)	38
5.4.5 Comentarios adicionales.....	38
5.5 Índices de selección que combinan la información sobre las características secundarias con el rendimiento de grano	38
5.6 Combinar los datos procedentes de varios ensayos	40
6. Estrategias de mejoramiento	41
6.1 Introducción.....	41
6.2 Cómo escoger el germoplasma.....	41
6.2.1 Mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de N de germoplasma elite adaptado a las condiciones locales.....	41
6.2.2 Mejorar poblaciones no adaptadas, pero tolerantes a sequía o deficiencia de N, para adaptarlas a las condiciones locales	41
6.2.3 Generación de germoplasma nuevo mediante la introgresión.....	42
6.3 Esquemas de mejoramiento	43
6.3.1 Estrategias integradas para generar germoplasma de maíz tolerante al estrés	43
6.3.2 Esquemas de mejoramiento poblacional.....	45
6.3.3 Generación de líneas e híbridos tolerantes a sequía y a deficiencia de N	47
6.4 La biotecnología: potencial y restricciones que obstaculizan el mejoramiento de la tolerancia a sequía y a deficiencia de N	49
6.4.1 Las aplicaciones de la biotecnología en los programas de mejoramiento de maíz.....	49
6.4.2 La selección asistida por marcadores (SAM) dirigida a mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N	49
7. Papel que juega el agricultor en la selección	51
7.1 ¿Qué es la investigación participativa y por qué es importante?.....	51
7.2 ¿Qué tiene de nuevo la investigación con la participación de los agricultores?	51
7.2.1 Conocimientos de los agricultores acerca de las condiciones locales	51
7.2.2 Experimentación realizada por los agricultores	52
7.2.3 Intercambio de información y tecnologías entre agricultores.....	52
7.3 Metodologías participativas.....	52
7.3.1 ¿Con quién deberíamos trabajar?.....	52
7.3.2 Cómo interactuar con los participantes	52
7.3.3 Métodos utilizados para agrupar a los agricultores y sus respuestas.....	53
7.3.4 Evaluación de las tecnologías agrícolas	55
7.3.5 Aprender de las tecnologías anteriores.....	56
7.3.6 El agricultor como investigador	56
7.4 Conclusiones.....	57
8. Literatura	58
Fotografías.....	27-30

1. ¿Por qué realizar mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N?

1.1 Marco conceptual–Fitomejoramiento

Para entender las ventajas de un programa de mejoramiento orientado a crear tolerancia a sequía y bajos niveles de N, recuerde que son sencillos los elementos que determinan el avance de estos programas.

Para crear nuevas combinaciones de genes y variabilidad útil entre los genotipos, el mejorador **realiza cruza**s entre progenitores que poseen características deseables o **introduce germoplasma nuevo proveniente de otros programas de mejoramiento**. Enseguida reduce la amplitud de esta variabilidad **seleccionando** los pocos genotipos que muestran un comportamiento óptimo en el medio ambiente objetivo.

De acuerdo con Falconer (1989), el mejorador logra **el mayor avance en la selección** cuando:

- Son grandes las diferencias (es decir, la **varianza genética**) entre los genotipos.
- **Es muy intensa la selección**, es decir, que solo una pequeña porción de los genotipos es seleccionada.
- La **heredabilidad** es alta, es decir, que se pueden evaluar con precisión, en los genotipos estudiados, aquellas características que son valiosas en el medio ambiente objetivo, para luego transmitir las a la progenie de éstos.

Cuando hay escasez de recursos, los mejoradores suelen utilizar un **procedimiento de selección escalonado** para identificar los genotipos con el mejor comportamiento. Primero evalúan muchos genotipos utilizando unas cuantas repeticiones (o quizá ninguna) en unos cuantos sitios (**tamizado inicial**). Luego evalúan los mejores genotipos (o sus descendientes) utilizando un mayor número de repeticiones en más sitios (**ensayos**). Con cada decisión de selección que toma el mejorador, se reducen tanto el número de genotipos como la variación entre ellos, principalmente porque se elimina la fracción que mostró un comportamiento deficiente.

1.2 Métodos convencionales para mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N en el maíz

La mayoría de los mejoradores de maíz aprovechan la etapa de la evaluación inicial para seleccionar con el fin de aumentar el potencial de rendimiento, mejorar la resistencia a patógenos causantes de enfermedades e insectos nocivos, y obtener un buen tipo de grano y de planta. Es solo en la etapa más avanzada de la selección, cuando ya solo quedan unos cuantos genotipos, que éstos son evaluados también en condiciones de estrés abiótico. En esta etapa, la intensidad de la selección suele ser baja y, por ende, es poco lo que se avanza en mejorar la tolerancia al estrés abiótico.

Existen varias razones por las cuales los mejoradores temen seleccionar en condiciones de estrés abiótico en las primeras etapas del mejoramiento:

- La heredabilidad y la varianza genética del rendimiento de grano generalmente disminuyen en condiciones de estrés abiótico, al reducirse los niveles de rendimiento. Las diferencias entre los genotipos a menudo no son significativas y los avances que se obtienen con la selección son menores que los que se obtienen en condiciones donde los rendimientos son altos.
- A causa de la intensa interacción genotipo x ambiente que presentan los ensayos en condiciones de estrés, éstos suelen producir ordenamientos que difieren significativamente de un ensayo a otro, lo cual dificulta la identificación del mejor germoplasma.

- Los mejoradores esperan que, como resultado de la selección en condiciones de alto rendimiento, el rendimiento de grano aumentará no solo en esas condiciones, sino también en condiciones de estrés abiótico.
- En los países en desarrollo, el agricultor que produce en condiciones de altos rendimientos y muchos insumos suele ser más atractivo para las empresas de semillas privadas que el agricultor “promedio” que tiene (a menudo) escasos recursos; por esta razón, los mejoradores del sector comercial no suelen dedicar atención a la tolerancia al estrés abiótico. Los mejoradores del sector público se ven influenciados por este punto de vista, pese a que sus responsabilidades y los medios ambientes para los que trabajan generalmente incluyen zonas que el sector privado no atiende.

1.3 Cuestionar los métodos convencionales

Gracias a las extensas investigaciones realizadas en el CIMMYT, podemos hacer a un lado muchas de estas inquietudes, ya que es posible avanzar con relativa rapidez en el mejoramiento para aumentar los rendimientos en condiciones tanto favorables como de estrés, si se realiza una extensa evaluación inicial en condiciones de estrés abiótico. A continuación aparecen algunos argumentos que sustentan este concepto:

- Si el medio ambiente objetivo es comúnmente afectado por estrés abiótico, entonces el hecho de que el avance logrado con la selección en un medio ambiente objetivo sin estrés es mayor que el logrado en un ambiente con estrés, ayuda poco o nada a mejorar los rendimientos en el medio ambiente objetivo. **Si el estrés abiótico es el principal problema en la zona objetivo, el mejorador debe tratar de mejorar los rendimientos en esas condiciones.** En general, las metodologías empleadas para mejorar el maíz en zonas tropicales han sido influidas fuertemente por la experiencia de los mejoradores de maíz en zonas templadas. En zonas templadas, el maíz se siembra normalmente en condiciones más o menos libres de estrés y los rendimientos en los campos de los agricultores son semejantes a los obtenidos en las estaciones experimentales (que promedian cerca de 7.5 t/ha en países como Estados Unidos). Por el contrario, en los ambientes tropicales, el maíz suele padecer estrés, por lo cual los rendimientos en los campos de los agricultores son muy inferiores a los obtenidos en las estaciones experimentales. Por tanto, en zonas tropicales, la selección en condiciones de alto rendimiento tal vez no sea la mejor manera de incrementar los rendimientos en los campos de los agricultores.
- Si bien ningún mejorador esperaría aumentar la resistencia a las enfermedades del maíz mediante la selección efectuada en un ambiente que está libre de éstas, curiosamente los mejoradores sí esperan incrementar la tolerancia de sus variedades a sequía y a deficiencia de N por medio de la selección realizada principalmente en ambientes con alto potencial de rendimiento. Esta estrategia quizá funcionaría si los rendimientos en condiciones favorables y de estrés fueran determinados por las mismas características de la planta. La verdad es que a medida que los niveles de estrés por falta de agua o de N incrementan, entran en juego otras características diferentes que afectan el rendimiento, y las interacciones genotipo x estrés se vuelven significativas (capítulo 2).
- Cuando los genotipos son seleccionados en condiciones favorables, se pierde mucha variabilidad genética útil para la tolerancia al estrés. Dicha variabilidad no puede ser remplazada sencillamente por medio de ensayos multilocacionales en los que unas cuantas variedades son expuestas a condiciones de estrés en las últimas etapas del mejoramiento. Por el contrario, un método que detecta con precisión la tolerancia al estrés abiótico en una extensa colección de genotipos de maíz, sí aumenta la probabilidad de lograr un buen avance en el mejoramiento de esta característica.

- En los últimos 20 años, los investigadores del CIMMYT han mejorado la tolerancia a sequía y a bajos niveles de N del maíz utilizando un método que, al parecer, es único. Con ese fin, seleccionaron grandes poblaciones en condiciones de sequía y deficiencia de N que fueron manejadas con mucho cuidado a fin de revelar, lo más posible, la variabilidad genética para la tolerancia a ese estrés. Los avances logrados con esta selección han sido considerables —100 kg/ha al año en condiciones de estrés— y están bien documentados (Bänziger et al. 1998; Bolaños y Edmeades 1993a; 1993b; 1996; Bolaños et al. 1993; Byrne et al. 1995; Chapman y Edmeades 1999; Edmeades et al. 1997a; 1997b; 1997c; 1997d; 1997e; 1999; Lafitte y Edmeades 1994a; 1994b; 1994c).
- Los cultivos de maíz en zonas tropicales están continuamente expuestos al estrés por sequía y deficiencia de N. La incidencia del estrés tiende a aumentar, ya sea por el cambio climático mundial; ya sea porque el cultivo de maíz ha sido desplazado a ambientes de producción más difíciles por cultivos de alto valor; o por la disminución de materia orgánica en el suelo, lo cual, a su vez, reduce la fertilidad del suelo y su capacidad de retener humedad. En el micronivel, la fertilidad y la cantidad de humedad disponible varían grandemente en las parcelas de muchos agricultores. **Esto significa que una sola variedad tiene que poder resistir niveles muy diversos de estrés por sequía y deficiencia de N**, requerimiento que es más pronunciado en las zonas tropicales que en los campos de zonas templadas donde se aplican altos niveles de insumos.

1.4 El reto de mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N

El reto de mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N implica que hay que buscar maneras de garantizar un buen avance en la selección. Retomando el marco conceptual, el mejorador necesita:

- Contar con genotipos que poseen variabilidad útil para las características que contribuyen a la tolerancia a sequía y a bajos niveles de N.
- Poder evaluar con precisión la tolerancia a sequía y a deficiencia de N en condiciones semejantes a las del medio ambiente objetivo.
- Poder aplicar una gran intensidad de selección al tratar de mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N.

Para lograr lo anterior, es necesario entender el comportamiento del maíz en condiciones de sequía y deficiencia de N y saber manejar el estrés; asimismo, hay que contar con una serie de características secundarias útiles que se asocian al rendimiento bajo estrés, mejores diseños estadísticos para usarlos en la selección, germoplasma apropiado y esquemas de mejoramiento adecuados.

2. El maíz bajo estrés por sequía y deficiencia de N

2.1 Marco conceptual – Fisiología

2.1.1 Influencia de la radiación solar en el rendimiento de grano

Las plantas son sistemas complicados y existen muchos factores que afectan el rendimiento. Uno de los principales es la captación de la radiación solar. En condiciones de agua y de N abundantes, el rendimiento de grano (RG) puede expresarse como sigue:

$$RG = [RID \times \%RI \times DHV \times UER] \times IC \quad [1]$$

donde RID = radiación incidente diaria (e.g., 20 MJ/m², o 2 x 10⁵ MJ/ha)

%RI = fracción de la radiación incidente interceptada por hojas verdes (e.g., 45% en todo el ciclo biológico del cultivo)

DHV = duración de hojas verdes o número de días que las hojas permanecen verdes (e.g., 100 días)

UER = uso eficiente de la radiación (e.g., 2 g por MJ, o 2 x 10⁻⁶ t/MJ)

IC = índice de cosecha (proporción de la materia seca del dosel que es grano; e.g., 0.40)

El término que aparece entre corchetes en la Ecuación 1 representa el total de la producción de materia seca del dosel y el IC es el coeficiente de repartición al grano. En nuestro ejemplo, el rendimiento de grano sería:

$$\begin{aligned} \text{total de la materia seca del dosel} &= [20 \times 10^4 \text{ MJ/ha/día} \times 0.45 \times 100 \text{ días} \times 2 \times 10^{-6} \text{ t/MJ}] \\ &= 18 \text{ t/ha} \\ \text{y el rendimiento de grano} &= 18 \text{ t/ha} \times 0.40 \\ &= 7.2 \text{ t/ha} \end{aligned}$$

2.1.2 Influencia de la cantidad de agua disponible en el rendimiento de grano

Se puede efectuar un análisis similar de la cantidad de agua disponible para el cultivo (A; e.g., 750 mm), de la proporción de agua transpirada por el cultivo (P_{trans} ; e.g., 0.60), del uso eficiente del agua transpirada (UEA; e.g., 0.040 t materia seca/mm), y del IC (e.g., 0.40):

$$\begin{aligned} RG &= [A \times P_{trans} \times UEA] \times IC \quad [2] \\ &= [750 \times 0.60 \times 0.040] \times 0.40 \\ &= 7.2 \text{ t/ha} \end{aligned}$$

2.1.3 Influencia de la cantidad de N disponible en el rendimiento de grano

Se puede realizar un análisis semejante de la cantidad de N disponible al cultivo. ND es el N (en forma de nitrato o amonio) en el suelo que está disponible para la planta durante todo el ciclo biológico del cultivo (e.g., 300 kg N/ha). $N_{captado}$ es la fracción de N disponible en el suelo que es captada por la planta (e.g., 0.50). UEN es el uso eficiente de N (e.g., 0.12 t DM por kg de N). IC representa el índice de cosecha (e.g., 0.40).

$$\begin{aligned} RG &= [ND \times N_{captado} \times UEN] \times IC \quad [3] \\ &= [300 \times 0.50 \times 0.12] \times 0.40 \\ &= 7.2 \text{ t/ha} \end{aligned}$$

2.1.4 Influencia de los componentes del rendimiento en el rendimiento de grano

El rendimiento de grano puede dividirse en los siguientes componentes: plantas por hectárea (e.g., 45,000/ha), mazorcas por planta (MPP, e.g., 1.2), granos por mazorca (GPM, e.g. 400) y peso por grano (PPG, e.g., 334 mg o 334×10^{-9} t).

Por tanto:

$$\begin{aligned} \text{RG} &= \text{plantas/ha} \times \text{MPP} \times \text{GPM} \times \text{PPG} && [4] \\ &= [45,000 \times 1.2 \times 400] \times 334 \times 10^{-9} \\ &= [21,600,000] \text{ granos/ha} \times 334 \times 10^{-9} \text{ t por grano} \\ &= 7.2 \text{ t/ha} \end{aligned}$$

2.1.5 Influencia de la fuente y el recipiente en el rendimiento de grano

Se ha debatido ampliamente la cuestión de si el rendimiento del maíz se ve limitado por las características de la planta que tienen que ver con el suministro de nutrientes (la *fuentes*; es decir, nutrientes, agua, radiación, etc.) o por las que se asocian a la demanda (el *recipiente*) de asimilados, nutrientes, agua, radiación, etc. Según el ambiente de que se trate, los asimilados o el recipiente pueden limitar, en diversos grados, el rendimiento de grano en casi cualquiera etapa del desarrollo.

2.1.5.1 Influencia de la fuente en el rendimiento de grano

El **suministro total** de asimilados (o nutrientes, o agua) es determinado por:

- La cantidad de un factor de crecimiento que es captada por la planta, como $[\text{RID} \times \% \text{RI} \times \text{DHV}]$, $[\text{A} \times \text{P}_{\text{trans}}]$, o $[\text{ND} \times \text{N}_{\text{captado}}]$.
- La **eficiencia** con la que ese factor es convertido por la planta en carbohidratos, proteínas y lípidos, que son los elementos que componen la planta (e.g., UER, UEA, UEN).
- El **tiempo disponible para adquirir el factor de crecimiento**. Esto tiene que ver principalmente con la radiación solar, y el término DHV indica el tiempo que el cultivo tiene para captar la radiación. Si el desarrollo del cultivo es rápido, el tiempo disponible para la captación de radiación es menor que si el desarrollo es lento. Por esta razón, en sitios donde hay radiación limitada, el maíz de madurez temprana rendirá menos que el de madurez tardía. En condiciones de deficiencia de N, una parte considerable del ND es suministrada a partir de la mineralización, que procede a un ritmo determinado por la humedad del suelo, la temperatura de éste y la actividad biológica en el suelo. Por tanto, el **tiempo** de que dispone el cultivo para asimilar el N liberado por el proceso de mineralización determina el N disponible para las plantas y, por tanto, las variedades de madurez tardía asimilarán más N que las de madurez temprana.

Si ocurre antes de la floración, el estrés provocado por sequía o deficiencia de N reduce el área foliar (%RI). Si ocurre en cualquier momento durante el desarrollo del cultivo, la tasa fotosintética del cultivo (UER, UEA o UEN en los otros ejemplos) se reduce y, con eso, la totalidad de asimilados que está disponible para el cultivo también se reduce. Cuando ocurre después de la floración, este estrés disminuye la duración de las hojas verdes.

2.1.5.2 Influencia del recipiente en el rendimiento de grano

El rendimiento de grano es determinado también por el grado al que se han establecido estructuras tales como las mazorcas, los granos y las células del endospermo, que sirven como depósitos, o *recipientes*, de los asimilados. Durante la etapa que precede a la floración, el maíz produce un número mucho mayor de mazorcas y florecillas que las que finalmente pueden ser llenadas. En las dos semanas de la floración, se define el número de mazorcas, granos y células del endospermo que se llenarán. El maíz es muy vulnerable al estrés durante este período. El suministro de asimilados durante el llenado de grano determina el grado al cual se satisfacen las demandas de las mazorcas, los granos y las células del endospermo que fueron establecidas durante la floración.

2.1.5.3 Influencia de la fuente y del recipiente en el rendimiento de grano

La etapa de desarrollo y la intensidad del estrés determinan el grado al cual la fuente y el recipiente limitan el rendimiento.

Ejemplo de la limitación por el recipiente. Las condiciones de crecimiento son favorables durante la etapa anterior a la floración y el cultivo de maíz produce una extensa área foliar. Sin embargo, hay estrés durante la floración y el cultivo solo logra producir unas cuantas mazorcas y granos. Después de la floración, las condiciones de crecimiento pueden volver a ser favorables, pero la demanda de asimilados por parte de los granos y su capacidad de absorber los asimilados disponibles, limitarán el rendimiento.

Ejemplo de la limitación por la fuente. Dado que las condiciones durante la pre-floración y la floración son favorables, el maíz produce una extensa área foliar y muchos granos y mazorcas. Después de la floración, hay sequía, y esto hace que las hojas envejecen anticipadamente. En este caso, el suministro de asimilados limitará el rendimiento de grano del cultivo, y las plantas producirán muchos granos pequeños.

Debido a las numerosas formas en que el estrés puede afectar el maíz, las interacciones **genotipo x ambiente** son frecuentes. Imaginemos dos genotipos de maíz, **A** y **B**. **A** tiene la capacidad de producir más mazorcas y granos cuando hay sequía durante la floración. Por eso, en el ejemplo de la limitación por el recipiente debido al estrés durante la floración, **A** rendirá más que **B**. En el ejemplo de la limitación por la fuente debido al estrés durante el llenado de grano, es posible que ambos genotipos rindan por igual, debido a que no existen las condiciones necesarias para que la ventaja de **A** se exprese.

2.2 El agua y la planta de maíz

El agua es importante para la planta porque funciona como solvente, como agente enfriador y como reactivo; además, conserva la estructura de la planta al mantener la presión intracelular al nivel requerido para que las células se puedan expandir al máximo (es decir, que estén turgentes). Cuando la planta se marchita, su turgencia se acerca a cero, las células comienzan a colapsarse, las membranas se dañan y las proteínas (por ejemplo, algunas enzimas clave) se desnaturalizan porque su estructura se altera. Las células pueden recuperarse después de haber padecido estrés por sequía, pero tienen que reparar el daño, lo cual toma tiempo (de 0.5 a 7 días). Si el daño es severo, las células mueren.

2.2.1 El potencial hídrico (ψ)

El potencial hídrico de las plantas y del suelo se refiere a la presión requerida para extraer el agua libre de la planta o del suelo. El símbolo que normalmente se utiliza para indicar el potencial hídrico es la letra griega psi (ψ). La unidad empleada para indicar el potencial hídrico es el mega Pascal (MPa), pero existe una unidad más antigua, el bar, que equivale a una atmósfera de presión; un MPa es igual a 10 bares.

El potencial hídrico y sus componentes normalmente son expresados en términos negativos, ya que indican el estado hídrico en comparación con la saturación total. El agua fluye de un potencial hídrico menos negativo a uno más negativo. A medida que la planta se seca, el término que representa al potencial hídrico se vuelve más negativo. Cabe señalar que el potencial hídrico del aire es de alrededor de -80 MPa cuando la humedad relativa es del 50%. Como el agua fluye en dirección de la creciente negatividad de ψ , casi siempre tiene la tendencia a evaporarse de la superficie de las plantas.

El potencial hídrico tiene tres componentes:

$$\psi = \psi_p + \psi_s + \psi_m$$

donde ψ = potencial hídrico de la célula o del suelo

ψ_p = potencial de presión

ψ_s = potencial osmótico o de solutos

ψ_m = potencial de matriz (fuerza de retención de agua del suelo)

El potencial matricial no es tomado en cuenta en la mayoría de las aplicaciones de la Ecuación 5.

2.2.1.1 El potencial hídrico de la planta

Los valores normales de una hoja que está totalmente llena de agua son: $\psi = 0$ MPa; $\psi_p = +1.4$ MPa (es decir, la célula está turgente y tiene una presión interna alta) y $\psi_s = -1.4$ MPa. Por tanto, ψ_s y ψ_p se balancean entre sí y el potencial hídrico de la hoja es de cero (Turner 1981).

Cuando una hoja pierde cerca de 20% del agua que contiene (contenido hídrico relativo = 0.80), su potencial hídrico disminuye, su turgencia se reduce a cero y el potencial osmótico se vuelve más negativo a medida que el contenido de la célula se vuelve más concentrado. En estas circunstancias, encontramos que $\psi = -1.6$ MPa, $\psi_p = 0$ (marchitez) y $\psi_s = -1.6$ MPa. Si la planta produce más solutos y éstos entran en la solución celular (ajuste osmótico), entonces ψ_p aumenta a medida que el agua es atraída a la vacuola y al citoplasma de la célula por ósmosis, y las células recuperan su turgencia aunque el potencial hídrico general de la hoja se mantenga constante.

2.2.1.2 El potencial hídrico del suelo

El agua en el suelo que está disponible para las plantas se sitúa entre la capacidad de campo (potencial hídrico del suelo de -0.03 MPa) y el punto de marchitez permanente (potencial hídrico del suelo de -1.5 MPa). La arcilla contiene cerca de 200 mm de agua disponible por metro de profundidad, en tanto que la arena solo contiene 80 mm por metro de profundidad. Entre 55 y 65% del agua disponible es contenida a un potencial hídrico de entre -0.03 y -0.5 MPa y es absorbida fácilmente por la planta. El resto del agua disponible es contenida a entre -0.5 y -1.5 MPa y, aunque la planta puede extraerla, presenta visibles síntomas de marchitez. La textura y la profundidad del suelo son cruciales para determinar la disponibilidad del agua, A (Ecuación 2), para el cultivo.

2.2.2 La evapotranspiración (ET)

La evapotranspiración es el término que describe la combinación de la evaporación (E) de agua a partir del suelo y de las superficies no estomáticas de la planta, y la transpiración (T) a través de los estomas de la planta. La planta pierde la porción más grande (con mucho) de agua (>95%) por transpiración.

2.2.2.1 Factores ambientales que afectan la ET

- **Radiación solar:** La cantidad de radiación que recibe la superficie sembrada es la fuerza que más afecta la ET. Cuando el sol brilla, la ET es alta, pero cuando hay nubosidad, es baja. La radiación solar calienta la superficie foliar y si ésta no se enfría por efecto de la evaporación del agua, la hoja se sobrecalienta. En un follaje muy cerrado en condiciones de agua abundante, cerca del 85% de la energía solar se disipa por evaporación de las superficies del cultivo, y cerca del 5%, por evaporación del suelo. Solo un 1% de esa energía es utilizado en la fotosíntesis. El resto es dispersado por los movimientos de aire provocados por la convección o por el calentamiento del suelo.
- **Temperatura:** La humedad relativa del aire disminuye a medida que sube la temperatura y ψ_{aire} se vuelve más negativo. Por tanto, el maíz sembrado en ambientes frescos (por ejemplo, en tierras altas) utiliza menos agua que el que crece en ambientes cálidos (por ejemplo, en tierras bajas), aunque sus estomas se abran al mismo grado. Por tanto, el uso eficiente del agua (UEA) es mayor en condiciones frescas que en condiciones cálidas.
- **Humedad relativa:** Si ψ_{aire} es más negativo debido a que el aire está seco (por ejemplo, cuando sopla el viento sobre el desierto), el uso de agua será alto. Por el contrario, este uso llegará a su punto más bajo cuando llueve y ψ_{aire} es cercano a cero.
- **Viento:** Los cultivos utilizan más agua cuando sopla el viento, pues éste se lleva el aire húmedo que rodea al cultivo (y que funciona como capa límite) y lo repone con aire más seco procedente de las zonas aledañas. Como resultado, el ψ_{aire} sobre el cultivo se vuelve más negativo y la evaporación aumenta.

2.2.2.2 Factores de la planta que afectan la evapotranspiración

La pérdida de agua de la superficie foliar es una consecuencia inevitable del intercambio de CO_2 durante la fotosíntesis. Las plantas, al igual que los pulmones humanos, requieren que los gases entren en solución y participen en las reacciones químicas asociadas a la fotosíntesis. Por tanto, una superficie mojada tiene que estar expuesta a la atmósfera para que haya intercambio de CO_2 . En consecuencia, la transpiración y la fotosíntesis están íntimamente ligadas (Tanner and Sinclair 1983), como también lo están el uso de agua por el cultivo y su producción de biomasa. Cuando el cultivo empieza a agotar su contenido de agua, o cuando es de noche, los estomas se cierran y el uso de agua disminuye. Esto, a su vez, evita que haya intercambio de CO_2 entre la planta y la atmósfera, y la fotosíntesis también se detiene.

- El **número y el tamaño de los estomas** tienen relativamente poco efecto en el uso de agua del cultivo, hasta que los estomas se cierran. Esto se debe a que el uso de agua del cultivo depende del gradiente general del potencial hídrico entre la superficie de la planta y la atmósfera, y de la capa limítrofe entre el cultivo y el aire, pero no de la capa limítrofe que rodea a cada hoja. Sin embargo, a medida que los estomas se van cerrando, el gradiente de ψ_{hoja} a ψ_{aire} se vuelve mucho más pronunciado cerca de la superficie foliar, y la frecuencia y la apertura estomáticas empiezan a tener un efecto directo en el uso del agua del cultivo.
- El área foliar afecta el uso de agua. Su mayor influencia es en la proporción evaporación:transpiración (E/T). Si el cultivo no intercepta la radiación y ésta llega al suelo, la E/T aumenta. La consecuencia normal de este hecho es que las malezas se establecen en los huecos del follaje y la E/T se incrementa aun más a medida que las malezas comienzan a usar el agua para crecer. Una vez que se cierra la cubierta del cultivo (intercepción de radiación de >95%; índice de área foliar de >3.5), aunque llegue a haber más incrementos del área foliar, éstos tienen poco efecto en el uso del agua del cultivo.

2.2.3 Incremento de A , P_{trans} y UEA (Ecuación 2)

Para poder obtener rendimientos altos, el reto consiste en lograr pasar la mayor cantidad de agua ($A \times P_{\text{trans}}$) a través de la planta, al menor costo posible (es decir, con un UEA alto) y mantener el área foliar verde el mayor tiempo posible. A continuación se indican los factores que influyen en cada uno de los términos de la Ecuación 2.

2.2.3.1 Agua disponible para la planta (AD)

El agua disponible para la planta (AD) es afectada por:

- **La lluvia y el riego**, sin incluir las pérdidas por escurrimiento.
- **La superficie del suelo:** en una superficie compactada o un suelo desnudo, sin residuos, ocurren pérdidas de agua del 50 al 60% cuando hay lluvias fuertes, debido al escurrimiento.
- **La profundidad del suelo:** Las plantas extraen casi toda el agua contenida en los 70 cm superiores del perfil del suelo porque la mayor parte de su sistema radicular se encuentra allí. Por esta razón, se reduce la cantidad de agua disponible para las plantas en los suelos que tienen una profundidad de menos de 70 cm a causa de la presencia de rocas, compactación o acidez.
- **La textura del suelo:** La cantidad de agua disponible para las plantas también es afectada por la textura del suelo. La arena contiene 80 mm de agua disponible por metro de profundidad, en tanto que la arcilla puede almacenar cerca de 200 mm.

2.2.3.2 Proporción de agua transpirada por el cultivo (P_{trans})

La proporción de agua que transpira el cultivo, P_{trans} , es afectada por:

- **Las raíces:** Se requieren longitudes y densidades de raíces de 1.0 a 1.5 cm/cm^3 para que las plantas puedan extraer el agua disponible. Las plantas de maíz rara vez logran extraerla a una profundidad mayor que 70 cm, pero en los 30 cm superiores del perfil, son comunes valores de 3 a 5 cm/cm^3 , o más. Para aprovechar mejor el agua disponible, es preferible que haya una mejor distribución de las raíces en el perfil a que haya una mayor aportación de materia seca a las raíces.

- **Los cultivos intercalados y las malezas** utilizan agua y, en consecuencia, menos agua es usada por el cultivo.
- **Anchura del surco, rapidez con que se produce la cubierta del cultivo y senescencia:** Cuando el suelo está expuesto a la luz solar, el agua se evapora de su superficie, lo cual significa que menos agua pasa a través del cultivo de maíz.

2.2.3.3 Uso eficiente del agua (UEA)

El uso eficiente del agua es igual a la proporción asimilación:transpiración y puede ser afectado por:

$$UEA = (P_a - P_i) / (1.6 * (PV_i - PV_a)) \quad [6]$$

- donde
- P_a = presión parcial de CO_2 en el aire
 - P_i = presión parcial de CO_2 dentro de la hoja
 - PV_i = presión del vapor de agua dentro de la hoja
 - PV_a = presión del vapor de agua en el aire

- El **uso eficiente del agua** es mayor cuando P_i es baja (aunque esto reduce el crecimiento de la planta), cuando hay humedad en el aire (PV_a alta), cuando la temperatura del aire es baja (como en tierras altas) y cuando otros factores, como la falta de nutrientes, las enfermedades foliares y las plagas, no reducen el crecimiento.
- Existe **variabilidad genética** para el uso eficiente de agua y ésta puede medirse con base en la proporción de isótopos de C estables, C^{13}/C^{12} (Δ), en la planta, que es proporcional a P_i/P_a en plantas C_3 , lo cual en sí refleja la proporción entre la capacidad asimilatoria y la conductancia estomática y, por ende, está asociado de forma negativa al UEA (Hall et al. 1994). La misma relación general existe en las plantas C_4 , pero el nivel de discriminación de los isótopos es mucho menor.

2.2.4 El maíz bajo estrés por sequía

2.2.4.1 El estrés por sequía afecta las características fisiológicas a nivel celular

El estrés provocado por la sequía afecta algunas características fisiológicas clave:

- Hay acumulación de ácido **abscísico** (ABA). Éste se genera principalmente en las raíces y estimula su crecimiento. De ahí, pasa a las hojas (y, en mucho menor grado, a los granos), donde provoca enrollamiento, cierra los estomas y acelera la senescencia foliar. Esto sucede aun antes de que los mecanismos hidráulicos reduzcan la turgencia foliar (Zhang et al. 1987). Es probable que esta señal, enviada por las raíces, sea la que hace que la planta reduzca las pérdidas de agua. Por tanto, el ABA es un regulador del crecimiento vegetal que ayuda a la planta a sobrevivir al estrés por sequía, pero que no parece contribuir a la producción en condiciones de sequía. Este ácido también pasa al grano, donde contribuye al aborto de los granos de la punta durante el llenado de grano.
- Cuando hay estrés de leve a moderado, la **expansión celular** se inhibe. A medida que el estrés se intensifica, esto se manifiesta en una menor expansión del área foliar, seguida por un menor crecimiento de los estigmas, un menor alargamiento del tallo y, finalmente, menos crecimiento radicular.
- Cuando hay estrés severo por sequía, la **división celular** se inhibe de forma tal, que aunque el estrés desaparezca, los órganos afectados no tienen células suficientes para expandirse plenamente.
- **Ajuste osmótico:** En respuesta al estrés por sequía, la mayoría de las especies son capaces de formar sustancias que son osmóticamente activas en el citoplasma y la vacuola. Esto permite a la planta absorber más agua del suelo y mantener su turgencia y la función celular durante más tiempo cuando hay sequía. El ajuste osmótico es especialmente visible en el sorgo, el trigo y el arroz (el incremento de la negatividad es de 1 a 1.7 MPa), y mucho menos visible en el maíz (de 0.3 a 0.5 MPa) (Bolaños y Edmeades 1991).

- Cuando el estrés por sequía es severo, con frecuencia se observa **acumulación de prolina**. La prolina actúa como osmolito y, a medida que se pierde la turgencia, protege las estructuras proteínicas.
- **Foto-oxidación de la clorofila:** La sequía afecta al fotosistema 2 más que al fotosistema 1 en el mecanismo fotosintético. Estos fotosistemas se desacoplan, lo cual causa que haya electrones de alta energía libres en la hoja. El transporte de electrones desacoplados da como resultado foto-oxidación de la clorofila y pérdida de la capacidad fotosintética. Enseguida, por el estrés por sequía, las hojas que están expuestas directamente al sol se tornan amarillentas.
- La **actividad enzimática** en general se reduce cuando hay sequía. Por ejemplo, la conversión de sacarosa a almidón en el grano se reduce porque disminuye la actividad de la invertasa ácida, una enzima clave que convierte la sacarosa en azúcares hexosas (Westgate 1997; Zinselmeier et al. 1995).

2.2.4.2 El estrés por sequía afecta a toda la planta

Cuando los cambios a nivel celular se manifiestan en toda la planta, se observan las siguientes respuestas a la sequía en el maíz:

- Cuando llueve al principio del ciclo y después hay sequía, las semillas germinan, pero el suelo se seca a grado tal, que el subsecuente establecimiento y la población de plantas se ven muy afectados.
- La sequía provoca la reducción de la expansión de hojas, estigmas, tallos, raíces y granos (en ese orden). La escasa expansión del área foliar resulta en un sombreado incompleto del suelo. En condiciones de alto potencial de evapotranspiración, la senescencia foliar se acelera y continúa hacia la parte superior de ésta, disminuyendo aun más la intercepción de la radiación solar.
- Los estomas se cierran, y la fotosíntesis y la respiración disminuyen a causa de la foto-oxidación y el daño a las enzimas. La planta trata de mantener la división celular mediante el ajuste osmótico, especialmente en los meristemas en crecimiento, pero este ajuste al parecer no juega un papel importante en mantener el crecimiento cuando el estrés es severo.
- El flujo de asimilados a los órganos en crecimiento se reduce. El crecimiento de los estigmas se retrasa y hace que se retrase también la emisión de éstos, con lo cual se alarga el intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas. El aborto de mazorcas y granos aumenta y las plantas se pueden volver estériles. La esterilidad puede provocar la pérdida total del rendimiento. Las estructuras reproductoras femeninas se dañan mucho más que las espigas, aunque éstas últimas también se llegan a marchitar si la temperatura se alza por encima de los 38°C.
- La proporción raíz:tallo-vástago aumenta levemente. Cuando el estrés se agrava, se reduce marcadamente la captación de nutrientes por flujo o difusión masiva y el crecimiento radicular disminuye.
- La planta puede movilizar las reservas del tallo hacia los granos cuando el estrés coincide con la etapa lineal del crecimiento de éstos. En casos extremos, esto puede provocar que el cultivo se acame antes de llegar a la madurez.

En resumen, la sequía afecta la producción de maíz porque reduce el establecimiento de las plantas durante la etapa de plántula; disminuye el desarrollo del área foliar y la tasa fotosintética durante el período anterior a la floración; reduce la producción de mazorcas y granos durante las dos semanas de la floración; y disminuye la fotosíntesis e induce la senescencia prematura de las hojas durante el llenado de grano. La producción se puede reducir, también, debido al mayor consumo de energía y nutrientes provocado por la respuesta de adaptación a la sequía (por ejemplo, un mayor crecimiento radicular).

2.2.4.3 La sequía y el desarrollo del cultivo

Aunque la sequía afecta, hasta cierto punto, el rendimiento de grano del maíz en casi todas las etapas de su desarrollo, el cultivo es más susceptible durante la floración (ver la Figura 2.1; Claassen y Shaw 1970; Denmead y Shaw 1960; Grant et al. 1989). El maíz parece ser extremadamente sensible a la sequía desde

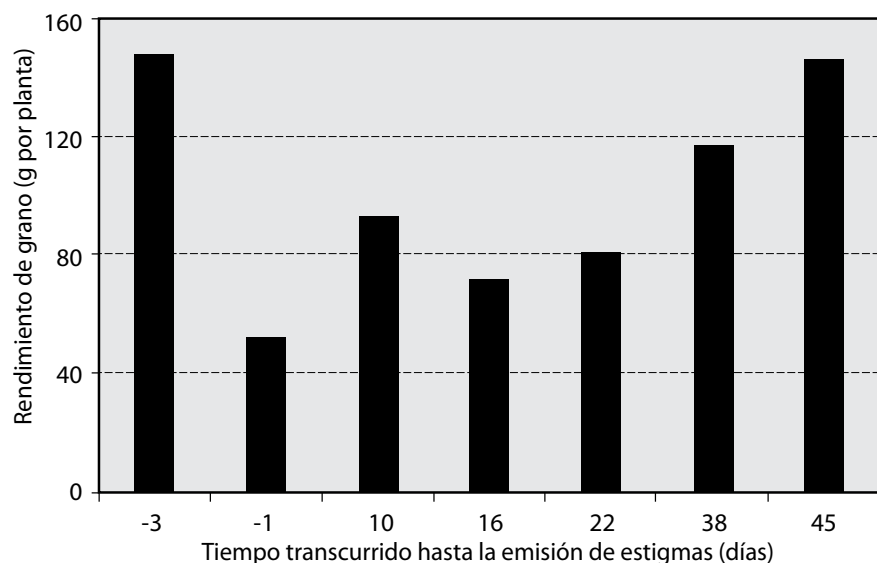


Figura 2.1. Relación entre el rendimiento de grano y el momento en que ocurre la sequía (Grant et al. 1989).

2 días antes y hasta 22 días después de la emisión de estigmas, pero la máxima sensibilidad se registra a los 7 días; las plantas se pueden volver casi completamente estériles si padecen estrés desde justo antes del espigamiento hasta el inicio del llenado de grano (Grant et al. 1989).

Se piensa que el maíz es más susceptible durante la floración que otros cultivos de temporal o secano porque todas las florecillas femeninas se desarrollan casi al mismo tiempo y, por lo general, en una sola mazorca de un solo tallo. A diferencia de otros cereales, en el maíz las flores masculinas y femeninas están separadas por una distancia de hasta un metro, y el polen y el frágil tejido estigmático están expuestos a una atmósfera seca que es hostil a la polinización. Además, y lo que es más importante, el crecimiento de los estigmas y el número de granos al parecer dependen directamente del flujo de los productos fotosintéticos durante las tres semanas de la floración, período de sensibilidad extrema (Schussler and Westgate 1995). Cuando la fotosíntesis por planta se reduce durante la floración por efecto de la sequía y otras causas de estrés abiótico, el crecimiento de los estigmas se retrasa, lo cual lleva a un incremento (fácilmente medible) del intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE, intervalo polen-estigmas), y al aborto de granos y mazorcas (Bolaños y Edmeades 1996; DuPlessis y Dijkhuis 1967; NeSmith y Ritchie 1992).

Aunque con frecuencia las plantas forman, mucho antes de la floración, una cantidad razonable de reservas que son almacenadas en el tallo, la mazorca en desarrollo tiene muy poca capacidad de movilizar y atraer estas reservas en las primeras dos semanas de su vida. Es posible que la polinización se realice con éxito en plantas que padecen estrés por sequía y que, poco días después, éstas aborten los granos (Westgate y Bassetti 1991; Westgate y Boyer 1986). Cabe señalar que la selección dirigida a reducir el crecimiento del tallo (altura de la planta) y de la espiga puede reducir la competencia por los asimilados durante la floración, lo cual disminuye el aborto de los granos.

Una vez que los granos entran en la fase lineal de la acumulación de biomasa, dos o tres semanas después de la polinización, éstos desarrollan suficiente atracción en el recipiente para movilizar los asimilados de reserva almacenados en el tallo y las brácteas. Si los granos llegan a esta etapa, lo normal es que crezcan y lleguen a pesar por lo menos 30% de lo que pesan los granos de una planta no estresada, incluso si la sequía se vuelve mucho más intensa (Bolaños y Edmeades 1996).

2.2.5 Estrategias de mejoramiento para ambientes propensos a la sequía

2.2.5.1 Variedades que evaden la sequía

La duración del ciclo del maíz en condiciones de temporal suele definirse como el período en que la precipitación es igual a, o mayor que, el 50% de la evapotranspiración potencial, según lo determinen la radiación solar, el viento y la temperatura. Una meta genotécnica importante consiste en generar variedades que son capaces de evadir la sequía porque su precocidad les permite completar su desarrollo dentro de un ciclo de corta duración. En las tierras bajas tropicales, el promedio mínimo de precipitación que tiene que caer durante la temporada para poder cultivar maíz (> 1 t/ha) es de 400 a 500 mm; en zonas de altitud media, el mínimo es de 350 a 450 mm, y en tierras altas, de 300 a 400 mm. Debido a que el uso eficiente de agua es menor en las tierras bajas calurosas, el maíz que allí se siembra requiere más lluvia que el de tierras altas.

En la selección para obtener madurez precoz, la **fenología** del cultivo es adaptada de acuerdo con el **régimen** de agua disponible. Como el período desde la siembra hasta la floración o hasta la madurez fisiológica es una característica altamente heredable, la selección para obtener la precocidad es fácil de realizar. Sin embargo, la precocidad conlleva un "castigo" que afecta el rendimiento cuando llueve más de lo normal. En esta circunstancia, el rendimiento de una variedad precoz es restringido por la cantidad de radiación que ésta logra captar, que suele ser menos de lo que capta una variedad de ciclo más largo.

2.2.5.2 Tolerancia a sequía

Las lluvias son variables y no se pueden predecir, especialmente en los trópicos. Por tanto, no existe una temporada "promedio" y una buena variedad de maíz tiene que poder tolerar cierta variación en las lluvias de un año a otro. Las variedades tolerantes a sequía se caracterizan por producir más en condiciones de sequía, o sea que, si sobreviven pero no producen grano, son de muy poca utilidad. Por tanto, salvo durante la etapa de plántula, aquellas características que aumentan la supervivencia pero no la producción, son muy poco útiles en la selección.

2.2.5.3 Selección de variedades con alto potencial de rendimiento

El alto potencial de rendimiento (incluida la heterosis) es una característica constitutiva que suele aumentar el rendimiento en condiciones de sequía moderada, es decir, cuando el estrés por sequía provoca una reducción de los rendimientos inferior al 50%. Para estimar la probabilidad de que haya efectos en un ambiente que beneficien también a otro, es necesario examinar la correlación genética entre los rendimientos de las mismas variedades sembradas en esos dos ambientes. Estos efectos son de esperarse cuando es positiva y significativa la correlación genética (r_G) entre los rendimientos en sitios con estrés por sequía y los obtenidos en sitios con agua abundante. Si la r_G es escasamente positiva, cero o negativa, la selección dirigida a mejorar el potencial de rendimiento por sí sola no afectará en gran medida la tolerancia a sequía.

2.3 El nitrógeno y la planta de maíz

El nitrógeno es un componente esencial de todas las enzimas y, por tanto, resulta indispensable para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Constituye alrededor de la sexta parte del peso de las proteínas (muchas de las cuales son enzimas) y es un elemento básico de los ácidos nucleicos. El nitrógeno es particularmente abundante en las hojas, pues llega a constituir hasta 4% del peso seco de éstas. Dado que existe una fuerte correlación entre la captación de N, la producción de biomasa y el rendimiento de grano, la cantidad de N que el maíz requiere está relacionada con el rendimiento de grano:

Rendimiento de grano	N requerido
(t/ha)	(kg/ha)
9.5	187
5.0	98
2.0	40

2.3.1 Incremento de ND, N_{captado} y UEN (Ecuación 3)

Al igual que el agua en el caso de la sequía, en condiciones de estrés por deficiencia de N, se obtiene un alto rendimiento de grano (1) haciendo pasar la mayor cantidad posible de N ($ND \times N_{\text{captado}}$) a través de la planta, (2) tan económicamente como sea posible, (3) manteniendo activas las raíces y las hojas verdes fotosintetizando durante el mayor tiempo posible.

2.3.1.1 Disponibilidad de N (ND)

La mayor parte (de 95 a 99%) del N en una parcela no está disponible fácilmente para las plantas debido a que está fijado a la materia orgánica en el suelo. El N en el suelo está disponible para las plantas no leguminosas en forma de nitrato (NO_3^-) y también iones de amonio (NH_4^+). A esta reserva de nitrato y amonio generalmente se le denomina "**N mineral**". La cantidad de N mineral se incrementa por efecto de la mineralización de la materia orgánica en el suelo, la fertilización, la liberación de iones de amonio presentes en los minerales arcillosos y, en menor grado, por la lluvia. El acervo de N mineral disminuye como resultado de la captación de las plantas, la inmovilización microbiana, la lixiviación, la fijación de iones de amonio en los minerales arcillosos y las pérdidas gaseosas. **El N mineral que se integra al suelo durante todo el ciclo, determina la cantidad de N que podría estar disponible para el cultivo.**

Para medir presente en el suelo, proceda como sigue. Se toman muestras del suelo dentro de la zona donde se ubica la mayoría de las raíces del maíz (es decir, a 60 cm de profundidad, como mínimo). Las muestras de inmediato se procesan, se congelan o se secan a fin de evitar que la mineralización e inmovilización microbianas continúen después del muestreo.

La tasa neta de mineralización de N es afectada por la cantidad y la calidad del sustrato (materia orgánica), el tipo y el contenido de arcilla, la temperatura del suelo, los contenidos de agua y de nutrientes en el suelo, y el pH del suelo, pero en este caso, los análisis del suelo son de poca utilidad. La tasa neta de mineralización en el campo (*in situ*) es difícil de determinar, ya que ésta se estima con base en la diferencia entre los contenidos de N mineral medidos en dos o más ocasiones y estos contenidos pueden variar significativamente de una ocasión a otra. También se ha intentado estimar el potencial de mineralización del suelo en el laboratorio (*ex situ*). Estas estimaciones suelen ser más repetibles, pero para efectuarlas es necesario modificar considerablemente los factores que afectan la mineralización neta de N en el campo. Los estudios de laboratorio pueden ayudar a identificar los suelos que tienen una tasa de mineralización mayor que otros, pero no pueden predecir con precisión la cantidad de N que se mineralizará a lo largo de un ciclo determinado, a menos que se realicen regresiones específicas del suelo. Pese a lo anterior, siguen vigentes las normas generales que aparecen a continuación:

- Las altas tasas de mineralización se asocian a altos contenidos de arcilla y de materia orgánica en el suelo (es decir, la cantidad de sustrato), siempre y cuando existan condiciones que favorecen la mineralización (temperatura del suelo, contenido de agua y de nutrientes en el suelo, pH del suelo) (Figura 2.2).
- Cuanto mayor es el contenido de arcilla, más tiempo se necesita para que se agote el N mineral presente en una parcela (Figura 2.2).
- La mineralización de N es mayor si se aplicaron recientemente a la parcela residuos de cultivo o fertilizante orgánico.
- La mineralización de N aumenta la reserva de N mineral en el suelo si la parcela está en descanso.
- A mayor contenido de arcilla, menor lixiviación de N.

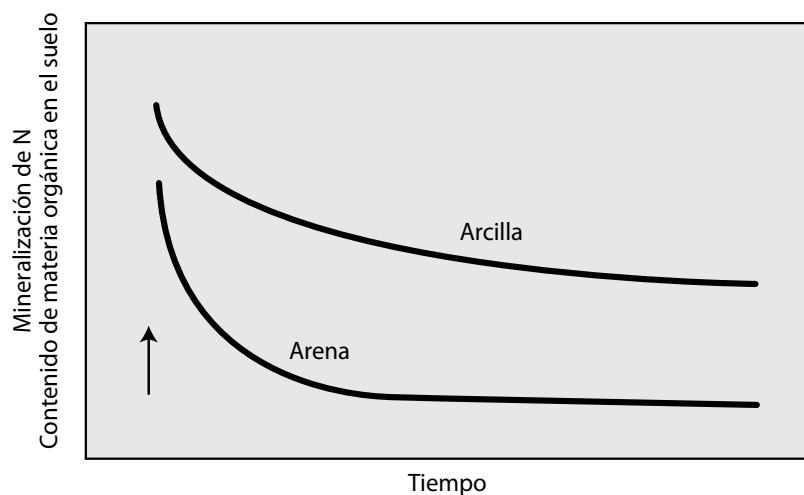


Figura 2.2. Mineralización de nitrógeno y contenido de materia orgánica en el suelo, después de que se añadió materia orgánica (flecha) a dos tipos de suelo distintos.

2.3.1.2 Cantidad de nitrógeno captada por el cultivo ($N_{captado}$)

La cantidad de N disponible que recuperan las plantas en los trópicos suele ser de tan solo 35 a 50%, y es especialmente baja en suelos anegados. La captación de N es afectada por:

- **La profundidad de las raíces**, puesto que el N se lixivia por debajo de la zona del enraizamiento efectivo.
- **La longitud radical y su densidad:** Una longitud y densidad radical de cerca de 1 cm/cm³ es generalmente suficiente para agotar el N disponible para las plantas que está presente en el suelo durante un ciclo de cultivo. Esta densidad suele encontrarse solo en los 50 a 70 cm superiores del perfil del suelo. Por debajo de este nivel, queda cierta cantidad de N que no es utilizada, por lo que una mayor longitud y densidad radical podría aumentar la captación de N.
- **Duración de la captación y asimilación de N:** Al inicio del ciclo, el suministro de N mineral en el suelo suele ser mayor que la capacidad del maíz para absorberlo. Durante el ciclo, el maíz reduce el volumen de la reserva de N mineral debido a que la captación (a veces hasta 4 ó 5 kg/ha al día) generalmente es mayor que la mineralización neta de N (es decir, la diferencia entre la mineralización y la inmovilización; ésta suele ser de menos de 1 kg/ha al día y, en parcelas donde se ha agotado el N, menos de 0.5 kg/ha al día). El maíz puede captar N mineral hasta 4 ó 6 semanas después de la floración, si éste está disponible en la rizosfera.
- Al igual que en el caso del agua, **los cultivos intercalados no leguminosos y las malezas** reducen la cantidad de N disponible para el cultivo.

2.3.1.3 Uso eficiente del nitrógeno (UEN)

El uso eficiente de N es afectado por:

- **El suministro de N:** cuando hay bajos niveles de N disponible, el uso eficiente del N absorbido por la planta es de alrededor de 30 a 70 kg de grano por kg de N. Por tanto, una proporción de 20 a 40 kg de grano por cada kg de N aplicado, en niveles de N aplicado inferiores a 50 kg de N/ha, es de esperarse en suelos muy deficientes en N cuando se siembran variedades mejoradas. Existe una correlación estrecha ($r > 0.9$) entre el rendimiento de grano y la captación de N en una extensa diversidad de niveles de disponibilidad de N. Sin embargo, la relación entre la captación de N y el rendimiento de grano no es lineal, sino más bien, una curva de rendimientos que disminuye a medida que se aplica más N. Por tanto, el uso eficiente de N disminuye al incrementar la cantidad de N aplicada.
- **Otros factores de crecimiento** (otros nutrientes, la radiación solar, el pH del suelo) también pueden restringir el crecimiento del cultivo y el uso eficiente de N.

- **La variabilidad genética para el uso eficiente de N es grande.** La permanencia verde es un importante componente de la variabilidad genética del UEN, ya que cierta cantidad del N presente en las hojas es utilizada en la fotosíntesis y la asimilación de CO₂ durante más tiempo en una planta verde que en una cuyas hojas senescen más rápidamente.

2.3.2 El maíz bajo estrés por deficiencia de N

2.3.2.1 Influencia en la fotosíntesis del cultivo

El estrés por deficiencia de N reduce la fotosíntesis que realiza el cultivo porque reduce el desarrollo del área foliar y la tasa de fotosíntesis foliar, y porque acelera la senescencia de las hojas. Cerca del 50% de todo el N presente en las hojas participa directamente en la fotosíntesis, ya sea como enzimas o como clorofila. Cuando hay fotosaturación, las tasas fotosintéticas muestran una fuerte dependencia del contenido de N en las hojas ($r > 0.75$), lo cual resulta en una relación curvilínea entre el uso eficiente de la radiación y el contenido foliar de N, que indica que en el maíz hay saturación a un nivel de cerca del 2% del contenido de N en las hojas. Cuando escasea el N, las plantas lo trasladan de los tejidos más viejos (hojas, tallos) a los más jóvenes (hojas, granos), y esto provoca la senescencia precoz de los tejidos foliares más viejos y más bajos.

2.3.2.2 Influencia en el crecimiento radical

En condiciones de estrés por deficiencia de N, las plantas favorecen el crecimiento radical más que el crecimiento aéreo y, en consecuencia, la proporción raíz:planta aumenta. No obstante, la cantidad absoluta de raíces suele ser menor en plantas que padecen estrés por falta de N que las que se siembran con una fertilización de N normal.

2.3.2.3 Influencia en el desarrollo reproductivo

Se sabe relativamente poco acerca de los efectos que tiene el estrés por deficiencia de N en el desarrollo reproductivo de las plantas. Las estructuras reproductoras se inician y se desarrollan en etapas bien definidas, cada una de las cuales puede ser afectada por este estrés. El número de óvulos que darán granos es establecido al principio del desarrollo de la planta. En la mayoría de las plantas tropicales, el número de hileras de granos ya está establecido para cuando éstas ostentan entre 12 y 14 hojas visibles (Kiesselbach 1949). El número de óvulos que finalmente llegan a formar granos maduros es afectado por la cantidad de granos abortados durante las dos semanas de la floración (Below 1997). Cuando el estrés por deficiencia de N es grave, esto retrasa tanto la producción de polen como la emisión de estigmas; sin embargo, el retraso de esta última es mayor y, en consecuencia, el intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE, intervalo polen-estigmas) se incrementa cuando hay estrés por N durante la floración. Al igual que sucede en el caso de la sequía, el retraso de la emisión de estigmas se correlaciona con el aborto de granos y mazorcas.

2.3.2.4 El estrés por deficiencia de N y el desarrollo del cultivo

A diferencia de la sequía, la forma en que ocurre el estrés por deficiencia de N durante todo el ciclo suele ser muy similar de un sitio a otro. Al principio del ciclo y especialmente cuando se aplica fertilizante, el suministro de N por lo general es mayor que la cantidad que demanda el cultivo. El N es captado por el cultivo a medida que avanza el ciclo. La mineralización de N en el suelo suele ser inferior a 1 kg/ha de N al día, y un cultivo de maíz sano puede captar y asimilar entre 4 y 5 kg/ha de N al día. Conforme avanza la temporada, esto conduce al agotamiento del suministro de N en el suelo y provoca estrés por deficiencia de N en las plantas. Las plantas se adaptan a este estrés hasta cierto punto, gracias a que movilizan el N presente en los tejidos más viejos; este mecanismo de adaptación no afecta el rendimiento si se trata de tejidos que contribuyen poco a la fotosíntesis.

Diversos factores que influyen en el rendimiento se ven afectados por el estrés por deficiencia de N, dependiendo del momento en que éste afecta las partes vegetales en crecimiento. Por ejemplo, cuando se presenta antes de la floración, el estrés por deficiencia de N reduce el desarrollo del área foliar, la tasa fotosintética y el número de espiguillas en la mazorca (futuros granos). Cuando ocurre durante la floración, provoca el aborto de granos y mazorcas, en tanto que si surge durante el llenado de granos, acelera la senescencia foliar, y reduce la fotosíntesis y el peso de los granos.

2.3.3 Estrategias de mejoramiento para ambientes con estrés por deficiencia de N

Muy pocos programas fitotécnicos han tratado expresamente de mejorar la escasa tolerancia del maíz a la deficiencia de N; más bien, los materiales destinados a ambientes que padecen estrés por falta de N han sido seleccionados en condiciones de buena fertilización. Esto se debe a que la mayoría de los mejoradores no sabe que, a medida que aumenta la gravedad de este estrés, disminuye la correlación entre el comportamiento de los genotipos en condiciones de bajos niveles de N y su comportamiento en condiciones de buena fertilización (Figura 2.3). Si los rendimientos en el ambiente objetivo son menores en un 40% que los obtenidos en condiciones de buena fertilización (como efectivamente ocurre en muchos ambientes tropicales), el germoplasma debe evaluarse bajo estrés severo de N como parte de la selección (Bänziger et al. 1997).

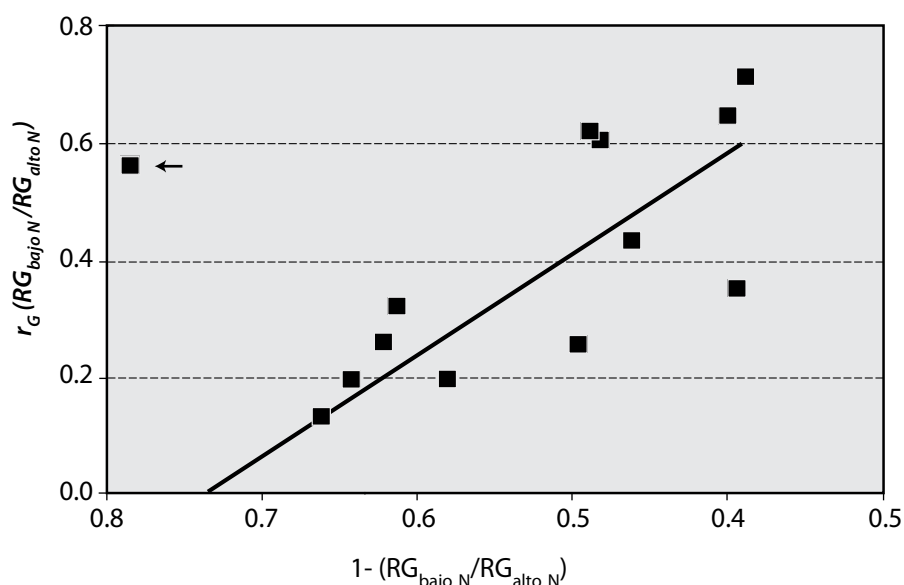


Figura 2.3. Correlación genética (r_G) entre los rendimientos de grano con bajos y altos niveles de N en comparación con la reducción de rendimiento con bajos niveles de N [$1 - (RG_{\text{bajo N}} / RG_{\text{alto N}})$] de 14 ensayos de progenies de maíz evaluados en Poza Rica, México, entre 1986 y 1995. La regresión lineal es $y = 1.19 - 1.58x$ ($R^2 = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 13$) cuando el ensayo no. 11 es excluido (tomado de Bänziger et al. 1997).

2.4 El maíz bajo estrés por sequía y por deficiencia de N – Consecuencias para el fitomejoramiento

Este breve resumen de la fisiología del maíz bajo estrés por sequía y por deficiencia de N, muestra que hay ciertas características de las plantas que son poco relevantes en condiciones sin estrés, pero que se vuelven importantes para el rendimiento bajo estrés por sequía o por deficiencia de N. El ejemplo más evidente es la capacidad de los genotipos de producir una mazorca con granos bajo estrés por sequía durante la floración. Esta característica solo se puede observar en condiciones de sequía. La prolificidad en condiciones sin estrés (es decir, la capacidad de producir más de una mazorca fértil en cada tallo principal) no está estrechamente relacionada con la capacidad de producir una mazorca bajo sequía (CIMMYT, datos no publicados). Por tanto, si los mejoradores no evalúan el germoplasma bajo sequía, no es probable que seleccionen genotipos que pueden producir una mazorca en condiciones de sequía.

Es extraordinaria la cantidad de características de las plantas que podrían resultar en la producción de mayores rendimientos bajo estrés, como también lo es el número de interacciones genotipo x ambiente en materia del rendimiento, que podrían ser provocadas por la variación genotípica de una de estas características. Sin

embargo, existen muy pocas características individuales cuya variación causa interacciones comprobadas genotipo x ambiente de una magnitud tal que se justifica su uso en un programa genotécnico dirigido a lograr un objetivo específico (véase el capítulo 5). Para los propósitos de la fitogenética, quizá sea suficiente incluir las características vegetales durante las principales etapas del desarrollo (germinación y establecimiento, período anterior a la floración, floración, período después de la floración) y preguntar si

- El grado de **susceptibilidad del rendimiento de grano** al estrés en una etapa determinada es suficientemente alto.
- La **probabilidad de que haya estrés** en esa etapa en el ambiente objetivo es suficientemente alta.
- La **probabilidad de que se logre mejorar, mediante la fitomejoramiento**, la tolerancia al estrés de la planta en dicha etapa es suficientemente alta.
- Los agricultores pueden **compensar fácilmente sus pérdidas** utilizando otras prácticas de manejo, como por ejemplo, volver a sembrar.

Las etapas de crecimiento en que las plantas tienen una gran probabilidad de ser afectadas por el estrés y cuyas características pueden ser modificadas mediante el fitomejoramiento, ameritan que se haga un esfuerzo específico para mejorar la tolerancia en esas etapas. Aquí “específico” quiere decir que hay que evaluar muchos genotipos para identificar la característica (o características) objetivo (tal y como se definen en el capítulo 1). Los ensayos multiambientales que se efectúan en las etapas más avanzadas del fitomejoramiento pueden servir para evaluar la estabilidad del germoplasma bajo otros tipos de estrés. Es muy importante decidir cuáles etapas de crecimiento tienen prioridad, ya que esto determinará el tipo de manejo de estrés que se utilizará y las características secundarias que serán evaluadas.

Si el mejoramiento de la tolerancia a sequía se realiza cuando hay estrés por sequía durante o después de la floración, existe una mayor probabilidad de afectar la producción de maíz, siempre y cuando esos tipos de estrés por sequía sean importantes en el ambiente objetivo. La aparente incongruencia de muchos de los datos que se obtienen aleatoriamente bajo estrés por sequía surge porque la sequía ha afectado al maíz en distintas etapas de su crecimiento. Esto es particularmente evidente cuando genotipos de maíz de madurez distinta son incluidos en un mismo ensayo; si el estrés por sequía es aplicado a todos al mismo tiempo, el estrés afecta a los diferentes genotipos en distintas etapas de su crecimiento. Por el contrario, si el estrés por sequía se aplica a los genotipos en la misma etapa de su crecimiento, es posible obtener datos confiables.

En el caso del **estrés por deficiencia de N**, el método genotécnico que se aplica es más sencillo debido a que la forma en que se presenta el estrés es muy semejante en todas las parcelas con bajos niveles de N —o sea que este estrés tiende a incrementarse con el tiempo. Por tanto, **un mismo régimen de estrés severo por deficiencia de N basta para evaluar la tolerancia al mismo**, dado que, cuando estos datos se consideran junto con los datos del rendimiento de grano, recabados de ensayos con altos niveles de N, esto permite predecir el comportamiento de los genotipos en varios niveles intermedios de N (Figura 2.3).

Para la **sequía**, estas consideraciones se resumen como sigue:

Etapas	Susceptibilidad del rendimiento a sequía	Probabilidad de que haya estrés por sequía	Probabilidad de que el mejoramiento tenga éxito
Germinación, establecimiento	Alta	En general, alta	Baja
Antes de la floración	Baja	Aleatoria	Intermedia (?)
Floración	Alta	Aleatoria	Alta
Después de la floración	Intermedia	Aumenta hacia el final	Intermedia

3. Manejo del estrés

La clave para mejorar la tolerancia tanto a la sequía como a bajos niveles de N es **manejar bien el estrés**. En el caso de la sequía, esto se logra realizando los ensayos en parte, o por completo, durante la temporada seca y manejando el estrés por medio del riego. En el caso de la deficiencia de N, esto se logra realizando los experimentos en parcelas donde el N se ha agotado. El objeto de dichos experimentos es medir la tolerancia de los genotipos a la sequía o a bajos niveles de N. **El objeto de dichos experimentos no es simular el campo de un agricultor, sino simular un estrés claramente definido, tal y como ocurre en los campos de los agricultores.** Si la selección se efectúa bajo estrés aleatorio, es decir, bajo una combinación de varios estreses o, sencillamente, en condiciones de "bajos rendimientos", es posible que cada vez que seleccionemos, seleccionemos para mejorar la tolerancia a un mecanismo de estrés diferente y, como resultado, no avanzaremos mucho en el fitomejoramiento.

El momento, la intensidad y la uniformidad con se aplica el estrés son factores que se deben considerar al manejar el estrés.

- En **el momento en que se aplica el estrés**, las etapas de crecimiento objetivo deben ser susceptibles a él, deben tener una gran probabilidad de ser afectadas por ese estrés en el ambiente objetivo y estar determinadas por características que puedan ser modificadas mediante el mejoramiento.
- **La intensidad del estrés** debe ser lo suficientemente severo como para que las características que son importantes para el rendimiento en esas condiciones sean distintas de las que afectan el rendimiento en condiciones donde no hay estrés.
- **La uniformidad:** si el estrés es uniforme en el espacio y en el tiempo, las diferencias genéticas serán más fáciles de observar y el avance será mayor.

3.1 Sequía

3.1.1 La meta cuando se aplica estrés por sequía durante la floración

El riego se programa de manera tal que la sequía durante la floración sea lo suficientemente severo como para retrasar la emisión de estigmas y provocar el aborto de las mazorcas. Los componentes que determinan el rendimiento son el número de granos y de mazorcas por planta. Lo ideal es que el IPE dure, en promedio, de 4 a 8 días, que el número de mazorcas por planta sea, en promedio, de 0.3 a 0.7, y que los rendimientos sean, en promedio, de 1 a 2 t/ha (o sea, de 15 a 20% de los rendimientos en condiciones de agua abundante). Si el estrés por sequía durante la floración no es suficientemente grave, la precisión (heredabilidad y varianza genética) con la que el IPE y el número de mazorcas por planta pueden ser medidos disminuye (Bolaños y Edmeades 1996).

3.1.2 La meta cuando se aplica estrés por sequía durante el llenado de grano

El riego se programa con el fin de que la sequía ocurra inmediatamente después de la floración y la senescencia foliar se acelere. El componente del rendimiento que se ve afectado en este caso es el peso del grano, debido a que la fotosíntesis disminuye durante el llenado de grano. Lo ideal es que el IPE no se vea muy afectado por este tipo de estrés, pero los rendimientos deben disminuir a 50% del potencial de rendimiento, como mínimo (es decir, si los rendimientos en condiciones sin estrés son de cerca de 7 t/ha, los producidos bajo este tipo de estrés no deben exceder los 3.5 t/ha).

3.1.3 Manejo del estrés por sequía mediante el riego

3.1.3.1 Preparación para sembrar ensayos dirigidos a mejorar la tolerancia al estrés por sequía

Es necesario considerar lo siguiente antes de sembrar ensayos dirigidos a mejorar la tolerancia al estrés por sequía.

- Cuando se utiliza riego por aspersión, es difícil dividir una parcela en varias partes de modo que éstas reciban distintos regímenes de riego para simular la sequía; por esta razón, es necesario **aplicar un solo nivel de estrés en todas las parcelas (o bloques de sequía)**; además, las distintas parcelas y/o bloques de estrés deben estar separados por una distancia que permita evitar los **efectos de orilla**.
- Para lograr una sequía de igual intensidad en una determinada etapa del crecimiento, es necesario suspender el riego de los genotipos de madurez temprana antes de suspender el riego de los genotipos de madurez tardía. Por esta razón, **los genotipos se deben incluir en los ensayos según su madurez**.
- **Los ensayos deben dividirse de manera que la floración ocurra al mismo tiempo en todos los ensayos sometidos al mismo tratamiento de estrés**. Esto se logra ya sea sembrando los ensayos con genotipos de diferente madurez en campos diferentes y elaborando programas de riego específicos para cada campo, o sembrando los ensayos con genotipos precoces un poco después, con el fin de que su floración coincida con la de los genotipos de madurez tardía.

3.1.3.2 Riego de los ensayos de sequía antes de iniciar el período de sequía

Antes del período en que es necesario que haya estrés por sequía, los intervalos de riego y otras medidas agronómicas son establecidos de manera que el cultivo cuente con las condiciones óptimas para establecerse y crecer. La interrogante más importante cuando se está manejando estrés por sequía es: **¿cuándo se debe suspender el riego para que haya estrés de suficiente intensidad en una etapa crítica del crecimiento (por ejemplo, en la floración)?**

3.1.3.3 Utilización del balance hídrico del cultivo para establecer la fecha del último riego

El balance hídrico del cultivo suele utilizarse para calcular los intervalos sin riego en el caso de los cultivos que deben ser regados cuando muestran los primeros síntomas de estrés por sequía. Es necesario prolongar este intervalo casi al doble para lograr un nivel de estrés que reduzca los rendimientos de maíz al grado requerido para los ensayos de sequía.

Para calcular **un balance hídrico del cultivo que permita crear estrés severo por sequía en la floración**, proceda como sigue:

1. **Estime la fecha promedio de la antesis (FA) de sus ensayos:** Tenga en cuenta que la temperatura durante el ensayo determina el crecimiento del cultivo. Si la temperatura entre la siembra y la floración de los ensayos de sequía es menor que durante la temporada principal normal, el cultivo tardará más en llegar a la floración. Si la temperatura entre la siembra y la floración es mayor que durante la temporada principal normal, el cultivo tardará menos en llegar a la floración. Si usted calcula la suma térmica (unidades de calor) entre la siembra y la floración, esto le ayudará a determinar la fecha de antesis. La suma térmica entre la siembra y la floración debe ser constante en un grupo de madurez dado, siempre y cuando se excluyan los efectos del fotoperíodo. La suma térmica se estima como sigue (Kiniry 1991):

$$\begin{aligned} \text{Suma térmica} &= \sum((T_{\max} + T_{\min})/2 - 8) && [7] \\ \text{donde } T_{\max} &= \text{temperatura máxima diaria} \\ &\text{si } T_{\max} > 34, \text{ entonces } T_{\max} = 34 - 2.6*(T_{\max} - 34) \\ &\text{si } T_{\max} > 44, \text{ entonces } T_{\max} = 34 - 2.6*(44 - 34) = 8 \\ T_{\min} &= \text{temperatura mínima diaria} \\ &\text{si } T_{\min} < 8, \text{ entonces } T_{\min} = 8 \\ \Sigma &= \text{suma térmica para el período desde la siembra hasta la antesis} \end{aligned}$$

2. **Estime el consumo hídrico diario:** Existen varios métodos para estimar el consumo diario de agua de los cultivos (Doorenbos et al. 1984), pero se basan en datos climáticos diferentes. En la mayoría de las estaciones experimentales se mide la evaporación con un evaporímetro (una superficie de agua). El consumo diario de agua (CDA) del maíz se puede calcular como sigue:

$$CDA = PE * K_p * K_c \quad [8]$$

donde PE = evaporación medida con el evaporímetro en una tina Clase A en las instalaciones de una estación meteorológica estándar

K_p = coeficiente de evaporímetro (determinado a partir del Cuadro 3.1)

K_c = coeficiente del cultivo

El coeficiente del cultivo (K_c): El maíz tiene un coeficiente de cerca de 0.25 en la germinación, de 0.50 en la etapa de 6 hojas, de 1.10 en la floración y de 0.40 cerca de la madurez. Nosotros sugerimos utilizar un promedio de alrededor de 0.80 para calcular el consumo diario de agua cerca de la floración. Nótese que el coeficiente del cultivo es influido por el área foliar, la apertura de los estomas y la importancia relativa de la transpiración (de las plantas) y la evaporación (del suelo). Los materiales endogámicos tienen un coeficiente del cultivo más pequeño que los materiales de vigor completo, porque tienen menos área foliar. Las plantas estresadas tienen un coeficiente de cultivo más pequeño que las no estresadas porque cierran sus estomas. Las plantas que han padecido estrés durante las primeras etapas de su crecimiento tienen un coeficiente del cultivo más pequeño en las etapas posteriores de su crecimiento debido a la reducción de su área foliar.

3. Utilice el Cuadro 3.2 para **identificar la textura del suelo.**

4. Utilice el Cuadro 3.3 para **determinar el agua disponible para las plantas** (ADP, en mm por cada 10 cm de profundidad).

5. **Estime la profundidad de las raíces del maíz:** Dependiendo del grado de porosidad o de compactación del suelo, la profundidad de las raíces (PR) del maíz es de cerca de 10 cm en la germinación, de 30 cm en la etapa de 6 hojas y de 70 a 100 cm en la floración. Los materiales endogámicos suelen tener menos raíces y un desarrollo radical menos profundo que los materiales de vigor completo.

6. **Estime la cantidad de agua que está disponible (AD) para el cultivo hasta que aparecen los primeros síntomas de estrés.** El maíz presenta los primeros síntomas de estrés cuando ha utilizado entre 55 y 65% del $[ADP * PR]$, es decir:

$$A = PR/10 * ADP * 0.65 \quad [9]$$

7. **Calcule el tiempo (T_1) requerido para que el maíz presente los primeros síntomas de estrés por sequía:**

$$T_1 = AD/CDA \quad [10]$$

8. **Calcule el momento en que se aplicará el último riego (T_2):**

$$T_2 = AD - 2 * T_1$$

Nota: El tiempo requerido para lograr un estrés severo por sequía (indispensable en los ensayos de sequía), es dos veces mayor que el necesario para que aparezcan los primeros síntomas visibles de dicho estrés. Por tanto, es necesario multiplicar T_1 por 2.

Al calcular el balance hídrico del cultivo, se obtienen valores cuantitativos de los factores que afectan el período de tiempo desde el último riego (o desde la última lluvia) hasta que se presentan los primeros síntomas de estrés. Esta operación revelará también los límites de las predicciones, porque factores que son difíciles de determinar, como la profundidad efectiva de las raíces, pueden modificar el balance hídrico considerablemente.

Cuadro 3.1. El coeficiente del evaporímetro, K_p , utilizando una tina Clase A en las instalaciones de una estación meteorológica estándar. La distancia se refiere a la distancia recorrida por el viento al pasar por encima del cultivo o del área desnuda, antes de llegar a la tina.

Viento (km/día)	Tina colocada sobre pasto verde				Tina colocada en un área desnuda y seca			
	Distancia del cultivo (m)	Humedad relativa (%)			Distancia del área desnuda (m)	Humedad relativa (%)		
		< 40	40-70	> 70		< 40	40-70	> 70
175 Leve	1	0.55	0.65	0.75	1	0.70	0.80	0.85
	10	0.65	0.75	0.85	10	0.60	0.70	0.80
	100	0.70	0.80	0.85	100	0.55	0.65	0.75
175-425 Moderado	1000	0.75	0.85	0.85	1000	0.50	0.60	0.70
	1	0.50	0.60	0.65	1	0.65	0.75	0.80
	10	0.60	0.70	0.75	10	0.55	0.65	0.70
425-700 Fuerte	100	0.65	0.75	0.80	100	0.50	0.60	0.65
	1000	0.70	0.80	0.80	1000	0.45	0.55	0.60
	1	0.45	0.50	0.60	1	0.60	0.65	0.70
> 700 Muy fuerte	10	0.55	0.60	0.65	10	0.50	0.55	0.65
	100	0.60	0.65	0.70	100	0.45	0.50	0.60
	1000	0.65	0.70	0.75	1000	0.40	0.45	0.55
	1	0.40	0.45	0.50	1	0.50	0.60	0.65
	10	0.45	0.55	0.60	10	0.45	0.50	0.55
	100	0.50	0.60	0.65	100	0.40	0.45	0.50
	1000	0.55	0.60	0.65	1000	0.35	0.40	0.45

Cuadro 3.2. Determinación de la textura del suelo: 1. forme una bolita de suelo fino con un diámetro de 3 cm; 2. deje caer gotas de agua sobre la bolita hasta que ésta empiece a adherirse a la mano.

Tipo	Descripción
Arenoso	La tierra permanece suelta. No es posible formar una bolita.
Franco arenoso	La tierra se puede moldear para formar un cilindro corto y grueso.
Franco	La tierra se puede moldear para formar un cilindro de 15 cm que se rompe al doblarlo.
Franco arcilloso	Se forma un cilindro que se puede doblar para formar una U.
Arcilloso ligero	Se forma un cilindro que se puede doblar para formar un anillo que de inmediato se agrieta.
Arcilloso pesado	Se forma un cilindro que se puede doblar para formar un anillo sin que éste se agriete.

Cuadro 3.3. Características de algunos tipos de suelo.

	Capacidad de campo (Vol %)	Punto de marchitez permanente (Vol %)	Agua disponible para la planta (mm/10 cm de profundidad)	Densidad aparente (g/cm ³)
Arenoso	15	7	8 (6 - 10)	1.65
Franco arenoso	21	9	12 (9 - 15)	1.50
Franco	31	14	17 (14 - 20)	1.40
Franco arcilloso	36	17	19 (16 - 22)	1.35
Arcilloso ligero	40	19	21 (18 - 23)	1.30
Arcilloso pesado	44	21	23 (20 - 25)	1.25

3.1.3.4 Utilización de un modelo de simulación del cultivo para establecer la fecha del último riego

Los modelos de simulación del cultivo producen un estimado más sofisticado del balance hídrico del cultivo que el método descrito anteriormente. Para poder utilizar estos modelos para manejar el riego en los ensayos de sequía, es necesario hacer una calibración precisa según los datos específicos del sitio y del cultivo y, en particular, según los datos de las condiciones hídricas en varios niveles de profundidad del suelo al inicio del período de simulación.

Cabe señalar que nunca se puede establecer con precisión el momento en que se debe suspender el riego debido a que la evaporación que ocurrirá entre el momento en que se suspende el riego y la etapa de crecimiento en que se presenta el estrés, se predice con base en los datos climatológicos de años anteriores. Las condiciones reales en un ciclo dado pueden diferir de manera significativa del promedio a largo plazo.

Advertencia: Los mejoradores suelen subestimar el tiempo requerido para crear estrés severo en el maíz debido a que lo que les sirve de guía para suspender el riego son los intervalos normales entre un riego y otro, o el tiempo transcurrido hasta que aparecen los primeros síntomas de sequía.

3.1.3.5 Utilización de un ensayo para establecer la fecha del último riego

Un ensayo en que se siembran semillas de un genotipo de maíz determinado en fechas distintas pero se riegan al mismo tiempo, puede ayudar a mejorar el manejo del estrés por sequía en los años subsiguientes. Siembre 10 surcos de maíz cinco veces con intervalos de cinco días (es decir, siembre un total de 50 surcos de maíz en 5 secciones utilizando 5 fechas de siembra). Riéguelos todos *el mismo día* y aplique el último riego antes de la floración, cuando crea que esto producirá una intensidad de estrés por sequía ideal para la segunda fecha de siembra. Los primeros surcos que sembró deben mostrar menos estrés que los que sembró en la segunda fecha, ya que el último riego se aplicó más tarde en el desarrollo del cultivo. Por esta misma razón, todos los surcos sembrados de la tercera fecha en adelante experimentan mayor estrés. Identifique la fecha de siembra que produjo la intensidad ideal de estrés y calcule cuánto tiempo transcurrió entre el último riego antes de la floración y la floración misma. Utilice este período como base para programar el último riego de los ensayos de sequía en los años por venir.

3.1.3.6 Utilización de dos niveles distintos de estrés por sequía

Es posible resolver el problema de cómo determinar el momento en que hay que suspender el riego, mediante el manejo de **dos niveles de estrés** en dos campos diferentes, pero sembrados con los mismos ensayos. Estos dos niveles de estrés crean ambientes de selección que son representativos de dos tipos de estrés por sequía diferentes e importantes: estrés a la floración y estrés al llenado de granos. En ambos casos, aplique riego óptimo a intervalos regulares para que el cultivo germine y se establezca, y aplique el último riego antes de que inicie el período de estrés.

Estrés severo: la aplicación del riego se programa de manera que haya estrés en el momento de la floración. Se aplica otro riego alrededor de 14 días después del final de la floración masculina, a fin de garantizar que los pocos granos que se forman se llenen de forma adecuada.

Estrés intermedio: en este tratamiento, el cultivo recibe, antes de la floración, un riego más que en el tratamiento de estrés severo, pero no se aplica más riego después de la floración ni durante el llenado de granos. Este régimen de estrés se enfoca en el llenado de granos.

Si ambos ensayos se siembran al mismo tiempo, brindarán las siguientes **opciones de manejo**:

- Si la evapotranspiración y el desarrollo del cultivo se dan tal y como se predijo, el tratamiento de estrés severo produce estrés en la floración, en tanto que el tratamiento intermedio causa estrés severo durante el llenado de granos.
- Si la evapotranspiración es mayor de lo esperado o el desarrollo del cultivo es más lento de lo esperado, el tratamiento de estrés intermedio producirá estrés por sequía a la floración. Si el estrés se vuelve demasiado intenso, el tratamiento de estrés severo puede ser modificado mediante la aplicación de un riego cerca de la floración, y así se convierte en un tratamiento de estrés durante el llenado de granos.

- Si la evapotranspiración es mucho menor de lo predicho o si el cultivo se desarrolla más rápido de lo predicho, los tratamientos de estrés severo y de estrés intermedio darán como resultado dos niveles de estrés durante el llenado de granos y no habrá tratamiento de estrés por sequía a la floración.

3.1.3.7 Aplicación de riego después del estrés durante la floración

Después del estrés por sequía a la floración, puede ser necesario aplicar un riego adicional a fin de garantizar el llenado de grano. Las siguientes indicaciones pueden ser de ayuda.

- Si el IPE promedio del bloque sometido al estrés por sequía dura menos de tres días, no aplique riego después de la floración.
- Si el IPE promedio del bloque sometido al estrés por sequía dura de tres a cinco días, aplique un riego dos semanas después de terminada la floración masculina.
- Si el IPE promedio del bloque sometido al estrés por sequía dura de cinco a ocho días, aplique un riego una semana después de terminada la floración masculina.
- Si el IPE promedio del bloque sometido al estrés por sequía dura más de ocho días, aplique un riego cuando haya terminado la floración masculina en 80 a 100% de las parcelas.

Advertencia: solo se debe aplicar riego antes de que inicie la emisión de estigmas o después de terminada la floración masculina, pero no durante la floración, cuando la susceptibilidad del maíz cambia rápidamente.

3.1.4 Mejorar la uniformidad del estrés por sequía

La variación en la intensidad del estrés por sequía tiene dos causas: la variación de las características edáficas y la variación de la aplicación del riego. La primera es casi imposible de corregir, a menos que el ensayo sea transferido a otro campo. La segunda puede y debe corregirse.

Es necesario aplicar el riego y manejar el cultivo con una precisión experimental normal hasta realizar el último riego, antes de que inicie el período de estrés programado. **Es de vital importancia que el último riego antes de que inicie el período de estrés, se aplique de la forma más uniforme posible.** Para lograr esa uniformidad:

- Escoja un campo lo más nivelado posible para los ensayos de sequía. Trate de evitar los antiguos lechos de ríos y las zonas donde se sabe que la profundidad del suelo o su textura varían a cortas distancias.
- Si utiliza riego por aspersión, aplíquelo cuando no haya viento. Cabe señalar que el viento suele variar durante el día y, por tanto, es necesario escoger un momento del día en que hay poco viento o ninguno.
- Asegúrese que las torretas estén a una altura tal que los chorros de agua no dañen las plantas que están cerca de los rociadores.
- Antes de regar, asegúrese que el sistema de riego esté bien instalado, que las conexiones entre los tubos estén bien acopladas y que las boquillas aspersoras estén limpias y funcionen bien; reponga las boquillas que no funcionan bien.
- Al poner en marcha el sistema de riego, quite la tapa del tubo principal durante un breve período, para permitir que salga cualquier basura que pudiera tapar las boquillas aspersoras.
- Aplique el riego de manera que, como mínimo, se llegue a la capacidad de campo en todas partes de la parcela; si se aplica más agua de la necesaria para llegar a la capacidad de campo, ésta se drenará, pero la parcela entera llegará a la capacidad de campo uno o dos días después del riego; así se elimina cualquier diferencia provocada por un riego no uniforme.
- Utilice latas de captación cuidadosamente niveladas para medir la cantidad de riego en aquellas partes de la parcela donde se espera que sea menor. Si se les coloca de forma sistemática por toda la parcela, los volúmenes de agua recolectados en las latas servirán de base para ajustar los aspersores y lograr una mayor uniformidad.

Si el agua se aplica de manera muy uniforme antes de que inicie el estrés, esto se traducirá en un estrés más uniforme, un comportamiento de plantas más uniforme y un mayor avance fitogenético.

3.1.5 Análisis de los ensayos de sequía

Una vez que se suspende el riego, el estrés por sequía aumenta al ir pasando el tiempo. El germoplasma de ciclo largo experimentará más estrés y, por tanto, rendirá menos que el precoz. Si la intensidad del estrés se incrementa de forma sistemática al paso del tiempo y el rendimiento disminuye sistemáticamente cuando las fechas de antesis se retrasan, esto puede ser tomado en cuenta en los análisis de datos, pero no los cambios no sistemáticos en la intensidad del estrés, por ejemplo, los provocados por la aplicación de riego o por lluvia durante la floración.

3.2 Estrés por deficiencia de N

3.2.1. La meta

Lo ideal es que un estrés por deficiencia de N bien manejado produzca rendimientos que son de 25 a 35% de los obtenidos en condiciones de buena fertilización en el mismo sitio. Por tanto, si el rendimiento en un sitio con buena fertilización es de alrededor de 7 t/ha, un nivel óptimo de estrés por deficiencia de N debe producir rendimientos de 1.5 a 2.5 t/ha. Cuando el estrés es sumamente intenso, las características de las plantas que determinan el rendimiento son distintas de las que afectan el rendimiento en condiciones sin estrés, por lo cual es posible observar la variabilidad genética para la tolerancia a la deficiencia de N (Bänziger et al. 1997). Si los rendimientos producidos en condiciones de estrés por deficiencia de N son mayores que el 50% de los obtenidos en condiciones de buena fertilización, esto tiene más que ver con el potencial de rendimiento de los genotipos que con los mecanismos que confieren tolerancia al estrés por deficiencia de N y, por tanto, se dificulta identificar los genotipos que son tolerantes a este estrés.

3.2.2 Manejo del estrés por deficiencia de N

3.2.2.1 Cantidad de N mineral al inicio del ciclo

La relación entre la captación de N y el rendimiento de grano es curvilínea. Por tanto, cuando los rendimientos equivalen a 25 ó 35% de los producidos en condiciones de buena fertilización, esto indica que hubo una captación de no más de 20 a 25% del N captado por el maíz en condiciones de buena fertilización. Así pues, si la captación de N en condiciones de buena fertilización es de 200 kg por hectárea, esta captación en condiciones de estrés no deberá exceder los 40 ó 50 kg/ha. Si la captación de N en condiciones de buena fertilización es de solo 100 kg/ha a causa de otros factores limitantes del crecimiento como la sequía, esta captación en condiciones de bajos niveles de N será de tan solo 20 a 25 kg/ha. Si consideramos que el N mineral es producido durante todo el ciclo, lo anterior nos dará una idea del contenido de N mineral que conviene tener en el suelo al inicio del ciclo, en los ensayos de selección para tolerancia a deficiencia de N (resulta que ese contenido es bastante bajo). Si no se aplica fertilizante nitrogenado y el intercambio de amonio con minerales arcillosos es insignificante, entonces **una pequeña cantidad de N mineral en el suelo al inicio del ciclo y una tasa neta de mineralización baja durante éste darán por resultado un desarrollo rápido de estrés intenso por deficiencia de N**. Por el contrario, si hay grandes cantidades de N mineral en el suelo y una tasa más rápida de mineralización, esto dará como resultado poco o ningún estrés.

3.2.2.2 Utilizar la misma parcela durante varios ciclos

Debido a que es difícil estimar el N disponible mediante un análisis de suelo (o de plantas), conviene utilizar, durante varios ciclos, el mismo campo con bajos niveles de N, pues así se aprovechan los resultados obtenidos con el estrés por deficiencia de N en el ciclo anterior para manejar el estrés en el siguiente ciclo. Es posible incrementar la intensidad de estrés:

- Si elegimos un campo con una textura de suelo arenosa que no presenta otros factores, aparte del N, que limitan el crecimiento del cultivo (por ejemplo, otros nutrientes, agua, pH del suelo).
- Si utilizamos, de forma continua, el mismo campo con deficiencia de N (Figura 2.2).
- Si no aplicamos fertilizante nitrogenado, ni en forma química ni orgánica.

- Si reducimos la duración del período de descanso entre el cultivo anterior y la fecha de siembra del maíz.
- Si en el ciclo anterior sembramos cultivos no leguminosos que producen mucha biomasa y luego eliminamos esa biomasa; cuanto mayor la producción de biomasa, mayor la cantidad de N eliminada del suelo.
- Si eliminamos o quemamos el rastrojo del cultivo anterior inmediatamente después de la cosecha. Si éste no se elimina de inmediato, la materia orgánica empieza a descomponerse y el nitrógeno retorna al suelo.
- Si incrementamos la densidad de siembra del maíz. Si la densidad es alta, el suministro de N por planta es menor y la intensidad del estrés por deficiencia de N que padece cada planta aumenta más rápidamente y es más severo. El rendimiento de grano por unidad de superficie puede ser igual cuando se comparan dos densidades diferentes en un campo con bajos niveles N, pero la intensidad del estrés por planta es mayor cuando la densidad es alta. Como lo que nos interesa es modificar las características de la planta que son determinantes importantes del rendimiento bajo estrés, aumentar la densidad de plantas es una estrategia muy útil, siempre y cuando el factor ambiental que restringe el crecimiento sea el nitrógeno y no la luz.
- Si hacemos siembra intercalada de un cultivo no leguminoso con el maíz; cuanto más biomasa produce el cultivo intercalado, más N se elimina y mayor es su efecto. La densidad de siembra del maíz no debe disminuirse cuando se utiliza un cultivo intercalado, pues éste debe establecerse de manera uniforme y no debe competir con el maíz por la luz.

3.2.2.3 Necesidad de aplicar fertilizante nitrogenado en un ensayo de deficiencia de N

Solo se debe aplicar fertilizante nitrogenado a los ensayos de bajos niveles de N si se esperan rendimientos por debajo del 20% de los producidos en condiciones de buena fertilización en ese mismo sitio. Si acaso fuera necesario aplicar fertilizante nitrogenado, se debe aplicar no más de 20 kg de N por ha a la siembra, y una dosis adicional solo si el crecimiento de las plantas indica que los rendimientos probablemente serán inferiores al 20% de los rendimientos producidos en condiciones de buena fertilización.

3.2.3 Mejorar la uniformidad del estrés por deficiencia de N

La variación del suministro de N en el suelo debido a las diferencias inherentes de las características edáficas, representa uno de los mayores problemas del mejoramiento encaminado a aumentar la tolerancia a bajos niveles de N. Esta variación a menudo es encubierta por la fertilización nitrogenada y, por tanto, resulta difícil evaluarla en campos bien fertilizados. Cuando el nitrógeno en esos campos se agota, entonces es evidente la variación espacial inherente a la fertilidad del suelo. Estas diferencias son casi imposibles de corregir y, a menos que los instrumentos estadísticos puedan ajustarse para incluir las variaciones presentes en el campo, lo mejor es abandonarlo.

Los aspectos más importantes que se deben considerar al juzgar la uniformidad de un campo son la uniformidad de la textura del suelo y de la profundidad de éste. La textura del suelo está relacionada con la cantidad de materia orgánica del suelo y, por tanto, con la mineralización del N. La textura afecta, también, la velocidad y la cantidad de N que se lixivia. La profundidad del suelo es un factor determinante de la cantidad de N mineral disponible para el cultivo (ver arriba) y, por ende, el suministro de N mineral suele variar en el mismo grado que la profundidad del suelo.

Siempre es importante manejar los campos de las estaciones experimentales con la mayor uniformidad posible, pero esto es mucho más importante cuando se trata de campos con bajos niveles de N. **Deben evitarse las prácticas de cultivo que suministran o eliminan diversas cantidades de N de manera no uniforme en distintas partes del campo.**

- Un campo con bajos niveles de N nunca debe sembrarse dejando surcos libres, ya sea que se siembre maíz u otros cultivos. Si se utilizan cultivos intercalados, éstos deben establecerse de manera uniforme en todo el campo.
- Si hay calles entre una parcela y otra, éstas deben situarse en el mismo lugar en cada ciclo.
- Si se remueve el rastrojo, es necesario eliminarlo por completo y al mismo tiempo.

4. Los diseños estadísticos y los planos de siembra de los ensayos

Las diferencias entre los genotipos suelen ser más pequeñas en condiciones de estrés y, por tanto, es más difícil detectar los genotipos superiores (Rosielle and Hamblin 1981). En consecuencia, la heredabilidad del rendimiento de grano disminuye.

Los mejoradores normalmente han enfrentado este problema evaluando los genotipos principalmente en condiciones de alto rendimiento, donde las diferencias entre los rendimientos de grano de los genotipos (y, por tanto, la heredabilidad) son mayores, y han pasado por alto el hecho de que los genotipos superiores en condiciones de alto rendimiento no necesariamente producen altos rendimientos en condiciones de estrés. En el programa de mejoramiento para tolerancia a deficiencia de N del CIMMYT, encontramos que el avance genotécnico logrado al generar materiales para aquellos ambientes objetivo donde la deficiencia de N reduce los rendimientos más de 40%, es mayor si utilizamos un ambiente de selección con deficiencia de N que si usamos uno con altos niveles de N. Por tanto, pese a que la heredabilidad es menor en condiciones de deficiencia N, podemos progresar más hacia lograr tolerancia a esa deficiencia si seleccionamos bajo deficiencia de N, porque los genotipos que identificamos como superiores en condiciones de N abundante, no corresponden a los que son superiores bajo deficiencia de N.

Dado que es necesario efectuar selección bajo condiciones de estrés, es difícil mantener la heredabilidad del rendimiento en el nivel más alto posible. Como no es posible cambiar la varianza genética bajo estrés, es absolutamente indispensable aplicar todas las medidas existentes para mantener el error experimental en un nivel bajo.

La varianza del error experimental se puede reducir:

- Si se utilizan campos uniformes y se manejan de manera uniforme (como se describió anteriormente).
- Si se incrementa el número de repeticiones en el ensayo.
- Si se asegura que haya competencia completa entre las plantas en las parcelas y las que crecen en los márgenes de las calles y en las orillas del campo.
- Si se utilizan diseños estadísticos mejorados que controlan en parte la variación presente en una repetición.
- Si se utiliza un plano de siembra que disminuya la variación presente entre repeticiones.
- Si se utilizan instrumentos de análisis estadístico que toman en cuenta la variación espacial.

Nótese que estos principios se aplican a los ensayos tanto con estrés como sin estrés; sin embargo, es más importante reducir la varianza del error bajo condiciones de estrés.

4.1 Incrementar el número de repeticiones

Si incrementamos el número de repeticiones, esto no necesariamente aumenta la eficiencia de un programa fitogenético, puesto que tendremos que utilizar más recursos (tierra, semilla, etc.) o solo podremos evaluar un número menor de genotipos. **Si incrementamos el número de repeticiones y, al mismo tiempo, reducimos el tamaño de la parcela**, esto mejora la eficiencia de la selección, siempre y cuando el número total de plantas muestreadas de cada genotipo no disminuya demasiado. No obstante, este número suele disminuir cuando se usan parcelas más pequeñas y más repeticiones, debido a que, en los ensayos de estrés, no se deben considerar las plantas que están junto a las calles, porque los efectos de orilla pueden ser extremadamente grandes. Si se reduce el tamaño de las parcelas, esto incrementará los efectos de las orillas causados por las parcelas adyacentes. Sin embargo, este incremento en los efectos de las orillas entre parcelas vecinas al parecer no es tan grande como el beneficio generado por el mayor número de repeticiones (Bänziger et al. 1995; Castleberry 1986). Cuando hay estrés, la variación en el campo suele ser de pequeña a moderada y un tamaño de parcela más pequeño permite incluir, en su totalidad, un ensayo, una repetición o un bloque incompleto en un área más uniforme (ver lo que sigue).



Efectos de las orillas: los ensayos de estrés deben tener bordos adecuados (es decir, hileras de plantas a la misma densidad) en las orillas de la parcela experimental o frente a un surco sin plantas (re- sembrar oportunamente las hileras fallidas), ya que en las orillas siempre hay una mayor cantidad disponible del factor limitante del crecimiento.



Manejo del estrés: parcela de maíz sembrada en suelo arcilloso, en el momento en que se aplicará el último riego antes de la floración, a fin de crear estrés por sequía durante esta etapa.



Manejo del estrés: el estrés por sequía produce senescencia foliar para cuando llega la floración.



Manejo del estrés: a la izquierda, una parcela bien fertilizada; a la derecha, una parcela con estrés por deficiencia de nitrógeno.



Manejo del estrés: maíz gravemente estresado por sequía durante el llenado de grano.



Efecto de las orillas: las primeras plantas (una o dos) junto a la calle padecen menos estrés porque obtienen una mayor cantidad del factor limitante del crecimiento que las plantas dentro del surco.



Efecto de las orillas: de izquierda a derecha: mazorcas de la primera planta (junto a la calle), la segunda y la tercera en una parcela con estrés por deficiencia de nitrógeno. La planta junto a la calle padeció menos estrés. Para evaluar los rendimientos de las parcelas bajo estrés, se deben descartar las mazorcas de la primera planta junto a la calle.



Enrollamiento foliar en condiciones de sequía. Las fotos muestran calificaciones de enrollamiento correspondientes a 1, 2, 3, 4 y 5.



Tamaño de espiga grande y chico.



2



4



6



7



9

Senescencia foliar en condiciones de sequía. Las fotos muestran calificaciones de senescencia correspondientes a 2, 4, 6, 7 y 9.



Necrosis foliar en condiciones de sequía, una característica poco deseable.



Foguelo de las espigas en condiciones de sequía, una característica poco deseable.



1



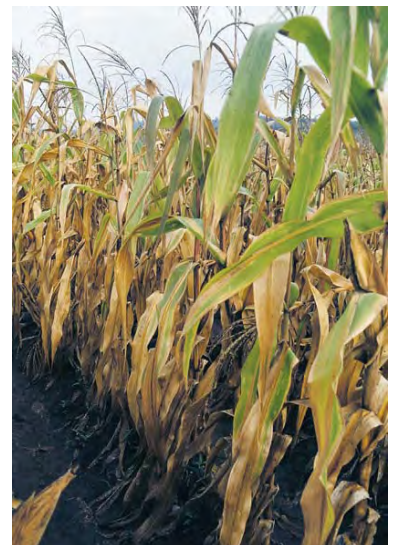
3



5



7



9

Senescencia foliar en condiciones de deficiencia de N. Las fotos muestran calificaciones de senescencia correspondientes a 1, 3, 5, 7 y 9.



El rendimiento de grano y el número de mazorcas por planta son características importantes al evaluar la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. En esta foto, ambos juegos de mazorcas fueron cosechados del mismo número de plantas y de parcelas de idéntico tamaño, pero el genotipo de la izquierda produjo un mayor número de plantas estériles.

El hecho de incrementar el número de repeticiones y reducir el tamaño de las parcelas resulta provechoso en ensayos de rendimiento avanzados que generalmente tienen menos entradas y se siembran en parcelas grandes. Por ejemplo, un ensayo de rendimiento que consiste en parcelas de cuatro surcos (cuatro hileras de plantas) y tres repeticiones en condiciones sin estrés podría ser sembrado utilizando seis repeticiones y parcelas de dos surcos (dos hileras de plantas) en condiciones de sequía y deficiencia de N; de esta forma, en la mayoría de los casos se obtendrá información más precisa sobre el comportamiento de los genotipos.

4.2 Mejores diseños estadísticos

4.2.1 Ensayos sin repeticiones

Existen diseños mejorados para ensayos con y sin repeticiones. En el caso de estos últimos, se siembran variedades testigo sistemáticamente por todo el campo para que el mejorador pueda distinguir entre el comportamiento de los genotipos y la variación presente en el campo (son diseños aumentados). En general, cerca del 20% de la superficie de la parcela se siembra con uno o varios testigos.

Ejemplo de las ventajas de un diseño aumentado: este tipo de diseño permite al mejorador comparar 496 genotipos y 124 parcelas testigo en 62 sub-bloques de 10, en los que 8 parcelas contienen genotipos y 2 contienen testigos. Hay 4 variedades testigo, y cada una se repite 31 veces. Cabe señalar que, en una superficie de este tamaño, normalmente solo se podrían evaluar 310 genotipos en dos repeticiones.

Los diseños aumentados son muy útiles cuando se hace la evaluación inicial de muchos genotipos a la vez.

4.2.2 Ensayos con repeticiones

En el caso de los ensayos con repeticiones, existen diseños estadísticos mejorados que permiten controlar mejor la variación dentro de la repetición y, por tanto, el error experimental, que los diseños de bloques completos al azar (DBCA). Estos diseños mejorados ajustan las medias de los genotipos de acuerdo con la variación presente dentro de la repetición y, como resultado, esas medias ya no son iguales al promedio aritmético de los datos de una parcela individual. Además, proporcionan una mejor estimación de las verdaderas medias de los genotipos. Existen programas de computación (software) que normalmente crean y analizan diseños mejorados. **Si, en vez de un DBCA, el mejorador emplea diseños estadísticos mejorados con repeticiones, puede lograr mayores avances sin ningún costo adicional.**

Aquí describimos solo dos de los diversos diseños mejorados que existen: los diseños en lálice y los análisis de covarianza.

4.2.2.1 Diseños en lálice

Los diseños en lálice agrupan los genotipos en bloques incompletos dentro de cada repetición y ajustan las medias genotípicas de acuerdo con los efectos de los bloques incompletos, es decir, la variación del suelo entre los bloques incompletos de una misma repetición. Comparados con otros diseños en lálice, los **diseños en alfa lálice** (un diseño en lálice no balanceado) tienen muy pocas restricciones en cuanto al número de tratamientos, repeticiones, bloques incompletos y planos espaciales que se pueden utilizar. El científico es el que determina el tamaño del bloque que se usará. Cuando hay poca variación en el suelo, los diseños en lálice con un tamaño de bloque incompleto que es igual, o un poco más pequeño, que la raíz cuadrada del número de tratamientos, son los más eficientes. Por ejemplo, con 240 tratamientos, un diseño de 16 bloques con 15 parcelas en cada uno es adecuado si la variación del suelo es escasa. Por el contrario, si hay mucha variación, los lálices incompletos con bloques de tamaño más pequeño son más eficientes. En el caso de 240 tratamientos, un plano que incluye 24 bloques con 10 parcelas en cada uno o 30 bloques con 8 parcelas en cada uno es adecuado cuando hay mucha variación en el suelo. En el programa de mejoramiento de la tolerancia a deficiencia de N del CIMMYT, el uso de estos diseños aceleró el avance fitogenético en un 20%, en promedio (Bänziger y Lafitte 1997b). Se puede obtener del CIMMYT un programa de computación sencillo que sirve para crear y analizar los diseños en alfa lálice.

4.2.2.2 El análisis de covarianza

Como gran parte de la variación presente en los ensayos de estrés se debe a las diferencias inherentes a las características del suelo, suele haber variación en los mismos sitios del campo durante varios ciclos. Es posible utilizar los rendimientos por parcela de un solo testigo de maíz sembrado entre los genotipos incluidos en el ensayo con una frecuencia de 1.1 a 1.5, y medidos en un solo ciclo, como una covariable en el análisis de varianza durante varios ciclos subsiguientes. Lafitte et al. (1997) demostraron que **estos ajustes por covarianza pueden reducir la varianza del error en mayor medida que los diseños en látice, cuando el número de genotipos evaluado es pequeño y el tamaño de la parcela es grande (por ejemplo, en los ensayos de rendimiento avanzados).**

En la actualidad, se están elaborando varios diseños nuevos que prometen ser más eficientes en controlar la varianza del error. Entre ellos se encuentran los diseños en hileras y columnas, y otros tipos de ajustes espaciales en dos dimensiones. Todos requieren que se incluyan las coordenadas "geográficas" (hilera, columna) de cada parcela al capturar los datos.

4.3 El plano de siembra en el campo

Los ensayos se deben disponer en el campo de tal manera que:

- Las repeticiones y los bloques incompletos sean tan compactos (cuadrados) como sea posible.
- Las repeticiones estén dispuestas de tal manera que se sitúen en ángulo recto respecto a la tendencia de la intensidad del estrés.
- Cada ensayo, repetición y bloque incompleto quede completamente dentro del área donde el estrés es uniforme.

4.3.1 Instrumentos de análisis estadístico que consideran la variación espacial

Los programas de computación como ASREML (Gilmour et al. 1998) toman en cuenta la variabilidad espacial presente en los ensayos en campo y, por tanto, reducen la varianza del error y mejoran las estimaciones de las medias varietales, incluso dentro de las repeticiones y los bloques incompletos.

4.4 Efectos de las orillas de las calles

Las plantas que crecen junto a las calles (orillas) tienen mayor acceso al factor (ya sea el agua o el nitrógeno) cuya falta está causando estrés en el resto de la parcela, ya que sus raíces penetran el suelo de la calle, donde no hay competencia por el N y el agua disponibles. Por tanto, estas plantas padecen menos estrés. En un ensayo con estrés intenso por sequía, las plantas junto a la calle pueden producir hasta el 50% del rendimiento de toda la parcela. **Por tanto, es indispensable eliminarlas antes de la cosecha. Como padecen menos estrés, estas plantas pueden afectar el rendimiento de la parcela de manera desproporcionada y, por otra parte, no representan el comportamiento medio del genotipo de manera precisa.**

5. Características secundarias

5.1 ¿Por qué utilizar las características secundarias?

Dado que el interés primordial del mejorador es el rendimiento de grano, ¿por qué utilizar las características secundarias para evaluar la tolerancia a sequía y la deficiencia de N en el maíz? En un programa de mejoramiento de tolerancia a sequía y a deficiencia de N, estas características son útiles por las siguientes razones:

- **Pueden mejorar la precisión con que se identifican los genotipos que toleran la sequía y la deficiencia de N**, en comparación con la precisión que se logra midiendo solo el rendimiento de grano en condiciones de sequía o deficiencia de N. Esto se debe a que, cuando hay estrés, la heredabilidad del rendimiento de grano suele disminuir, en tanto que la heredabilidad de algunas características secundarias se mantiene alta y, al mismo tiempo, la correlación genética entre el rendimiento de grano y dichas características aumenta de forma marcada (Bänziger y Lafitte 1997a; Bolaños y Edmeades 1996).
- Pueden revelar el grado al cual un cultivo ha sido afectado por el estrés por sequía o deficiencia de N.
- Si se les observa antes o durante la floración, estas características **pueden ser de utilidad al seleccionar progenitores apropiados para el cruzamiento. En esta situación, se siembra por separado un bloque de cruzamiento, generalmente un poco después del ensayo de sequía o deficiencia de N, y los datos de ese ensayo sirven de base para seleccionar a los progenitores que se usarán en el cruzamiento.**
- Si se les observa antes de la madurez, **se pueden utilizar para hacer la selección preliminar**, cuando el intervalo entre ciclos consecutivos es corto.

La mayoría de los mejoradores utilizan las características secundarias. Un mejorador que trabaja en aumentar la resistencia a una enfermedad no solo mide el rendimiento bajo presión de la enfermedad, sino que también evalúa la incidencia de la enfermedad. Muchos mejoradores utilizan, ya sea consciente o inconscientemente, un método basado en el ideotipo (es decir, la planta ideal que el mejorador tiene en mente al hacer la selección). Es común seleccionar con base en características como el tiempo que las hojas permanecen verdes, hojas erectas, espigas pequeñas, hojas de color verde oscuro, etc.; sin embargo, rara vez se ha realizado una evaluación objetiva para detectar si dichas características permiten lograr un mayor avance fitogenético, en comparación con la selección basada únicamente en el rendimiento de grano.

Los fisiólogos del CIMMYT han evaluado muchas características secundarias con el fin de establecer cuán útiles son en un programa de mejoramiento de la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. Las recomendaciones presentadas a continuación sobre el uso de dichas características se basan en los resultados obtenidos por ellos (Bänziger and Lafitte 1997a; Bolaños and Edmeades 1993a; 1993b; Bolaños et al. 1993; Edmeades et al. 1993; Lafitte and Edmeades 1994a; 1994b; 1994c). En condiciones de deficiencia de N, estimamos que se logró un incremento del 20% en el avance fitogenético, gracias al uso de las características secundarias.

5.2 ¿Cómo determinar la utilidad de las características secundarias en un programa de mejoramiento de la tolerancia a sequía o deficiencia de N?

Se han escrito muchas revisiones bibliográficas sobre las características secundarias asociadas a la tolerancia a sequía o a deficiencia de N (por ejemplo, Hsiao 1973; Ludlow y Muchow 1990; Turner 1986), pero pocas características han sido utilizadas en los programas fitogenéticos y un número aun menor ha contribuido en realidad a mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N en el maíz.

Por esta razón, Edmeades et al. (1998) establecieron que la característica secundaria ideal debe:

- Estar genéticamente asociada al rendimiento de grano bajo estrés.
- Ser altamente heredable.
- Ser genéticamente variable.
- Su medición debe ser rápida y poco costosa.
- Ser estable durante el período de medición.
- No estar asociada a un castigo del rendimiento en condiciones sin estrés.
- Observarse durante o antes de la floración, a fin de no cruzar progenitores inapropiados.
- Ser un estimador confiable del potencial de rendimiento antes de la cosecha.

A los mejoradores les han hecho muchas recomendaciones sobre el uso de las características secundarias, con base en las correlaciones fenotípicas entre dichas características y el rendimiento de grano. Por desgracia, muchas de esas correlaciones fueron calculadas con base en unas cuantas variedades, razón por la cual es posible que el signo y la magnitud de la correlación hayan sido afectadas grandemente por valores atípicos. Además, **no basta que el mejorador sepa que una característica secundaria está relacionada con la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. Más bien, es importante que sepa que el avance fitogenético que se logra con el rendimiento de grano y una característica secundaria determinada es mayor que el logrado con base solo en el rendimiento de grano.** Por tanto, es necesario no solo identificar estas características, sino también comprobar su utilidad en el fitomejoramiento. Esto se logra mediante el uso de:

- Análisis de las correlaciones genéticas y la heredabilidad entre las progenies de una sola población.
- Índices de selección (Fukai y Cooper 1995).
- Selección divergente para crear sintéticos o líneas casi isogénicas que tienen antecedentes genéticos similares pero que difieren en cuanto a una sola característica seleccionada. Como resultado, es posible obtener y medir una respuesta correlacionada con el rendimiento de grano.
- Análisis de los cambios fisiológicos y morfológicos de variedades que han sido sistemáticamente seleccionadas por su comportamiento bajo estrés por sequía o deficiencia de N.
- Modelos de simulación.

5.3 Características secundarias que ayudan a identificar la tolerancia a sequía

Se recomienda utilizar las características secundarias que aparecen a continuación (ordenadas de mayor a menor importancia) en un programa orientado a mejorar la tolerancia a sequía.

5.3.1 Rendimiento de grano

- Heredabilidad: moderada, bajo estrés durante el llenado de grano; entre moderada y baja, bajo estrés durante la floración.
- Relación con el rendimiento de grano: alta.
- Selección: para incrementar el rendimiento de grano.
- Tipo de estrés: medir el rendimiento bajo estrés por sequía durante la floración o el llenado de grano.
- Medición: desgranar y ajustar según el contenido de humedad del grano.

Comentarios: el porcentaje de desgrane varía de forma considerable en condiciones de sequía. El rendimiento de grano se debe calcular con base en el peso del grano y no en el peso de la mazorca.

5.3.2 Número de mazorcas por planta

- Heredabilidad: alta e incrementa con la intensidad del estrés.
- Relación con el rendimiento de grano: alta cuando hay estrés durante la floración.
- Selección: para un mayor número de mazorcas por planta (es decir, menos plantas sin mazorca).
- Tipo de estrés: el número de mazorcas por planta debe medirse bajo estrés por sequía durante la floración; la heredabilidad y la varianza genética son mayores cuando el estrés durante la floración es tan intenso que el promedio de mazorcas por planta es de 0.3 a 0.7 en todo el ensayo.
- Medición: cuente el número de mazorcas que tienen por lo menos un grano completamente desarrollado y divida ese número entre el número de plantas cosechadas.

5.3.3 Intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE)

- Heredabilidad: moderada; se mantiene en un nivel bastante alto cuando hay estrés intenso durante la floración.
- Relación con el rendimiento de grano: alta cuando hay estrés durante la floración.
- Selección: se realiza la selección para obtener un IPE (intervalo polen-estigmas) reducido o hasta negativo.
- Tipo de estrés: el IPE debe medirse bajo estrés por sequía durante la floración; la heredabilidad y la varianza genética son mayores cuando el estrés durante la floración es tan intenso que el IPE promedia de 4 a 5 días en todo el ensayo.
- Medición: determine el número de días transcurridos entre la siembra y hasta que el 50% de las plantas haya producido sus anteras (fecha de antesis, FP), y el número de días desde la siembra y hasta que el 50% de las plantas hayan emitido sus estigmas (fecha de emisión de estigmas, FE); calcule: $IPE = FE - FP$.

5.3.4 Senescencia foliar

- Heredabilidad: moderada.
- Relación con el rendimiento de grano: moderada cuando hay estrés durante el llenado de grano.
- Selección: la selección se realiza para retrasar la senescencia foliar (permanencia verde).
- Tipo de estrés: estrés durante el llenado de grano.
- Medición: la senescencia se evalúa utilizando una escala del 0 al 10; el porcentaje estimado de la superficie foliar total que ha muerto, se divide entre 10.

1 = 10% del área foliar ha muerto	6 = 60% del área foliar ha muerto
2 = 20% del área foliar ha muerto	7 = 70% del área foliar ha muerto
3 = 30% del área foliar ha muerto	8 = 80% del área foliar ha muerto
4 = 40% del área foliar ha muerto	9 = 90% del área foliar ha muerto
5 = 50% del área foliar ha muerto	10 = 100% del área foliar ha muerto

Comentario: la senescencia foliar debe evaluarse en dos o tres ocasiones, dejando de 7 a 10 días entre una y otra, durante la última parte del llenado de granos.

5.3.5 Tamaño de la espiga

- Heredabilidad: de moderada a alta.
- Relación con el rendimiento de grano: moderada si hay estrés durante la floración.
- Selección: se selecciona para obtener una espiga más pequeña con menos ramificaciones.
- Tipo de estrés: ésta es la única característica que se puede evaluar en condiciones de agua abundante; sin embargo, es un indicador de tolerancia a sequía durante la etapa de la floración.
- Medición: evaluar utilizando una escala del 1 (pocas ramificaciones, espiga pequeña) al 5 (muchas ramificaciones, espiga grande).

Comentarios: se recomienda utilizar esta característica solo con líneas que han llegado a un grado de endogamia de al menos S_1 ; es más difícil de determinar en materiales de vigor completo. Se recomienda obtener dos calificaciones de forma independiente.

5.3.6 Enrollamiento foliar

- Heredabilidad: de moderada a alta.
- Relación con el rendimiento de grano: de moderada a baja.
- Selección: realizar selección para obtener hojas que no se enrollen.
- Tipo de estrés: estrés durante la floración.
- Medición: evaluar utilizando una escala del 1 al 5.
 - 1 = no hay enrollamiento; hoja turgente
 - 2 = las orillas de la hoja se empiezan a enrollar
 - 3 = la hoja tiene forma de V
 - 4 = las orillas de la hoja se enrollan y cubren parte de la lámina foliar
 - 5 = la hoja se enrolla como si fuera cebolla

Comentarios: esta característica se evalúa antes de la floración, cuando las hojas todavía están erectas; después de la floración es menos probable que se enrollen porque se vuelven más laxas y gruesas. Se recomienda hacer dos o tres evaluaciones.

5.3.7 Comentarios adicionales

- Cuando se tiene una gran cantidad de información de alta calidad, la probabilidad de poder determinar la tolerancia a sequía de los genotipos es mayor.
- Aunque solo se evalúe el rendimiento de grano, es necesario saber la fecha de antesis (producción de polen) para poder distinguir los genotipos que evaden la sequía de los que la toleran.
- Si se realiza de forma constante selección para obtener un IPE corto bajo estrés durante la floración, la frecuencia de los genotipos que presentan esterilidad masculina puede aumentar debido a que si se retrasa la dehiscencia de anteras, esto puede confundirse con un IPE de corta duración. Esto es de especial importancia cuando se evalúan líneas endogámicas en condiciones de sequía.
- Muchas otras características secundarias asociadas con la tolerancia a sequía fueron evaluadas en el CIMMYT, pero resultaron ser poco heredables; entre ellas: la tasa de alargamiento de hoja y de tallo, temperatura del follaje, foto-oxidación foliar, concentración de clorofila en las hojas, potencial hídrico de la hoja antes del amanecer y supervivencia de las plántulas en condiciones de sequía.
- Otras características (por ejemplo, el ajuste osmótico y hoja erecta) que fueron evaluadas en el CIMMYT resultaron ser heredables, pero se comprobó que no estaban relacionadas con el rendimiento de grano en condiciones de sequía.

5.4 Características secundarias que ayudan a identificar la tolerancia a la deficiencia de N

Se recomienda utilizar las siguientes características en los programas de mejoramiento para tolerancia a deficiencia de N. Éstas aparecen en orden de prioridad descendiente.

5.4.1 Rendimiento de grano

- Heredabilidad: moderada.
- Relación con el rendimiento de grano: alta.
- Selección: realizar selección para obtener altos rendimientos de grano.
- Tipo de estrés: estrés por deficiencia de N que dé como resultado menos del 50% del rendimiento que normalmente se obtiene en condiciones de buena fertilización.
- Medición: el rendimiento se evalúa con base en el grano desgranado y se ajusta según el contenido de humedad deseado.

Comentarios: el porcentaje de desgrane varía de forma considerable cuando hay deficiencia de N. Se debe calcular el rendimiento de grano con base en el peso del grano y no en el de la mazorca.

5.4.2 Número de mazorcas por planta

- Heredabilidad: alta.
- Relación con el rendimiento de grano: alta cuando hay estrés intenso por deficiencia de N.
- Selección: realizar selección para obtener más mazorcas por planta (es decir, para reducir las plantas estériles).
- Tipo de estrés: el número de mazorcas debe medirse bajo estrés intenso por falta de N (preferiblemente cuando el rendimiento es de 25 a 35% del rendimiento en condiciones de buena fertilización); la heredabilidad y la varianza genética aumentan a medida que incrementa la intensidad del estrés por deficiencia de N.
- Medición: contar el número de mazorcas que tienen al menos un grano completamente desarrollado y dividir ese número entre el número de plantas cosechadas.

5.4.3 Senescencia foliar

- Heredabilidad: alta.
- Relación con el rendimiento de grano: de moderada a alta.
- Selección: realizar selección para retrasar la senescencia foliar (permanencia verde).
- Tipo de estrés: estrés por deficiencia de N que dé como resultado menos del 50% del rendimiento que normalmente se obtiene en condiciones de buena fertilización.
- Medición: la senescencia se evalúa utilizando una escala del 1 al 10 y el porcentaje estimado de la superficie foliar total que ha muerto, se divide entre 10.

1 = 10% del área foliar ha muerto	6 = 60% del área foliar ha muerto
2 = 20% del área foliar ha muerto	7 = 70% del área foliar ha muerto
3 = 30% del área foliar ha muerto	8 = 80% del área foliar ha muerto
4 = 40% del área foliar ha muerto	9 = 90% del área foliar ha muerto
5 = 50% del área foliar ha muerto	10 = 100% del área foliar ha muerto

Comentario: la senescencia foliar debe evaluarse en dos o tres ocasiones, dejando de 7 a 10 días entre una y otra, durante la última parte del llenado de grano.

5.4.4 Intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IPE)

- Heredabilidad: moderada.
- Relación con el rendimiento de grano: moderada bajo estrés severo por deficiencia de N.
- Selección: realizar selección para obtener un IPE reducido o negativo.
- Tipo de estrés: el IPE debe medirse bajo estrés severo por deficiencia de N (de 25 a 35% del rendimiento obtenido en condiciones de buena fertilización); la heredabilidad y la varianza genética aumentan a medida que el estrés por falta de N se intensifica.
- Medición: determinar el número de días desde la siembra hasta que el 50% de las plantas estén produciendo polen (fecha de antesis, FP), y el número de días desde la siembra hasta que el 50% de las plantas hayan emitido sus estigmas (fecha de la emisión de estigmas, FE); calcule $IPE = FE - FP$.

5.4.5 Comentarios adicionales

- Es necesario saber la fecha de antesis (producción de polen) al realizar la selección, ya que la madurez en algunas ocasiones está correlacionada con el rendimiento de grano bajo estrés por deficiencia de N.
- El componente del rendimiento que disminuye más bajo estrés por deficiencia de N es el número de granos por mazorca. Sin embargo, no vale la pena evaluarlo por separado, ya que gran parte de la información que brinda ya está incluida en la del rendimiento de grano.
- La tolerancia a sequía y la tolerancia a deficiencia de N están relacionadas, puesto que la selección para obtener tolerancia a sequía mejora también el comportamiento bajo estrés por deficiencia de N. Las variedades tolerantes a sequía presentan menos plantas infértiles y la senescencia foliar se retrasa bajo estrés por falta de N (Lafitte y Bänziger 1997). Por tanto, no sorprende que muchas de las características secundarias que se recomienda mejorar para estos dos tipos de estrés sean las mismas.
- Varias de las características secundarias para la tolerancia a la deficiencia de N (por ejemplo, la concentración de clorofila en las hojas) fueron evaluadas en el CIMMYT, pero resultaron ser muy poco heredables.
- Otras características (por ejemplo, la superficie foliar de la hoja de la mazorca) que fueron evaluadas en el CIMMYT son heredables, pero resultó que no están relacionadas con el rendimiento de grano bajo estrés por deficiencia de N.
- Otras características que fueron evaluadas en el CIMMYT son heredables y están relacionadas con el rendimiento de grano bajo estrés por deficiencia de N, pero tienen consecuencias negativas, como por ejemplo, la altura de la planta (mayor incidencia de acame).

5.5 Índices de selección que combinan la información sobre las características secundarias con el rendimiento de grano

Existen varias revisiones bibliográficas muy útiles sobre la teoría y el uso de los índices de selección (Baker 1986; Lin 1978). Un índice de selección resume la utilidad de un genotipo porque incluye información acerca de diferentes características como el rendimiento de grano, el IPE, la senescencia, etc. Para aunar características que se miden utilizando unidades diferentes, los valores fenotípicos (P_i) suelen estandarizarse mediante la siguiente fórmula:

$$P_i = (x_{ij} - m_i)/s_i \quad [5]$$

donde m_i y s_i son la media y la desviación estándar, respectivamente, de la característica i de una población, y x_{ij} es el valor de la característica i medida en el genotipo j .

Por tanto, un índice de selección I , en su forma más sencilla, puede expresarse como sigue:

$$I = b_1P_1 + b_2P_2 + \dots + b_nP_n$$

donde P_i es el valor estandarizado observado de la característica i y b_i es el peso que se le asigna a dicha característica en el índice de selección. Los valores se pueden escoger con base en la importancia económica relativa de cada característica o en el valor relativo de cada característica como indicador de la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. El mejor genotipo es aquel con el mayor valor de I . Al definir los pesos, hay que tener cuidado de asignarles los signos correctos: positivo si se desea obtener valores mayores (por ejemplo, rendimiento de grano) o negativo si se desea obtener valores menores (por ejemplo, acame, IPE).

En el CIMMYT se elaboró un programa de computación que calcula un índice de selección (ALPHA) utilizando el programa MSTAT. AGROBASE® es otro programa que calcula índices de selección. Ambos programas estandarizan los datos de las características incluidas en la selección. El mejorador les asigna pesos a estas características de acuerdo con su varianza, su correlación con otras características, la significancia del término correspondiente al genotipo en su ANDEVA (o su heredabilidad) y la importancia relativa de su contribución a la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. Se les asigna un mayor peso a aquellas características que son genéticamente variables y que se sabe que son más importantes para evaluar la tolerancia a sequía o a deficiencia de N. El programa entonces calcula el índice como una sola medida de la tolerancia del genotipo en cuestión a sequía y deficiencia de N.

Valores que se asignan normalmente en un programa de mejoramiento para tolerancia a sequía:

Rendimiento de grano	peso= 5	signo = + (mayor rendimiento de grano)
Mazorcas por planta	3	+ (mayor número de mazorcas por planta)
IPE	2	- (un IPE más corto)
Senescencia foliar	2	- (menos senescencia foliar)
Tamaño de espiga	2	- (menor tamaño de espiga)
Enrollamiento foliar	1	- (menos enrollamiento)

Valores que se asignan normalmente en un programa de mejoramiento para tolerancia a deficiencia de N:

Rendimiento de grano	peso = 5	signo = + (mayor rendimiento de grano)
Mazorcas por planta	2	+ (mayor número de mazorcas por planta)
Senescencia foliar	2	- (menos senescencia foliar)
IPE	1	- (un IPE más corto)

La fecha de antesis y la altura de la planta con frecuencia se incluyen en el índice de selección a fin de que la fracción seleccionada de la población no se vuelva ni más tardía, ni más temprana, ni más alta que la población inicial no seleccionada. En los ensayos de sequía, siempre existe el riesgo de seleccionar genotipos que son de madurez precoz (y que evaden la sequía). Si se compara la media de la fracción seleccionada con la media de todos los genotipos evaluados, esto puede ayudar a evitar cambios no deseados en el germoplasma.

Cuando se emplea el índice de selección planteado anteriormente, el mejorador es quien determina los valores. Es posible calcular los valores óptimos para cada característica utilizada en la selección, con base en la covarianza fenotípica y genotípica entre la característica en cuestión y el rendimiento de grano. De esta manera se puede maximizar el avance predicho para el rendimiento de grano (Lin 1978). El problema que presenta este método, que es matemáticamente correcto, es que no existen programas de computación capaces de realizar estos cálculos, los cuales se vuelven especialmente complejos cuando se emplean diseños experimentales mejorados.

5.6 Combinar los datos procedentes de varios ensayos

Para realizar la selección, los resultados de los ensayos con manejo de sequía o deficiencia de N deben combinarse con los datos de ensayos efectuados en condiciones de buena fertilización y humedad abundante en el suelo, a fin de seleccionar genotipos que se comporten bien en diversos ambientes.

Nosotros recomendamos utilizar los siguientes **procedimientos para analizar los ensayos de sequía y deficiencia de N de manera que el mejorador pueda juzgarlos y para que los valores verdaderamente representen la importancia que estos estreses tienen en el ambiente objetivo:**

1. Combine los datos de un ensayo de sequía o deficiencia de N mediante un índice de selección (por ejemplo, ALPHA). Dependiendo del tipo de ensayo, el índice de selección generará **un valor para la tolerancia a sequía y otro para la tolerancia a deficiencia de N.**
2. **Compendie los datos procedentes de otros sitios sin estrés**, a fin de obtener, por ejemplo, un valor para el rendimiento de grano en condiciones sin estrés, uno para el acame y otro para la resistencia a *Exserohilum turcicum*, etc.
3. **Efectúe la selección de acuerdo con la prioridad relativa de las metas fitogenéticas establecidas, utilizando un mismo índice de selección para todas las características.**

Un método más sencillo, pero menos eficaz de combinar estos datos, consiste en tomar **el promedio de la posición de los genotipos en cada ambiente**. Este método bastante rudimentario asigna el mismo peso a cada ambiente. Para incrementar el peso de un ambiente en particular, es necesario multiplicar los rangos procedentes de ese ambiente, antes de promediarlos.

6. Estrategias de mejoramiento

6.1 Introducción

Es complicado generar genotipos de maíz con tolerancia al estrés por sequía y deficiencia de N, debido a varios factores: (1) la tolerancia es, en gran medida, poligénica; (2) hay una baja frecuencia de alelos para la tolerancia en la mayoría del germoplasma de maíz; y (3) es común que se presenten ciertas dificultades durante las evaluaciones en campo. Existen aspectos importantes que hay que considerar al establecer un programa de selección para mejorar la tolerancia al estrés: por ejemplo, ¿se necesitan variedades de polinización libre (VPL), híbridos o ambos tipos de materiales? ¿Con qué recursos humanos, económicos y físicos se cuenta para los ensayos? Otros aspectos relevantes a considerar: cuál germoplasma elegir, cuál metodología fitogenética utilizar, cuáles sitios de selección usar y cuáles datos recolectar.

6.2 Cómo escoger el germoplasma

La elección del germoplasma adecuado es de crítica importancia, por lo que hay que considerar detenidamente toda la información disponible. Si se elige el germoplasma equivocado, esto no se podrá corregir posteriormente mediante el uso de metodologías fitogenéticas eficientes. Enseguida aparecen varios métodos que el mejorador puede emplear para generar germoplasma tolerante a sequía y a deficiencia de N.

6.2.1 Mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de N de germoplasma elite adaptado a las condiciones locales

En el CIMMYT hemos evaluado la tolerancia a sequía y deficiencia de N de una gran gama de maíces criollos no mejorados, pero hemos encontrado pocos (alrededor de 3%) que estén a la altura del germoplasma elite adaptado y tolerante a sequía y deficiencia de N, y aun menos que sean comparables con germoplasma elite adaptado, en condiciones de altos rendimientos. Además, hemos encontrado variabilidad genética para la tolerancia a sequía y a deficiencia de N en todos los tipos de germoplasma elite. Por tanto, casi siempre es preferible **mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de germoplasma elite adaptado** que trabajar con maíces criollos. Una manera de trabajar con ambos tipos de germoplasma sería mediante la creación de poblaciones sintéticas a partir de maíces criollos locales y variedades adaptadas y mejoradas.

6.2.2 Mejorar poblaciones no adaptadas, pero tolerantes a sequía o deficiencia de N, para adaptarlas a las condiciones locales

En el CIMMYT en México y, mucho más recientemente, en el CIMMYT en Zimbawbe y en Kenia, se ha generado germoplasma con altos niveles de tolerancia a sequía o a deficiencia de N, o a ambas. Es posible que un mejorador desee utilizar este germoplasma o alguna otra fuente de tolerancia a sequía y a deficiencia de N. Estos tipos de materiales pueden no estar bien adaptados en cuanto a la resistencia a enfermedades, la madurez, etc., que se requieren en el medio ambiente objetivo. Quizá sea necesario que el mejorador haga un tamizado inicial para establecer la adaptación general de estos materiales; de los materiales tolerantes al estrés, solo debe emplear los más adaptados. Como la adaptación generalmente puede mejorarse mediante la selección, para muchos mejoradores resulta más fácil realizar selección para mejorar la adaptación (madurez adecuada, resistencia a enfermedades, potencial de rendimiento) que para mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N.

6.2.3 Generación de germoplasma nuevo mediante la introgresión

La tercera estrategia, y la más complicada, consiste en generar una nueva población para su mejoramiento incorporando germoplasma adaptado a las condiciones locales, que incluya fuentes de tolerancia a sequía y a deficiencia de N. Este método plantea varias interrogantes: ¿qué tipo de germoplasma fuente se debe utilizar? ¿Qué proporción de materiales locales y de materiales fuente es la apropiada? ¿Qué nivel de recombinación hay que realizar para que la población esté lista para someterla a una selección intensa? ¿Cómo podrían los marcadores moleculares facilitar este proceso?

6.2.3.1 ¿Cuáles poblaciones fuente utilizar?

En primer lugar, el mejorador debe revisar la información que ya existe sobre el germoplasma fuente que piensa utilizar, como por ejemplo:

- Adaptación general: a tierras bajas tropicales; tierras subtropicales de altura media; tierras altas; clima templado.
- Color y textura del grano.
- Madurez: es preferible utilizar unidades calor que días naturales para caracterizar la madurez de los genotipos.
- Resistencia a enfermedades.
- Tolerancia al estrés abiótico.
- Patrón y respuesta heteróticos.
- Aptitud combinatoria: se necesita mucho esfuerzo para identificar una línea con buena aptitud combinatoria; por tanto, de ser posible, se deben introducir solo aquellas líneas con una aptitud combinatoria comprobada.
- Otras características que tienen valor agregado.

El mejorador debe introducir solo aquel germoplasma que corresponde a las preferencias del agricultor (color, textura y tamaño de grano) y a los distintos tipos de estrés presentes en el ambiente objetivo (resistencia a enfermedades, madurez, tolerancia a suelos ácidos, etc.). Si lo que se desea es crear híbridos, es necesario conocer la respuesta heterótica de una línea introducida dada para poder utilizarla en el grupo heterótico apropiado.

6.2.3.2 Evaluación de poblaciones fuente en el ambiente objetivo

Una vez introducido el germoplasma fuente, es necesario evaluarlo en el ambiente objetivo. Se puede evaluar:

- La población o la línea *per se*: esto debe hacerse no solo para recolectar los primeros datos sobre la madurez, el comportamiento, la resistencia a enfermedades, etc., sino también para incrementar la semilla del germoplasma más prometedor. Population or line *per se*: This should be done not only for gathering initial data on maturity, performance, disease resistance, etc., but also for increasing seed of the most promising germplasm.
- Líneas autopolinizadas de una población, a fin de seleccionar directamente la fracción más adaptada de la población.
- La población x el probador local (mestizos).
- La línea x el probador local (mestizos).
- Cruzamientos posibles entre poblaciones o líneas locales y exóticas.

La frecuencia con que se encuentran líneas "exóticas" útiles suele ser baja y el mejorador debe invertir solo en aquel germoplasma que tiene el mayor número de características valiosas posible. Aunque solo introduzca aquel germoplasma que satisface ciertos requerimientos básicos como la madurez, el color y la textura de grano y la resistencia a enfermedades (ver el párrafo anterior), el mejorador solo debe invertir en 10 a 25% de todo el germoplasma introducido.

6.2.3.3 ¿Qué proporción de germoplasma “local” y de germoplasma “fuente” hay que utilizar?

La proporción del germoplasma “fuente” que se utiliza depende del balance entre la adaptación de éste y el nivel de tolerancia a sequía y a deficiencia de N de las poblaciones locales. Si el comportamiento de las poblaciones locales y fuente no es muy diferente, las poblaciones F_2 se deben usar como las poblaciones base. Si el comportamiento de los progenitores es muy diferente, solo es necesario hacer de uno a tres retrocruzamientos con el germoplasma superior. Tenga en cuenta el valor fundamental de la heterosis al elegir el germoplasma.

6.2.3.4 ¿Hasta qué punto se deben recombinar las poblaciones local y fuente?

Resulta provechoso recombinar, durante dos o tres generaciones, las poblaciones derivadas de los cruzamientos entre el germoplasma local y el germoplasma fuente, y realizar una selección fenotípica ligera para mejorar su adaptación general después del proceso de introducción y antes de iniciar la endogamia y la selección intensas (Geadelmann 1984). Esto rompe los ligamientos genéticos entre los genes deseables y los indeseables. Durante la recombinación, es importante mantener un tamaño de población efectivo y adecuado (normalmente, > 200 polinizaciones exitosas) a fin de evitar la deriva genética.

6.3 Esquemas de mejoramiento

6.3.1 Estrategias integradas para generar germoplasma de maíz tolerante al estrés

El grado al cual se puede incluir en un programa fitogenético la selección para mejorar la tolerancia al estrés depende del esquema de mejoramiento que se utilice. Enseguida describimos algunas estrategias para lograr esta integración, aunque cabe señalar que existen muchas otras que se pueden emplear. **Sin embargo, en un programa de mejoramiento, es necesario definir claramente lo siguiente:**

- El producto que se desea obtener: VPL, híbridos, híbridos mestizos, etc.
- Las características más relevantes del producto: madurez, características del grano, la tolerancia al estrés y la resistencia a enfermedades que se requieren, etc.
- La estrategia que se empleará para generar y distribuir el producto.

Cuando hay pocos recursos, todos los programas de mejoramiento utilizan un procedimiento de selección escalonado para identificar las progenies superiores. En primer lugar, un gran número de progenies son evaluadas con pocas repeticiones y en pocos sitios (**tamizado inicial**); luego las mejores progenies, o sus descendientes, son evaluadas utilizando más repeticiones en más sitios (**ensayos**).

Tamizado inicial: si la tolerancia a sequía y a deficiencia de N, o ambas, son metas importantes del mejoramiento, en la etapa del tamizado inicial es necesario incluir la evaluación bajo esos estreses y los resultados obtenidos deben combinarse con los obtenidos en condiciones sin estrés. Solo el mejor germoplasma (es decir, genotipos que poseen tolerancia al estrés y producen buenos rendimientos en condiciones óptimas) debe avanzar a la etapa de ensayos.

Ensayos: en los ensayos se deben incluir sitios que son representativos de las condiciones en las que los agricultores cultivan el maíz. Si el estrés por sequía y el estrés por deficiencia de N son frecuentes en los campos de los agricultores, es necesario incluirlos en los ensayos. Nosotros sugerimos incluir, en la etapa de ensayos, los resultados obtenidos tanto en sitios donde se manejó el estrés como en sitios con estrés aleatorio (por ejemplo, los campos de los agricultores). Estos ensayos multiambientales tienen que ser establecidos de manera que se consideren las dificultades que existen en los sitios con estrés. Uno no debe dudar en aumentar el número de repeticiones y reducir el número de entradas en este tipo de ensayos.

6.3.1.1 Primer ejemplo dado: evaluación de variedades en un programa nacional que no tiene su propio vivero de mejoramiento de maíz

Supongamos que existe cierto programa nacional que normalmente evalúa la adaptación a las condiciones de su país, de cerca de 60 genotipos introducidos de otros programas de mejoramiento. El estrés por sequía y deficiencia de N son limitaciones importantes para los agricultores de este país.

Método convencional: según este método, el programa debe realizar un tamizado inicial de los 60 genotipos en dos o tres estaciones experimentales, en condiciones de buena fertilización y, quizá, de riego (etapa de la evaluación inicial). Se incrementa la semilla de los mejores 12 ó 16 genotipos y éstos se evalúan en seis u ocho sitios de temporal en condiciones de buena fertilización durante los dos o tres años siguientes, utilizando parcelas con 4 surcos y 3 repeticiones (etapa de ensayos). El mejorador observa que los resultados obtenidos en los sitios con estrés por sequía durante esta etapa con frecuencia no son significativos en cuanto al efecto del genotipo y que hay bastante interacción genotipo x ambiente debido al estrés por sequía aleatorio. Por consiguiente, la decisión de liberar estos genotipos se basa principalmente en su comportamiento en condiciones con agua abundante y altos rendimientos.

Método que toma en cuenta la demanda existente de germoplasma tolerante a sequía y a deficiencia de N: según este método, el programa debe hacer un tamizado inicial de los 60 genotipos en condiciones de agua abundante y buena fertilización (temporada principal), con manejo de estrés por deficiencia de N (temporada principal) y con manejo de estrés por sequía (temporada seca), los cuales suman un total de tres ambientes con manejo de estrés. Se califica la resistencia a enfermedades durante los ensayos realizados durante la temporada principal. Los 20 mejores genotipos del primer año se vuelven a evaluar en el segundo año en los mismos tres sitios con manejo de estrés. La semilla de los 4 ó 6 mejores genotipos que, con base en los resultados de ambos años, tienen un alto potencial de rendimiento, son tolerantes a sequía y a deficiencia de N, y tienen la resistencia a enfermedades requerida y la textura de grano deseada, es incrementada para los ensayos multiambientales. Comentario: con este método, el mejorador puede aplicar una presión de selección más intensa después de la etapa del tamizado inicial, debido a que los estreses que son importantes en el ambiente objetivo fueron incluidos en esa etapa. Los 4 ó 6 genotipos superiores enseguida son evaluados en 6 u 8 sitios, utilizando en cada sitio 6 repeticiones, parcelas de 2 surcos, y un tratamiento con fertilización y otro sin fertilización. Debido al mayor número de repeticiones en los ensayos multilocacionales, y a que las entradas son menos y mejores, este método usa más o menos la misma cantidad de recursos que el método convencional; sin embargo, lo más probable es que genere variedades que se adaptan mejor a las condiciones de los agricultores.

6.3.1.2 Segundo ejemplo dado: un programa de mejoramiento de híbridos

Supongamos que existe cierto programa nacional que normalmente realiza sus propias cruzas de prueba, las evalúa, avanza las mejores líneas y produce híbridos que después son evaluados en varios sitios. También en este país, los estreses causados por sequía y por deficiencia de N son importantes factores limitantes para los agricultores.

Método convencional: según este método, cada año el programa debe generar cerca de 200 líneas S_3 que tienen buena resistencia a enfermedades y buen comportamiento *per se*. Estas líneas son cruzadas con dos o tres probadores y las cruzas de prueba son evaluadas en 3 ó 5 campos experimentales en condiciones de buena fertilización y (quizá) de riego (primera etapa del tamizado inicial). Las progenies de las 10 mejores líneas (que mostraron buena aptitud combinatoria en condiciones de alto rendimiento, buena resistencia a enfermedades, buen comportamiento *per se*, buena fortaleza del tallo y buenas características del grano) son escogidas para generar híbridos simples y trilineales. Estos híbridos luego son evaluados en 3 ó 5 estaciones experimentales en condiciones de buena fertilización y, quizá, riego (segunda etapa de la evaluación inicial). Los 12 a 25 mejores híbridos son incluidos en ensayos multiambientales en sitios de temporal con buena fertilización durante los dos o tres años siguientes, utilizando parcelas de 4 surcos y 3 repeticiones (etapa de ensayos). El mejorador observa que los resultados en materia del efecto del genotipo obtenidos en los sitios con estrés por sequía durante esta etapa con frecuencia no son significativos y que hay mucha interacción GxA debido al estrés por sequía aleatorio. Por tanto, la decisión de liberar estos híbridos se basa principalmente en su comportamiento en condiciones con agua abundante y altos rendimientos.

Método que toma en cuenta la demanda existente de germoplasma tolerante a sequía y a deficiencia de N: con este método, el programa incluye el comportamiento bajo manejo de estrés por sequía al generar las líneas S_3 . Por ejemplo, se evalúan por primera vez 1,000 líneas S_1 en un ensayo sin repeticiones pero con manejo de sequía (utilizando un diseño aumentado), pero solo las 200 mejores son avanzadas a S_2 , utilizando la semilla remanente de las mismas líneas S_1 . Se toma en cuenta la resistencia a enfermedades y el comportamiento *per se* al generar las líneas S_3 de las líneas S_1 . Las S_3 son cruzadas con dos o tres probadores y las cruas de prueba son evaluadas en dos sitios en condiciones de buena fertilización y agua abundante, con manejo del estrés por sequía durante la floración y bajo manejo de estrés por deficiencia de N (primera etapa del tamizado inicial). Se escogen las progenies de las mejores líneas (que mostraron buena aptitud combinatoria en condiciones de alto rendimiento, estrés por sequía y estrés por deficiencia de N, buena resistencia a enfermedades, buen comportamiento *per se*, buena fortaleza del tallo y buenas características de grano) para generar híbridos simples y trilineales. Estos híbridos son evaluados en dos sitios en condiciones de buena fertilización y agua abundante, bajo manejo de estrés por sequía durante la floración, y en dos sitios bajo manejo de estrés por deficiencia de N (segunda etapa del tamizado inicial). Los 4 ó 6 mejores híbridos se incluyen en ensayos multiambientales sembrados en finca, en parcelas tanto fertilizadas como no fertilizadas, utilizando 6 repeticiones en cada sitio. Debido al gran número de repeticiones utilizadas en los ensayos multiambientales, y a que las entradas pre-evaluadas son pocas y mejores, este método usa casi la misma cantidad de recursos como el primero; sin embargo, lo más probable es que se obtengan híbridos que se adaptan mejor a las condiciones de los agricultores.

6.3.2 Esquemas de mejoramiento poblacional

Existe una amplia gama de opciones en materia de metodologías de mejoramiento que se utilizan con el maíz. Una opción es escoger el método del mejoramiento intrapoblacional o el del mejoramiento interpoblacional. En los métodos intrapoblacionales, existen las siguientes opciones:

- Selección de plantas individuales o selección de familias.
- Familias no endogámicas o progenies autopolinizadas.
- Comportamiento *per se* o comportamiento de las cruas de prueba.

En los métodos interpoblacionales, existen las siguientes opciones:

- Cruzamientos (de prueba) entre plantas individuales o entre familias.
- Cruzamientos (de prueba) de medios hermanos o de hermanos completos.
- Probadores que son progenitores o probadores que no son progenitores.

6.3.2.1 Esquemas de selección de plantas individuales

La selección masal sencilla y la selección masal estratificada son dos procedimientos comunes (Gardner 1961). No se recomienda emplear estos procedimientos con características cuya heredabilidad es relativamente baja, como el rendimiento de grano bajo estrés por sequía o por deficiencia de N. Por el contrario, pueden ser de mucha utilidad con características que son altamente heredables, como por ejemplo, cuando se selecciona para mejorar la resistencia a enfermedades, después de introducir un genotipo exótico que es tolerante al estrés pero susceptible a las enfermedades, en germoplasma bien adaptado y resistente a enfermedades. Se puede realizar un ciclo completo de selección en cada temporada. El área experimental se puede estratificar a fin de reducir los efectos ambientales diferenciales. Las espigas de las plantas no aceptables se eliminan antes de la floración para evitar que su polen contamine las plantas que sí fueron seleccionadas. Se realizan unos cuantos ciclos de selección masal para eliminar la fracción más susceptible de la población, antes de cambiar a un método de mejoramiento basado en familias. Esta es una buena opción cuando los recursos humanos, económicos y físicos son limitados.

6.3.2.2 *La selección basada en familias: per se*

Los métodos de selección basados en familias producen mayores avances cuando las características seleccionadas son complejas y poco heredables; sin embargo, estos métodos requieren que se use una mayor cantidad de recursos, que se lleven más registros y también exigen más en términos del manejo en general. Se evalúan varios tipos de progenies, como medios hermanos, hermanos completos, S_1 , S_2 , etc. Si bien es posible progresar con cualquiera de estos métodos, para elegir el mejor, hay que considerar los sitios experimentales de invierno que están disponibles, la capacidad que se tiene para guardar la semilla remanente, el producto que se busca (variedades, híbridos, o ambos), las características deseadas, la heredabilidad, las cantidades de semilla de las progenies, el grado de control sobre la polinización (ambos progenitores o solo uno) y el tiempo requerido para completar un ciclo de selección.

Es común aplicar métodos de **mejoramiento de medios hermanos** en los que éstos son desespigados (hembras) y polinizados con polen de una mezcla de todos los medios hermanos (machos) utilizando un diseño sin repeticiones. Como las hembras se desespigaron, no es posible observar el IPE. Por tanto, para mejorar la tolerancia a sequía o deficiencia de N, es preferible sembrar ensayos con repeticiones de progenies de medios hermanos y utilizar la semilla remanente para recombinar las familias seleccionadas. La heredabilidad del rendimiento de las progenies de medios hermanos es inferior a la de otros tipos de progenies. Sin embargo, cuando los recursos son limitados, éste puede ser el esquema de selección más eficaz en cuanto a los costos.

En el CIMMYT, se ha utilizado extensamente la **selección recurrente de familias de hermanos completos** con el fin de mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N de las poblaciones. El procedimiento utilizado es el siguiente: se evalúan juegos de ensayos con repeticiones utilizando familias de hermanos completos en condiciones de sequía y bajos niveles de N, y con humedad abundante y buena fertilización. La selección se hace con base en el comportamiento en todos los ambientes y considerando otros factores como la resistencia a enfermedades, la textura del grano, etc. En este caso, se requieren por lo menos dos temporadas para completar un solo ciclo de selección.

Progenies autopolinizadas: cuando los procedimientos de mejoramiento se basan en las progenies autopolinizadas, se requiere más tiempo para completar un ciclo de selección; sin embargo, esto mejora de manera significativa la tolerancia a la endogamia con el paso del tiempo. Se recomienda formar muchas progenies S_1 o S_2 . Éstas se someten a una evaluación preliminar en viveros de observación sin repeticiones en condiciones de sequía o deficiencia de N, y la fracción seleccionada (quizá solo el 30% de las progenies originales) se puede examinar con más detalle en evaluaciones con repeticiones, por ejemplo, en condiciones de estrés por sequía y deficiencia de N, y con humedad abundante y buena fertilización. Cuando se realiza una evaluación preliminar durante la temporada principal, se pueden eliminar las progenies que son susceptibles a las enfermedades. La cantidad de semilla disponible puede llegar a ser una limitante, pero esto se puede resolver utilizando una mezcla de la semilla seleccionada de una mazorca S_2 , generada de cada progenie S_1 . Para mantener, durante períodos más largos, los avances logrados en las poblaciones, se recomienda recombinar no menos de 20 a 40 progenies endogámicas.

6.3.2.3 *La selección basada en las familias: cruas de prueba*

En este método se evalúan las cruas de prueba de las progenies S_2 o progenies que tienen un grado mayor de endogamia. Por tanto, el tiempo requerido para completar un ciclo de selección depende de los materiales que se utilicen para hacer las cruas de prueba. Estos esquemas son útiles cuando se hace énfasis en la aptitud combinatoria, en el germoplasma destinado a la generación de híbridos y en la integración de la creación de poblaciones con la creación de híbridos. También se recomiendan cuando es necesario identificar líneas de generación temprana superiores que serán sometidas a más endogamia o que serán utilizadas para mejorar una población *per se*. Se puede dar énfasis a la tolerancia al estrés durante la formación y la evaluación preliminar de progenies autopolinizadas, así como durante la evaluación de las cruas de prueba.

6.3.2.4 *Opciones en el mejoramiento interpoblacional*

Dos métodos descritos aquí, que son ampliamente utilizados incluyen la selección recurrente y recíproca de medios hermanos (Comstock et al. 1949) y la selección recurrente y recíproca de hermanos completos (Hallauer y Eberhart 1970; Hallauer 1973). Estos esquemas producen poblaciones mejoradas y VPL superiores y mejoran

las características de las dos poblaciones que contribuyen a la creación de híbridos al incrementar el nivel de heterosis entre ellas. Además, estos esquemas: (1) permiten extraer líneas de generación temprana que poseen buena aptitud combinatoria; (2) proporcionan una base sólida para reciclar las líneas de generación temprana; (3) continuamente identifican probadores superiores; y (4) permiten identificar híbridos convencionales y no convencionales nuevos. Cabe señalar que estos esquemas no son muy adecuados si las poblaciones no toleran la endogamia y si no se toma en cuenta el comportamiento *per se* de las líneas y las poblaciones progenitoras durante la selección. Los esquemas originales también recomiendan evaluar las cruzas de prueba S_0 y recombinar las semillas S_1 progenitoras de las plantas que muestran un buen comportamiento. Los esquemas modificados intentan cruzas de prueba (de medios hermanos o hermanos completos) con las progenies S_1 o S_2 y también permiten la evaluación de progenies autopolinizadas para eliminar las progenies no deseables. Los esquemas de selección recíproca recurrente de hermanos completos tienen otra ventaja sobre los de selección recíproca recurrente de medios hermanos, ya que solo el 50% de los recursos se invierten en los ensayos de evaluación de las cruzas de prueba. Tanto el esquema original como el modificado permiten realizar la selección para mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de N en una etapa, o más, durante la regeneración y evaluación de las progenies autopolinizadas y durante la evaluación de las cruzas de prueba. Estos tipos de esquemas de mejoramiento interpoblacional no son indispensables para la creación de híbridos, pero desde un punto de vista a largo plazo, deberían generar líneas útiles.

6.3.3 Generación de líneas e híbridos tolerantes a sequía y a deficiencia de N

El tipo de híbrido que se genere (mestizos, o cruzas simples, dobles o trilineales) depende de (1) la etapa en que se encuentra la generación de híbridos y (2) de la infraestructura de la industria productora de semilla. Sin embargo, sería lógico avanzar de híbridos no convencionales a híbridos convencionales, y de híbridos con numerosos progenitores a híbridos con dos progenitores. Las poblaciones con tolerancia mejorada a sequía y a deficiencia de N son fuentes útiles de donde se pueden extraer líneas endogámicas tolerantes a esos estreses.

6.3.3.1 Correlaciones entre líneas e híbridos

La relación entre el comportamiento de las líneas endogámicas y el de sus híbridos constituye un tema importante en la obtención de híbridos. Resulta útil contar con información sobre las líneas endogámicas que indique el comportamiento con respecto a sus híbridos, porque permite reducir el número de ensayos de evaluación de híbridos. Lafitte y Edmeades (1995) informaron que la correlación entre el comportamiento *per se* de las S_2 y el de los mestizos en condiciones de deficiencia de N fue de solo 0.22. Betrán et al. (1997) obtuvieron correlaciones de cerca de 0.4 entre el comportamiento *per se* de las S_3 y el de los mestizos respecto a algunas características relacionadas con el estrés por sequía, lo cual indica que las líneas endogámicas no predicen con suficiente precisión el comportamiento de los híbridos en condiciones de sequía o deficiencia de N. Lo que esta información sugiere, desde un punto de vista práctico, es que quizá convenga evaluar las líneas en condiciones de sequía y deficiencia de N en generaciones tempranas, cuando el número de progenies es todavía muy grande; sin embargo, en el caso de las líneas avanzadas, lo mejor es evaluar su comportamiento en combinaciones híbridas.

6.3.3.2 La elección de probadores apropiados

En la creación de híbridos, la elección de los probadores constituye una decisión crucial pero difícil. Si se escogen probadores apropiados, esto tendrá un fuerte efecto en los resultados de un programa diseñado para identificar híbridos tolerantes al estrés. Estos probadores pueden ser endogámicos, no endogámicos, poblaciones, sintéticos o híbridos. Hay que tener en cuenta diversas consideraciones tanto teóricas como prácticas al hacer esta elección. Por ejemplo, ¿se debe utilizar un probador que posee una base genética amplia o reducida, que sea de rendimientos altos o bajos, que tenga una alta o una baja frecuencia de características de tolerancia al estrés, buena aptitud combinatoria o mala, uno o varios probadores, probadores emparentados o no emparentados? Los probadores que poseen una baja frecuencia de los genes que confieren las características que se enfatizarán en la selección, pueden ser atractivos en teoría, pero no se usan normalmente, sobre todo cuando se trata del rendimiento. No obstante, pueden resultar más prácticos cuando se trata de seleccionar para mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de N, ya que muchos probadores

generados de manera convencional nunca han sido sometidos a selección para mejorar la tolerancia a sequía y deficiencia de N. **Un probador deseable permite distinguir los genotipos que poseen buena aptitud combinatoria y otras características deseables, al mismo tiempo que identifica híbridos útiles que se pueden utilizar directamente; además, debe ser compatible con programas prácticos de mejoramiento de maíz** (Vasal et al. 1997). Desde un punto de vista práctico, cuando se trata de evaluar la aptitud combinatoria en condiciones de estrés tanto por sequía como por deficiencia de N, recomendamos utilizar los mismos probadores que se emplean para evaluar esa aptitud en condiciones de humedad abundante y buena fertilización.

6.3.3.3 Efectos de la dosis

Los resultados preliminares sobre el control genético y los modos de acción de la tolerancia a sequía y a deficiencia de N, indican lo siguiente:

- Las líneas son más afectadas por el estrés por sequía y deficiencia de N que los híbridos.
- A medida que el estrés por sequía aumenta, también aumenta la importancia de la aptitud combinatoria general y de los efectos genéticos aditivos.
- Los efectos no aditivos tienen mayor importancia bajo estrés por deficiencia de N que bajo estrés por sequía.
- Los efectos de la dosis son importantes bajo sequía, pero no bajo deficiencia de N, lo cual sugiere que es necesario incluir progenitores tolerantes a sequía en ambos lados de la genealogía de un híbrido, a fin de obtener un grado aceptable de tolerancia en los sitios donde es intenso ese estrés.
- Las correlaciones entre líneas e híbridos generalmente son menores bajo estrés que en condiciones sin estrés.

6.3.3.4 Mejoramiento de líneas e híbridos mediante la introgresión

Aquí describimos las estrategias que se aplican para mejorar el comportamiento de líneas e híbridos. La decisión más importante que tenemos que tomar es identificar el germoplasma fuente (líneas, sintéticos, poblaciones, híbridos, etc.) que probablemente aporte, a la línea o híbrido elite receptor, los factores genéticos de la tolerancia a sequía o deficiencia de N más favorables. Beck et al. (1997) describieron varios métodos que se utilizan para seleccionar el donador fuente. El objetivo consiste en identificar el germoplasma fuente con la mayor frecuencia de alelos dominantes favorables que no están presentes en un híbrido elite. Como una descripción detallada de estos métodos es compleja, sugerimos al lector que consulte Beck et al. (1997) si desea obtener más información.

Un método práctico que muchos mejoradores utilizan consiste en, primero, evaluar la adaptación *per se* de las líneas endogámicas fuente al ambiente objetivo. Muchas líneas (quizá entre 60 y 80% de éstas) son descartadas en este paso y solo aquellas que poseen la resistencia a enfermedades, la madurez y las características de grano que se buscan son cruzadas con las líneas probadoras locales; enseguida, su aptitud combinatoria y su respuesta heterótica son evaluadas con manejo de estrés y en condiciones sin estrés.

Una línea introducida que es tolerante al estrés puede ser utilizada directamente como uno de los progenitores de un híbrido que va a ser liberado enseguida. Sin embargo, lo más frecuente es que las líneas tolerantes al estrés tengan que ser introgresadas en el germoplasma local. Después del cruzamiento inicial entre la línea fuente y la receptora, se inicia la selección o la endogamia, o ambas, ya sea de inmediato o después de realizar una o más recombinaciones o retrocruzamientos. Cuando se efectúan recombinaciones repetidas antes de iniciar la endogamia, se aumenta la probabilidad de obtener líneas endogámicas con tolerancia al estrés y buen comportamiento agronómico. El retrocruzamiento es provechoso si uno de los progenitores posee más *loci* con alelos favorables que el otro, si los progenitores son diversos o si el nivel de dominancia es alto (Dudley 1984).

6.4 La biotecnología: potencial y restricciones que obstaculizan el mejoramiento de la tolerancia a sequía y a deficiencia de N

6.4.1 Las aplicaciones de la biotecnología en los programas de mejoramiento de maíz

Se siguen generando con rapidez nuevas herramientas biotecnológicas, lo cual está dando paso a nuevas posibilidades. En los programas de mejoramiento de maíz, estas herramientas se han aplicado, hasta ahora, para:

- **La determinación de perfiles moleculares de identidad genética de las líneas endogámicas (fingerprinting):** con base en esta información se identifican líneas que se pueden utilizar como progenitoras de un híbrido, o para predecir la heterosis en las cruzas, estimando la distancia genética que existe entre los progenitores.
- **La conversión de líneas:** una característica (o características) de interés es transferida desde una línea donadora a una línea endogámica elite receptora. Cuando se transfiere una sola característica, un retrocruzamiento asistido por marcadores moleculares puede reducir el número de retrocruzas que hay que realizar, de cuatro o cinco a dos. Al mismo tiempo, disminuye el grado de resistencia al ligamiento que se asocia a la transferencia a la línea receptora de aquellas partes del genoma del donador que no son deseadas (Ribaut y Hoisington 1998).

6.4.2 La selección asistida por marcadores (SAM) dirigida a mejorar la tolerancia a sequía y a deficiencia de N

La selección asistida por marcadores es una forma eficaz de ahorrar tiempo durante el fitomejoramiento, cuando:

- La heredabilidad de la característica es alta y la evaluación en campo es muy costosa, o cuando sencillamente no es posible realizar la evaluación en el sitio donde se encuentra usted.
- Los efectos ambientales son significativos, la heredabilidad es baja y la selección tradicional resulta costosa o lenta, o si las condiciones requeridas para la selección solo se presentan de vez en cuando (por ejemplo, realizar selección para mejorar la tolerancia a sequía durante la época de lluvia).
- Se desea hacer una retrocruza para introducir un gene conocido en una línea endogámica lo más rápido posible.

Dada la importancia del intervalo entre la anthesis y la emisión de estigmas (IPE, intervalo polen-estigmas), en el CIMMYT tratamos de identificar, en el maíz, *loci* de caracteres cuantitativos (LCC) para el IPE y los componentes del rendimiento en condiciones de estrés. Identificamos seis LCC en los cromosomas 1, 2, 5, 6, 8 y 10, que juntos representaban aproximadamente el 50% de la variabilidad fenotípica del IPE. Los segmentos con los LCC se mantuvieron estables en todos los años y todos los niveles de estrés. Por el contrario, todos los LCC para el rendimiento, salvo dos, fueron inconstantes en su posición dentro del genoma bajo diferentes regímenes hídricos. En una de las posiciones genómicas importantes, el alelo que contribuye a reducir el IPE también contribuye a disminuir el rendimiento de grano y, por esta razón, la estrategia del CIMMYT respecto a la selección asistida por marcadores que se aplica para mejorar la tolerancia a sequía ahora se basa en un índice de los mejores LCC para ambas características (Ribaut et al. 1996; 1997a; 1997b; 1997c).

Los resultados preliminares sugieren que la selección asistida por marcadores que se basa en una estrategia que combina los LCC para el IPE y el rendimiento de grano que fueron identificados en condiciones de sequía, sería un instrumento eficaz que se podría utilizar para mejorar la tolerancia a sequía de líneas endogámicas de maíz tropical y, quizá, también de poblaciones de polinización libre. Cabe señalar que, cuando se le mapea en la misma población F_2 que el IPE bajo sequía, el IPE en condiciones de deficiencia de N tiene varios LCC en común con los observados en condiciones de sequía. Por esta razón, esperamos que los avances en el IPE logrados con la selección asistida por marcadores también mejorarán la tolerancia a deficiencia de N.

Con el advenimiento de la selección asistida por marcadores se abre la posibilidad de emplear nuevas estrategias de mejoramiento que combinen las tecnologías convencionales con la de los marcadores y que sean adecuadas para los aspectos genéticos tanto de la característica como de la planta.

- Los marcadores moleculares permiten manejar números muy grandes de genotipos durante el retrocruzamiento y le brindan al mejorador los instrumentos que requiere para reducir esos números de forma rápida, con base en su configuración genómica.
- La selección en gran escala en la F_2 asistida por marcadores, para generar poblaciones elite (que están fijadas en cuanto a las características de interés y segregantes para las demás) enriquecidas con varias características, plantea una interesante perspectiva para los programas que se dedican a generar germoplasma elite con una base genética amplia y valor agregado.
- Gracias a la selección asistida por marcadores, ha surgido la posibilidad de evaluar la utilidad de características específicas generando líneas casi isogénicas que difieren solo en aquellos segmentos de ADN que se asocian con la característica de interés, lo cual constituye un instrumento tremendamente útil para los fisiólogos que evalúan el valor y la importancia de las características secundarias en la selección.

7. Papel que juega el agricultor en la selección

Huelga decir que si se genera una variedad con tolerancia mejorada a sequía y a deficiencia de N que no es aceptable para los agricultores por otras razones y que, por consiguiente, no es adoptada, toda la labor de investigación que se invirtió en crear esa variedad se pierde. Por tanto, resulta de crucial importancia que los agricultores participen en el proceso de selección y evaluación, y que los investigadores dediquen especial atención a lo que, según los agricultores, constituye una variedad de maíz apropiada y atractiva en sus condiciones.

7.1 ¿Qué es la investigación participativa y por qué es importante?

La investigación con la participación de los agricultores representa:

- Un diálogo entre agricultores y científicos orientado a resolver los problemas agronómicos.
- Una forma de incrementar el impacto de la investigación agrícola, es decir, mediante la generación de tecnologías que serán adoptadas más extensamente.
- Un medio de lograr sistemas agrícolas que sean más productivos, estables, equitativos y sustentables.

El objetivo de esta sección es presentar los métodos y conceptos básicos que se emplean para incorporar la participación de los agricultores en el fitomejoramiento orientado a aumentar la tolerancia del maíz a sequía y deficiencia de N.

7.2 ¿Qué tiene de nuevo la investigación con la participación de los agricultores?

La investigación con la participación de los agricultores hace énfasis en tres aspectos: los conocimientos de los agricultores, los experimentos que realizan y el intercambio de información y tecnologías entre ellos.

7.2.1 Conocimientos de los agricultores acerca de las condiciones locales

Los agricultores cuentan con un acervo de conocimientos extenso y bien desarrollado acerca de su ambiente, sus cultivos y sus sistemas de cultivo, que se ha acumulado durante muchas temporadas o, incluso, durante generaciones. Los conocimientos que los agricultores tienen de sus condiciones locales a menudo consisten en **percepciones** o imágenes mentales formadas a partir de cosas que observan repetidamente en el transcurso normal de la vida y de los trabajos que realizan en sus parcelas. Esta información normalmente está organizada en categorías jerárquicas (también denominadas “taxonomías”) que tienen nombres y propiedades bien definidos. Los productores suelen tener taxonomías para áreas de su interés directo como los cultivos, las variedades, los suelos y los insectos, entre otros. Asimismo, tienen conocimientos de muchas **reglas prácticas** o enunciados lógicos que relacionan dos eventos a modo de causa y efecto, sobre todo cuando se trata de fenómenos que son fácilmente observables y sencillos, como la sequía. En contraste, la merma constante de la fertilidad del suelo con el paso de los años puede pasar casi desapercibida. Cuando se trata de cosas que son difíciles de observar a ojo o que tienen muchas causas, los agricultores suelen tener información incorrecta o no tener ninguna. Los conocimientos de los agricultores son dinámicos, pues cambian en respuesta a nuevas observaciones y a medida que evolucionan sus circunstancias.

7.2.2 Experimentación realizada por los agricultores

Los productores llevan a cabo experimentos por su cuenta y generan innovaciones; no todos los agricultores cultivan la tierra de la misma manera, así que ¿por qué evolucionan y se diversifican las prácticas? Los experimentos y las comparaciones de distintas opciones que efectúan los productores juegan un papel importante en sus medios de vida, ya que de esa forma pueden evaluar tecnologías nuevas o no probadas sin arriesgar sus escasos recursos. Los experimentos de los agricultores y de los científicos suelen ser diferentes por varias razones: los de los agricultores normalmente no cuentan con un tratamiento testigo, incluyen muchos factores que pueden ser modificados al mismo tiempo y generalmente no tienen repeticiones en el sentido usual del término. Además, la fuente principal de datos son las observaciones de los agricultores mismos, quienes no cuentan con los instrumentos requeridos para observar muchas cosas que los científicos suelen observar, ni tampoco con los métodos estadísticos requeridos para analizar la probabilidad. No obstante, tienen un concepto muy desarrollado de lo que constituye un riesgo y, por tanto, un entendimiento natural de la probabilidad.

7.2.3 Intercambio de información y tecnologías entre agricultores

Los agricultores activamente intercambian información y tecnologías entre sí, como parte de un procedimiento que suele ser informal e, incluso, social. Es principalmente por este medio que el agricultor se entera de nuevas ideas, percibe riesgos a largo plazo, obtiene semilla nueva, etc. Sin embargo, el intercambio también se puede dar por medio de mecanismos como la migración, el trabajo fuera de la finca y los contactos casuales. En ocasiones, las barreras que limitan estos intercambios son inusitadas, como por ejemplo, las barreras entre las clases sociales, el temor a la brujería y el miedo a generar envidia.

7.3 Metodologías participativas

7.3.1 ¿Con quiénes deberíamos trabajar?

¿Cómo seleccionar a los participantes? Las respuestas que obtengamos a esta pregunta y su grado de representatividad dependerán en gran medida de cómo seleccionamos a nuestros informantes. Enseguida aparecen algunas estrategias que se pueden utilizar para seleccionar a los agricultores que colaborarán con nosotros:

- **Selección incidental:** éstas son personas con las que nos encontramos, sin que hayamos hecho ningún esfuerzo por buscarlas, y que están dispuestas a hablar con nosotros.
- **Selección de los contactos clave:** estos participantes se escogen con base en criterios bien definidos y con la ayuda de otros contactos locales que conocen bien el contexto local.
- **Selección aleatoria:** estos participantes se escogen utilizando algún procedimiento de muestreo.
- **Autoselección:** éstas personas se hacen voluntarias para participar; por ejemplo, hacen contacto con el científico por cuenta propia o asisten a algún evento al que se ha invitado al público en general.

7.3.2 Cómo interactuar con los participantes

Hay dos tipos de entrevistas e interacciones: las que se hacen a nivel **individual** y las que se hacen a nivel de **grupo**. En el primer tipo, la interacción es entre el científico y un solo agricultor, y se le hacen muchas preguntas al agricultor. Durante las interacciones en grupo, el científico se reúne con varios participantes a la vez. Aquí el objetivo es hacer relativamente pocas preguntas, generar un diálogo entre los agricultores e identificar las áreas en las que están de acuerdo y en las que no.

7.3.3 Métodos utilizados para agrupar a los agricultores y sus respuestas

7.3.3.1 Cómo agrupar a los agricultores

El género y el grado de riqueza son fundamentales para poder clasificar las respuestas sobre las variedades preferidas. Es probable que los agricultores adinerados manejen temas como el riesgo en forma diferente de los agricultores de escasos recursos y, además, es posible que tengan algunas preferencias especiales en cuanto a las variedades. Por eso, es necesario clasificar a los integrantes de un grupo de agricultores según su grado de riqueza. Los informantes deben conocer la comunidad muy bien, deben incluir tanto hombres como mujeres, y deben ayudar a elaborar una lista de los nombres de los agricultores que se clasificarán para definir su participación. Asimismo, se pide a los informantes que enumeren las características de los agricultores prósperos y pobres, y también de los que poseen un grado moderado de riqueza. Enseguida se leen los nombres en voz alta a los informantes y éstos los asignan a una de las tres categorías de riqueza. Para acelerar el proceso, se pueden utilizar tarjetas donde se ilustran las características de cada categoría.

7.3.3.2 Cómo agrupar las respuestas

Existen dos métodos que se suelen emplear para identificar las características de las variedades locales y evaluar la importancia que éstas tienen para los productores. Uno se basa en los grupos y el otro en los individuos, pero con los dos métodos se utilizan los mismos procedimientos:

- Identifique todas las variedades locales que existen en la comunidad en cuestión.
- Identifique las características positivas y negativas que los agricultores consideran importantes.
- Elabore una lista completa de estas características.
- Clasifique las características según la importancia que tienen para los agricultores.
- Clasifique el comportamiento de cada variedad respecto a cada característica.

Como los dos métodos son básicamente iguales, nos enfocaremos en el método grupal. En este caso, se forman varios grupos, cada uno compuesto por individuos que tienen en común características socioeconómicas o de género consideradas importantes. Por ejemplo, puede haber un grupo solo de hombres o solo de mujeres, un grupo de agricultores que poseen pequeñas extensiones de tierra y uno de productores con grandes extensiones de tierra. La idea es tratar de representar de manera puntual la diversidad de la comunidad. Por otra parte, al clasificar a los agricultores en grupos homogéneos y contrastantes, es posible evaluar la variación en las características que los agricultores perciben que las variedades poseen y, de esta forma, tener una idea de la importancia que cada grupo asigna a características específicas.

Se le pide a cada grupo que elabore una lista de los tipos o variedades de maíz que siembra. Enseguida deben identificar los tipos o las variedades que, a pesar de ser los mismos, tienen varios nombres. (Formar pares de variedades y preguntar si son iguales o diferentes. Por ejemplo, si tenemos un conjunto de tres variedades, A, B y C, preguntar: si la variedad A es la misma que la B; si la A es la misma que la C; y si la B es la misma que la C.) Una vez eliminados los "sinónimos", se le pide al grupo que enumere las características positivas y negativas de cada variedad. Una forma de hacer esto es pedir que, para cada variedad, levanten las manos las personas que han dejado de sembrarla y que digan por qué. Con las respuestas, elabore una lista de las características que los agricultores consideran de importancia. Un ejemplo del tipo de datos que resultan de este ejercicio se ilustra en los Cuadros 1 y 2. Es posible que surjan algunos problemas al tratar de elaborar una lista completa de las respuestas de los agricultores, ya que éstos pueden describir las mismas características de distintas maneras; aquí también, hay que tratar de identificar las que son "sinónimos".

Con el fin de evaluar la importancia de estas características, así como la demanda general de los agricultores de ciertas características, agregue a la lista que elaboró anteriormente, algunas consideradas importantes por los investigadores, pero que no fueron mencionadas por los agricultores (por ejemplo, las relacionadas con la respuesta a deficiencia de N o sequía). Enseguida, pídale al grupo que califique

cada característica levantando las manos para indicar las que consideran muy importantes, de importancia moderada y, finalmente, las que no tienen ninguna importancia para ellos. (Otra forma de hacer esto es preguntar quién considera que la característica es o no es importante.)

Es posible que aparezcan características diferentes en las listas de los diferentes grupos de una misma comunidad. Esto nos indica que cada grupo asigna ponderaciones distintas a las características. Lo ideal sería que todos los grupos tuvieran la misma lista, lo cual permitiría repetir el ejercicio de calificación en cada grupo y obtener comparaciones sistemáticas de todos los grupos. Sin embargo, esto requiere más tiempo, lo cual interrumpiría el ritmo del ejercicio, pues tendría que realizarse en dos sesiones. Además, si la lista es demasiado larga, es probable que se le tenga que dar mayor prioridad a las características que fueron mencionadas por todos los grupos, y menor prioridad a aquellas que fueron mencionadas por unas cuantas personas, o por solo una.

Para evaluar el comportamiento de las variedades locales respecto a cada característica, identifique a los productores que siembran una variedad en particular. A continuación, pídale que levanten la mano para indicar si el comportamiento de la variedad es bueno, regular o deficiente respecto a una característica determinada, y continúe haciendo las mismas preguntas para cada característica que aparece en la lista. Por ejemplo, ¿quién siembra la variedad A? (Cuenta el número de personas que levantaron la mano.) Luego pregunte quién piensa que esa variedad resiste bien la sequía (cuenta el número de personas que levantaron la mano), quién piensa que la resiste de manera regular y quién de manera deficiente. Repita el procedimiento con cada característica que aparece en la lista. Aunque toma tiempo, este ejercicio permite hacer una buena evaluación de las características importantes de las variedades locales. Ahora bien, si la lista es demasiado larga, las preguntas se pueden centrar solo en aquellas características que fueron catalogadas como muy importantes por la mayoría de los agricultores en el ejercicio anterior.

De esta manera, los investigadores pueden evaluar hasta qué punto las variedades poseen las características que los agricultores exigen y, por tanto, pueden identificar las oportunidades que existen de mejorarlas o, quizá, de sustituirlas por otras. Por ejemplo, si una nueva variedad muestra un buen comportamiento respecto a una característica importante, pero es deficiente en otra, se les puede preguntar a los agricultores si esto les parece aceptable.

Para analizar los resultados de las entrevistas, compare las características que fueron mencionadas por todos los grupos. ¿Cuáles fueron las que todos mencionaron y cuáles no? ¿Se observa algún patrón? ¿Cuáles características fueron mencionadas tanto por hombres como mujeres? ¿Cuáles fueron mencionadas por solo uno de estos dos grupos? En cuanto a las calificaciones otorgadas, ¿con qué frecuencia se le dio cierta calificación a cada característica en cada grupo? Estas frecuencias proporcionan una estimación cuantitativa de la importancia de las características, que entonces pueden ser incluidas en cuadros sencillos, junto con sus frecuencias, con el fin de poder hacer comparaciones a través de los grupos. ¿Existen diferencias? ¿Cuál es el consenso en materia del comportamiento respecto a cada característica? ¿Cuáles son las cosas que los agricultores piensan que sacrifican al sembrar sus variedades locales (es decir, en el caso de una variedad dada, el hecho de que una de sus características recibe, con alta frecuencia, una muy buena calificación, en tanto que otra característica de esa misma variedad recibe una mala)?

Los métodos que se basan en las opiniones de los individuos son semejantes: (1) se establece un conjunto de características que son importantes; (2) éstas se clasifican según su importancia; y (3) se clasifica el comportamiento de las variedades respecto a dichas características. Estos ejercicios se llevan a cabo individualmente, por lo general utilizando una muestra aleatoria grande y representativa de agricultores. Al mismo tiempo, se puede recoger también otro tipo de información socioeconómica, para que más adelante los investigadores puedan relacionar las calificaciones con las condiciones específicas de los agricultores y hacer inferencias estadísticas acerca de esas relaciones. Cabe señalar que los métodos basados en los individuos requieren más tiempo y más recursos.

Las características relacionadas con la calidad y el tipo de grano son muy importantes para que la variedad sea adoptada. Por eso, es útil enseñarles a los agricultores muestras de las mazorcas para que las califiquen. Por ejemplo, muéstreles mazorcas con distintas texturas de grano y pídale que las califiquen según su atractivo, teniendo cuidado, cuando se trata de un grupo, de recoger las opiniones de todos los presentes. Cuando hayan identificado el tipo más atractivo, pregunte qué es lo que hace que este tipo de grano sea tan bueno. Algunas posibles respuestas son: calidad de almacenamiento, tasa de recuperación de harina durante la molienda, facilidad con que se desgrana, color, profundidad del indentado, alguna característica asociada con su comportamiento como semilla, etc.

7.3.3.3 *Cómo combinar los grupos de agricultores con sus respuestas*

- Identifique a los grupos de agricultoras y agricultores de una aldea o una región, que tienen en común las mismas condiciones socioeconómicas y biofísicas (así se forman los dominios de agricultores).
- Entreviste a los agricultores que han sido clasificados según el grado de riqueza y el género, y pídale que clasifiquen su variedad (o variedades) según las categorías establecidas anteriormente.
- Determine si hombres y mujeres asocian ciertas variedades con clases económicas específicas.
- Utilice esta clasificación binaria para establecer metas en materia de la creación de variedades y definir un grupo de agricultores objetivo.

7.3.4 Evaluación de las tecnologías agrícolas

Resulta fundamental identificar y entender las percepciones que los agricultores y los científicos tienen de una tecnología (por ejemplo, una variedad o una opción de manejo que reduce el impacto de la sequía o de la escasa fertilidad) para poder evaluarla y mejorarla. Es indispensable que los investigadores identifiquen las características de una tecnología que son importantes para el agricultor o para el científico (como las variedades, los insumos, etc.) y pregunten si éstas son consideradas beneficios o costos. Otra opción es pedir a los informantes que mencionen las ventajas y desventajas de la tecnología. Las frecuencias asociadas a una respuesta se pueden calcular en general o en cada dominio de agricultores. He aquí un ejemplo de las respuestas dadas por un grupo de agricultores a una serie de preguntas sobre sus preferencias en materia de variedades.

Cuadro 7.3.4.1. Desventajas de una variedad en particular, identificadas por productores de maíz de Oaxaca, México.

Problema	Respuestas de los agricultores	Porcentaje	Cumulativo
Rendimiento	Baja producción	7.41	
	Bajo rendimiento	18.52	
	Mazorcas pequeñas	7.41	
	Pocas hileras	3.70	37.04
Almacenamiento	Se pudre	22.22	
	No resiste los gorgojos	7.41	
	La mazorca se pudre	11.11	
	El grano se pudre	3.70	44.44
Estrés abiótico	Plantas altas (acame)	14.81	14.81
Estrés biótico	Ataque de plagas	3.70	3.70
Total		100.00	

Cuadro 7.3.4.2. Ventajas de una variedad en particular, identificadas por productores de maíz de Oaxaca, México.

Problema	Respuestas de los agricultores	Porcentaje	Cumulativo
Consumo	Buena para hacer atole	3.87	
	Buena calidad	1.66	
	Color	8.29	
	Buena para pastura	2.76	
	Buen gusto	12.15	
	Bueno para hacer tortillas	13.26	
	Buena masa	1.66	
Rendimiento	Buena para hacer tostadas	0.55	44.20
	Grano grueso	0.55	
	Produce mazorcas	0.55	
	Peso alto	12.71	
	Buena producción	1.66	
	Buen rendimiento	0.55	
	Buen rendimiento por volumen	18.23	
Madurez	Mucho grano	0.55	34.80
	Temprana	10.50	10.73
Venta	Se vende bien	2.21	2.26
Procesado	Fácil de desgranar	1.66	1.69
Adaptación	Bien adaptada	1.66	1.69
Estrés abiótico	Resiste la sequía	1.10	
	Resiste las heladas	0.55	1.66
Estrés biótico	Resiste las plagas	0.55	
	Resiste las malezas	0.55	1.10
Almacenamiento	Buen almacenamiento	2.21	2.21
Total		100.00	

7.3.5 Aprender de las tecnologías anteriores

Las condiciones de los agricultores y las tecnologías que ellos utilizan van cambiando. El reto es cómo utilizar las experiencias de los agricultores para enterarnos de cómo surgieron esos cambios tecnológicos. Identifique informantes que pertenecen a distintos grupos de edad y de género, e identifique un momento clave de la vida que todos han compartido (por ejemplo, una boda, una guerra o una inundación grave). Pregúnteles acerca de una tecnología que actualmente utilizan y, luego, acerca de otra tecnología que cumplía el mismo propósito en el momento clave que identificaron. Pídeles que describan la tecnología actual y la anterior, sus ventajas y desventajas, y las razones por las cuales abandonaron o modificaron la tecnología anterior. Si los informantes pertenecen a distintos grupos de edad, esto ayuda a crear la secuencia de esos eventos.

7.3.6 El agricultor como investigador

¿Por qué conviene que los agricultores y los científicos interactúen al realizar los experimentos? Los científicos pueden ayudar a los agricultores a mejorar sus experimentos al proporcionarles guías y capacitación básicas y, además, los deben animar a ensayar y evaluar tecnologías nuevas. Los científicos, por su parte, recogen opiniones útiles acerca de las tecnologías.

Los experimentos de los agricultores suelen ser diferentes de los de los científicos, ya que los de los agricultores generalmente no incluyen un tratamiento de control ni repeticiones y contienen varios factores que fluctúan al mismo tiempo; además, los datos recolectados suelen ser solo impresiones y observaciones.

Guías para realizar ensayos con los agricultores

- **Es indispensable someter a prueba un solo factor en cada ensayo.** Si existen varios factores que hay que evaluar, ensaye cada uno por separado en una parcela diferente o en otra sección de la misma parcela.
- **Haga énfasis en que es fundamental incluir un tratamiento de control.** Explíquelo al agricultor por qué es importante incluir tal tratamiento: para poder interpretar los resultados del ensayo. Si se siembran ensayos independientes en parcelas diferentes, utilice el mismo tratamiento de control en todos, para facilitar la comparación y la interpretación de los resultados.
- **Haga énfasis en que es necesario mantener constantes todas las condiciones, aparte del tratamiento experimental.** Decida, junto con los agricultores, cuáles son esas condiciones y póngase de acuerdo en cómo mantenerlas constantes.
- **Establezca los indicadores y los criterios que se emplearán para juzgar los resultados del experimento.** Es posible que los agricultores empleen indicadores distintos de los que utilizan los científicos para juzgar e interpretar los resultados del experimento y evaluar sus costos y beneficios. El científico debe preguntar al agricultor qué es lo que espera lograr con el experimento. ¿En cuáles elementos se basará para juzgar el resultado? ¿En qué circunstancias pensaría que cierto tratamiento es mejor que el control? (Convendría que los científicos se hicieran las mismas preguntas.)
- **Repita los experimentos en distintas parcelas.** Los agricultores generalmente no repiten sus experimentos, pues lo consideran una pérdida de recursos. Esto se debe a que no cuentan con los instrumentos requeridos para utilizar las repeticiones de manera correcta. También es posible que no sepan manejar la variabilidad espacial presente en la parcela. Si usted considera que es importante repetir un ensayo, repítalo en todas las parcelas aunque las condiciones experimentales no sean las mismas en todas. Convenza a los agricultores que sembrarán repeticiones de un mismo experimento, de que tienen que ponerse de acuerdo respecto a aquellas condiciones que deben mantenerse constantes.

7.4 Conclusiones

¿Qué puede hacer usted para garantizar que los agricultores le den sus opiniones y así poder incluirlas al tomar las decisiones relacionadas con el fitomejoramiento? He aquí dos sencillos pasos que podrían mejorar en gran medida sus metas fitogenéticas, el conocimiento del público acerca de lo que usted está haciendo y la probabilidad de que tenga éxito en su labor:

- Interactúe con los grupos de agricultores que fueron escogidos como se describió anteriormente. Enséñeles muestras de mazorcas que presentan una gran diversidad de características, para motivarlos a dar sus opiniones. Trate de identificar las medidas que los agricultores toman para enfrentar los riesgos asociados con la sequía y la baja fertilidad. Identifique las estrategias de manejo que los productores utilizan cuando existe riesgo de sequía o cuando ésta en realidad ocurre. Lleve registros escritos del procedimiento que utilizó en las entrevistas y también de los resultados obtenidos.
- Incluya a los agricultores en sus ensayos. Invítelos a visitar los sitios de evaluación en campo y la estación experimental, y recoja de manera sistemática sus opiniones y sus preferencias en cuanto a los genotipos que usted está mejorando. Lleve a cabo una breve encuesta de los productores que visitan los sitios a fin de establecer quiénes son en realidad. Forme vínculos con aquellos agricultores que desean probar, en sus propias parcelas, algunas de las variedades que seleccionaron y aproveche esas ocasiones para hacer llegar el germoplasma mejorado a los campos de los agricultores.

8. Literatura

- Baker, R.J. 1986. *Selection Indices in Plant Breeding*. Boca Raton: CRC Press Inc.
- Bänziger, M., H.R. Lafitte y G.O. Edmeades. 1995. Intergenotypic competition during evaluation of maize progenies under limited and adequate N supply. *Field Crops Research* 44: 25-31.
- Bänziger, M., F.J. Betrán y H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of high-nitrogen selection environments for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37:1103-1109.
- Bänziger, M. y H.R. Lafitte. 1997a. Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37:1110-1117.
- Bänziger, M. y H.R. Lafitte. 1997b. Breeding for N-stressed environments: How useful are N-stressed selection environments and secondary traits? In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México, 401-404*. México, D.F.: CIMMYT.
- Bänziger, M., G.O. Edmeades y H.R. Lafitte. 1999. Selection for drought tolerance increases maize yields over a range of N levels. *Crop Science* 39:1035-1040.
- Beck, D., F.J. Betrán, M. Bänziger, M. Willcox y G.O. Edmeades. 1997. From landrace to hybrid: strategies for the use of source populations and lines in the development of drought tolerant cultivars. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México, 369-382*. México, D.F.: CIMMYT.
- Below, F.E. 1997. Growth and productivity of maize under nitrogen stress. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México, 235-240*. México, D.F.: CIMMYT.
- Betran, F.J., M. Bänziger y D.L. Beck. 1997. Relationship between line and topcross performance under drought and non-stressed conditions in tropical maize. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México, 383-386*. México, D.F.: CIMMYT.
- Bolaños, J. y G.O. Edmeades. 1991. Value of selection for osmotic potential in tropical maize. *Agronomy Journal*. 83:948-956.
- Bolaños, J. y G.O. Edmeades. 1993a. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Research* 31:233-252.
- Bolaños, J. y G.O. Edmeades. 1993b. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Research* 31:253-268.
- Bolaños, J., G.O. Edmeades y L. Martinez. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research* 31:269-286.
- Bolaños, J. y G.O. Edmeades. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research* 48:65-80.
- Byrne, P.F., J. Bolaños, G.O. Edmeades y D.L. Eaton. 1995. Gains from selection under drought versus multilocation testing in related tropical maize populations. *Crop Science* 35:63-69.
- Castleberry, R.M. 1986. Border height effects on two row corn plot yields. In D. Wilkinson (ed.), *Report of 41st Annual Corn and Sorghum Research Conference, 171-179*. Washington D.C.: American Seed Trade Association.
- Comstock, R.E., H.F. Robinson y P.H. Harvey. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal* 41:360-367.
- Chapman, S.C. y G.O. Edmeades. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science* 39(5):1315-1324.

- Claassen, M.M. y R.H. Shaw. 1970. Water deficit effects on corn. II. Grain components. *Agronomy Journal* 62: 652-655.
- Denmead, O.T. y R.H. Shaw. 1960. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the development and yield of corn. *Agronomy Journal* 52:272-274.
- Doorenbos, J. y W.O. Pruitt. 1984. *Guidelines for Predicting Crop Water Requirements*. FAO Irrigation and Drainage Paper 24. Rome: FAO.
- Dudley, J.W. 1984. A method of identifying lines for use in improving parents of a single cross. *Crop Science* 24:355-357.
- DuPlessis, D.P. y F.J. Dijkhuis. 1967. The influence of time lag between pollen shedding and silking on the yield of maize. *South African Journal of Agricultural Science* 10:667-674.
- Edmeades, G.O., J. Bolaños, M. Hernández y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Science* 33:1029-1035.
- Edmeades, G.O., J. Bolaños, M. Bänziger, S.C. Chapman, A. Ortega C., H.R. Lafitte, K.S. Fischer y S. Pandey. 1997a. Recurrent selection under managed drought stress improves grain yields in tropical maize. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 415-425. México, D.F.: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., J. Bolaños y S.C. Chapman. 1997b. Value of secondary traits in selecting for drought tolerance in tropical maize. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 222-234. México, D.F.: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., M. Bänziger, J. Bolaños, D. Beck y A. Ortega C. 1997c. Development and *per se* performance of CIMMYT maize populations as drought-tolerant sources. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 254-262. México, D.F.: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., M. Bänziger, D.L. Beck, S.C. Chapman y M. Cortes. 1997d. Drought and low N testing networks - past, present and future. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 405-409. México, D.F.: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., M. Bänziger, M. Cortes C. y A. Ortega C. 1997e. From stress-tolerant populations to hybrids: The role of source germplasm. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 263-273. México, D.F.: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., J. Bolanos, M. Bänziger, J.-M. Ribaut, J.W. White, M.P. Reynolds y H.R. Lafitte. 1998. Improving crop yields under water deficits in the tropics. In V.L. Chopra, R.B. Singh y A. Varma (eds.), *Crop Productivity and Sustainability - Shaping the Future. Proc. 2nd Int. Crop Science Congress*, 437-451. Nueva Delhi: Oxford e IBH.
- Edmeades, G.O., J. Bolaños, S.C. Chapman, H.R. Lafitte y M. Bänziger. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Science* 39(5): 1306-1315.
- Falconer, D.S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics, 3rd Edition*. Londres: Longman.
- Fukai, S. y M. Cooper. 1995. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crops Research* 40:67-86.
- Gardner, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Science* 1:241-245.
- Geadelmann, J. 1984. Using exotic germplasm to improve northern corn. In D. Wilkinson (ed.), *39th Annual Corn & Sorghum Research Conferences*, 98-110. Washington, D.C.: ASTA.
- Gilmour, A.R., B.R. Cullis, S.J. Welham y R. Thompson. 1998. ASREML, NSW Agriculture, Orange, 2800, Australia.

- Grant, R.F., B.S. Jackson, J.R. Kiniry y G.F. Arkin. 1989. Water deficit timing effects on yield components in maize. *Agronomy Journal* 81:61-65.
- Hall, A.E., R.A. Richards, A.G. Condon, G.C. Wright y G.D. Farquhar. 1994. Carbon isotope discrimination and plant breeding. *Plant Breeding Review* 12:81-113.
- Hallauer, A.R. 1973. Hybrid development and population improvement in maize by reciprocal full-sib selections. *Egyptian Journal of Genetics and Cytology* 2:84-101.
- Hallauer, A.R. y S.A. Eberhart. 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Science* 10:315-316.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24:519-570.
- Kiesselbach, T.A. 1949. The structure and reproduction of corn. Nebraska Agr. Exp. Stn. Res. Bul. 161.
- Kiniry, J. 1991. Maize phasic development. In *Modeling Plant and Soil Systems*, 55-70. Agronomy Monograph No. 13. Madison, Wisconsin: ASA-CSSA-SSSA.
- Lafitte, H.R. y G.O. Edmeades. 1994a. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. I. Selection criteria. *Field Crops Research* 39:1-14.
- Lafitte, H.R. y G.O. Edmeades. 1994b. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. II. Grain yield, biomass production, and N accumulation. *Field Crops Research* 39:15-25.
- Lafitte, H.R. y G.O. Edmeades, 1994c. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize III. Variation in yield across environments. *Field Crops Research* 39:27-38.
- Lafitte, H.R. y G.O. Edmeades. 1995. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. *Crop Science* 35:820-826.
- Lafitte, H.R. y M. Bänziger. 1997. Maize population improvement for low soil N: selection gains and the identification of secondary traits. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 485-489. México, D.F.: CIMMYT.
- Lafitte, H.R., M. Bänziger, M.A. Bell y G.O. Edmeades. 1997. Addressing soil variability in low nitrogen breeding programs. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 537-540. México, D.F.: CIMMYT.
- Lin, C.Y. 1978. Index selection for genetic improvement of quantitative characters. *Theoretical and Applied Genetics* 52:49-56.
- Ludlow, M.M. y R.C. Muchow. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in waterlimited environments. *Advances in Agronomy* 43:107-153.
- NeSmith, D.S. y J.T. Ritchie. 1992. Effects of soil water-deficits during tassel emergence on development and yield components of maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 28:251-256.
- Ribaut, J.-M., D.A. Hoisington, J.A. Deutsch, C. Jiang y D. González-de-León. 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. I. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics* 92:905-914.
- Ribaut, J.-M., C. Jiang, D. González-de-León, G.O. Edmeades y D.A. Hoisington. 1997a. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theoretical and Applied Genetics* 94:887-896.
- Ribaut, J.-M., D. González-de-León, C. Jiang, G.O. Edmeades y D. Hoisington. 1997b. Identification and transfer of IPE quantitative trait loci (LCC): A strategy to improve drought tolerance in maize lines and populations. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 396-400. México, D.F.: CIMMYT.

- Ribaut, J.-M., D. Hoisington, G.O. Edmeades, E. Huerta y D. González-de-León. 1997c. Changes in allelic frequencies in a tropical maize population under selection for drought tolerance. En G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 392-395. México, D.F.: CIMMYT.
- Ribaut, J.-M. y D. Hoisington. 1998. Marker-assisted selection: new tools and strategies. *Trends in Plant Science* 3:236-239.
- Rosielle, A.A. y J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Science* 21:943-946.
- Schussler, J.R. y M.E. Westgate. 1995. Assimilate flux determines kernel set at low water potential in maize. *Crop Science* 35:1074-1080.
- Tanner, C.B. y T.R. Sinclair. 1983. Efficient water use in crop production: research or re-search? En H.M. Taylor, W.R. Jordan y T.R. Sinclair (eds.), *Limitations to Efficient Water Use in Crop Production*, 1-27. Madison, Wisconsin: ASA, CSSA, SSSA.
- Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant & Soil* 58:339-366.
- Turner, N.C. 1986. Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy* 39:1-51.
- Vasal, S.K., H.S. Córdova, D.L. Beck y G.O. Edmeades. 1997. Choices among breeding procedures and strategies for developing stress-tolerant maize germplasm. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 336-347. México, D.F.: CIMMYT.
- Westgate, M.E. 1997. Physiology of flowering in maize: identifying avenues to improve kernel set during drought. In G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson y C.B. Peña-Valdivia (eds.), *Developing Drought and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, México*, 136-141. México, D.F.: CIMMYT.
- Westgate, M.E. y J.S. Boyer. 1986. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. *Crop Science* 26:951-956.
- Westgate, M.E. y P. Bassetti. 1991. Heat and drought stress in corn: what really happens to the corn plant at pollination? In D. Wilkinson (ed.), *Proc. 45th Annual Corn and Sorghum Res. Conf., Chicago, Dec. 5-6, 1990*, 12-28. Washington D.C.: ASTA.
- Zhang, J., U. Schurr y W.J. Davies. 1987. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. *Journal of Experimental Botany* 38:1174-1181.
- Zinselmeier, C., J.R. Schussler, M.E. Westgate y R.J. Jones. 1995. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize ovaries. *Plant Physiology* 107:385-391.

ISBN: 978-607-95844-4-3



Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo

Apartado Postal 6-641, 06600 México, D.F., MEXICO.

Sito web: www.cimmyt.org

Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz: De la teoría a la práctica

M. Bänziger, G.O. Edmeades, D. Beck, y M. Bellon