

Paulo César Magalhães¹, Frederico O. M. Durães¹, Patrícia de F.P.G. Vitorino², José Donizeti Alves² & Elto E. G. e Gama¹
¹Embrapa Milho e Sorgo - Núcleo de Estrésse Abiótico e Relação Suelo-Água - NEA - Sete Lagoas, MG - Brasil
²Universidade Federal de Lavras - Lavras, MG - Brasil

Traducido por, Ing. Carlos Sanchez V.
Investigador CORPOICA Regional Dos

I) Caracterización del problema y su importancia:

Se estima que en el Brasil existen cerca de 28 millones de hectáreas en condiciones de encharcamiento, que pueden ser incorporadas al proceso productivo. Estas áreas presentan problemas de encharcamiento temporal debido a una serie de factores: exceso de lluvias, deficiencia de drenaje, infiltración desde canales de riego e inundación por los ríos. Las áreas con estrés de esta naturaleza poseen, generalmente, fertilidad media a alta y son utilizadas para el cultivo de arroz, sin embargo, existe un interés creciente de los productores en maximizar su uso a través de la siembra de una segunda cosecha, siendo el maíz la opción preferida.

II) Revisión de Literatura

a) Aspectos generales

El maíz (*Zea mays* L.) ha sido mencionado como una especie que presenta cierta tolerancia al encharcamiento. Esta tolerancia viene siendo atribuida a la formación de raíces adventicias y a la adaptación morfológica de la formación de aerénquima en las raíces (Drew et al., 1979). Sin embargo, el encharcamiento es uno de los estréses ambientales que puede reducir severamente el crecimiento y la productividad del cultivo de maíz. La limitación en el contenido de oxígeno es el estrés primario en plantas bajo encharcamiento, seguido por la deficiencia mineral, decrecimiento en la disponibilidad y absorción del nitrógeno del suelo, aumento de compuestos tóxicos en el suelo, tales como metano, iones ferrosos de etileno o manganeso, aumento de organismos causadores de enfermedades, desbalanceamiento hormonal y divisiones metabólicas (Jackson and Drew, 1984).

Las plantas de maíz responden al encharcamiento sufriendo modificaciones en los niveles molecular, bioquímico y estructural de la célula. La significancia adaptativa del aerénquima reside en el hecho de que el tejido ofrece baja resistencia a la difusión del aire en tejidos sumergidos y, por lo tanto, puede promover la sobrevivencia bajo encharcamiento (Drew et al., 1979). A pesar de su significancia, los mecanismos moleculares detrás del desempeño del aerénquima y otras modificaciones inducidas por el encharcamiento no son conocidas.

El cerramiento estomatal confiere una protección temporal contra la sequía fisiológica de la parte superior de las plantas bajo encharcamiento, pero la sobrevivencia a largo plazo de toda la planta, depende de que por lo menos algunas raíces continúen funcionando. En algunas especies, esto se asegura por la transferencia de oxígeno de la parte aérea hacia la raíz. Este proceso se intensifica por la alta porosidad interna de la raíz conferida por el aerénquima. En maíz, la formación de aerénquima por la degradación selectiva de células es promovida por el etileno endógeno (Saab e Sachs, 1996; Jackson, 1994). Las células blanco para el etileno extra se encuentran principalmente en la corteza interna, donde la hormona acciona un proceso de muerte programada de la célula, resultando en un colapso estructural. Estas células se caracterizan por una estructura menos reforzada y arreglo frágil de los microtúbulos que las células adyacentes con mayor vida útil (Jackson, 1994). Poco o casi nada se conoce al respecto de las bases bioquímicas o moleculares de la degradación celular promovida por el etileno en la corteza de la raíz de maíz.

El desarrollo del aerénquima en plantas bajo encharcamiento se ha asociado al aumento en la actividad de la celulasa, y ambas son promovidas por la acumulación de etileno (Drew et al., 1979; He et al., 1994). El aumento en la producción del precursor de etileno, 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) en las raíces, fue causado por el aumento en la actividad de la ACC sintasa, la cual fue inducida por el encharcamiento (Olson et al., 1995). La ACC sintasa es la enzima que cataliza la "rate-limiting step" de la biosíntesis del etileno. Raíces de plántulas de maíz parcialmente deficientes en oxígeno, presentaron aumentada producción de etileno con un extensivo desarrollo del aerénquima (Jackson, 1994). Es probable que los genes involucrados en el aflojamiento o hidrólisis de la pared celular sean inducidos en respuesta al etileno. Pero no se tiene información disponible sobre enzimas involucradas en el crecimiento del aerénquima o de otro cambio estructural inducido por el encharcamiento (Saab y Sachs, 1996).

En plántulas de maíz, después de 96 horas bajo encharcamiento, se comprobó la formación de aerénquima en toda la extensión del mesocótilo y raíz primaria, excepto en los 2 cm apicales de la raíz primaria (Saab y Sachs, 1996). Similarmente, Drew et al. (1979) verificaron la no formación de aerénquima en la región apical de raíces nodales. Grineva y Bragina (1993) verificaron, en relación al control, la formación de aerénquima 1,5 veces mayor en raíces adventicias y en la base del tallo en plantas bajo encharcamiento, pero en la raíz principal no hubo

diferencia.

El etanol es el principal producto originado en la fermentación del ápice de raíces de maíz que contienen suficiente actividad de alcohol deshidrogenasa (ADH). Sin embargo, raíces deficientes en alcohol deshidrogenasa sintetizaron lactato durante la hipoxia, exhibiendo severa acidosis citoplasmática, y fueron mucho menos tolerantes a la hipoxia que el tipo silvestre (Roberts et al., 1989). El alcohol deshidrogenasa limita la producción de energía en la fase de limitación de suministro de oxígeno, consecuentemente, ayuda en la sobrevivencia a corto plazo de la planta bajo encharcamiento (Sachs et al., 1996b). En raíces de maíz bajo encharcamiento, la permeabilidad del plasmalema, la actividad del alcohol deshidrogenasa y el contenido de productos de la fermentación alcohólica aumentaron con la prolongación del encharcamiento, con mayor aumento verificado en el cultivar susceptible (Liu et al., 1992). Los resultados sugirieron que la aumentada fermentación alcohólica fue una adaptación temporal y la mayor causa de daño durante el encharcamiento y que la tolerancia al encharcamiento fue relacionada con la baja fermentación etanólica. Khosravi y Anderson (1990) verificaron que el cultivar de maíz DE811 tolerante al encharcamiento reguló la glicólisis y produjo solamente cantidades mínimas de etanol; el cv. MO17, el cual era susceptible al encharcamiento y su condición anaeróbica, no pudo regular la glicólisis, tal como lo indicó la alta producción de etanol. Roberts et al. (1989), usando una serie de líneas de maíz isogénicas que diferían en la actividad de ADH, mostraron que solamente era necesario un bajo nivel de ADH para la sobrevivencia en condiciones de baja concentración de oxígeno.

En maíz, las isoenzimas de alcohol deshidrogenasa (ADH, EC 1.1.1.1) son codificadas por dos genes no ligados, *Adh1* y *Adh2* (Freeling e Schwartz, 1973). Estas isoenzimas catalizan la reacción del acetaldehído en etanol. La ADH1 presenta actividad específica 10 a 20 veces mayor que la ADH2 y es una enzima predominante en la catálisis de esta reacción (Freeling y Bennett, 1985). En contraste con la fermentación láctica, la fermentación etanólica permite la producción de ATP sin acidificación del citoplasma en raíces de maíz, en condiciones en las cuales una baja concentración de oxígeno limita la producción de ATP en el mitocondrio (Roberts et al., 1984).

Vantoai et al. (1995) verificaron que plántulas de maíz de 2 días de edad presentaban mayor tolerancia a condiciones de estrés por encharcamiento que plantas de 3 días de edad. Sin embargo, el mecanismo de tolerancia innato a plántulas con dos días de edad fue inducido en plántulas con 3 días, a través de la aclimatación, pré-exposición a 4% de oxígeno, o a pré-tratamiento con ácido abscísico en la concentración de 100 mmol m⁻³. Estos resultados muestran evidencias de que en maíz la tolerancia al encharcamiento fue regulada durante el crecimiento. En relación a la aclimatación esta puede estar asociada a la inducción de genes involucrados en la fermentación etanólica, permitiendo la producción de ATP en condiciones de anoxia (Cobb et al., 1995).

La inclusión de hormonas en la respuesta adaptativa al encharcamiento, se ha mencionado con frecuencia. El encharcamiento del suelo puede disminuir la transpiración en pocas horas a través de la reducción en la abertura estomatal (Moldau, 1973) y esta es usualmente acompañada por un aumento en la concentración de ácido abscísico (ABA) en la hoja (Jackson, 1985). Neuman y Smith (1991) mencionan que probablemente los estomas de plantas en estas condiciones son más sensibles al ABA que plantas en condiciones normales. Hay evidencias de que en maíz, la tolerancia al encharcamiento inducida por el ABA, semejante a otras tolerancias inducidas por el ABA en otros estrésemos, sea controlada por la expresión genética.

b) El maíz Saracura - BRS - 4154

En 1986, fue creado en la Embrapa Maíz y Sorgo un compuesto de maíz de amplia base genética (mezcla balanceada de 36 poblaciones amarillas). Este compuesto fue, y viene siendo, sometido a ciclos de selección masal, en área de planicie mal drenada. Después de 12 años de estudios, o sea en el décimo segundo ciclo de selección, este material fue lanzado comercialmente bajo la sigla BRS 4154, maíz Saracura. Todo el trabajo de mejoramiento de esa variedad fue direccionado para dotarlo de la capacidad de soportar periodos temporales de encharcamiento del suelo, característica que los cultivares de maíz disponibles en el mercado normalmente no tienen. El nombre Saracura es una referencia a un ave comunmente encontrada en terrenos inundables. Los ciclos de selección continúan siendo realizados anualmente y hoy se encuentra en el 14^o.

En asociación con la Universidad Federal de Lavras - UFLA, se realizaron varios trabajos con el Saracura, en la fase de plántulas (Vitorino, (1999), Dantas (2001) y Purcino (2001). Vitorino (1999) dirigió el primer estudio sobre el efecto del calcio en la pared celular de las variedades de maíz Saracura (tolerante) y BR 107 (susceptible al encharcamiento) y comprobó que la hipoxia en periodos prolongados causó una desestructuración de la pared celular, formando en la región del mesocótilo, una intensa ruptura de células que, en estados más avanzados, llevó a la formación de una constricción en aquella región, causando la caída y muerte de las plantas. Estas modificaciones en la pared celular fueron confirmadas por las cromatografías de gel y de gases. El suministro exógeno de calcio, prolongó la sobrevivencia del Saracura y BR 107. Dando continuidad a esta investigación, Dantas et al. (2001), verificaron el efecto del calcio en el desarrollo de aerénquima y la actividad de celulasa en plántulas bajo hipoxia. Se comprobó que en las raíces, la formación de aerénquima aumentó después de una hipoxia y alcanzó 50% del total de corteza al cuarto día de hipoxia. La actividad de la celulasa en coleóptilos y

raíces sufrió, inicialmente, un descenso debido al estrés, aumentando en seguida, acompañando los resultados del aerénquima. En presencia de calcio el desarrollo de aerénquima fue inhibido; mientras que la actividad enzimática fue inducida.

Entonces Purcino (2001) estudió el efecto fisiológico del calcio en la germinación y crecimiento inicial de plántulas de Saracura y su relación con el aumento de la tolerancia al anegamiento. Este estudio mostró que el calcio induce un ajuste osmótico, por el aumento en la concentración de aminoácidos, principalmente prolina y promueve la reducción en el desarrollo de las plántulas. La reducción en este desarrollo hace que las reservas sean preservadas en las cariopsis, y cuando en condiciones de anegamiento esas son asignadas y utilizadas permitiendo el mantenimiento del metabolismo, aumentando de esta forma la tolerancia al estrés hipóxico. Los trabajos conducidos en campo (Parentoni et al. 1995), así como en invernadero (Magalhães et al. 1999, Magalhães et al. 2000 e Magalhães et al. 2001) revelaron que la porosidad de raíces fue el principal mecanismo utilizado por la planta de maíz en la tolerancia al encharcamiento.

El exceso de agua causado por encharcamiento amenaza el suministro de alimentos a la población humana. La identificación y uso de cultivares tolerantes es una manera de reducir la pérdida del cultivo debido al encharcamiento.

III) Resultados de investigación

En la Embrapa Maíz y Sorgo, en Sete Lagoas, MG, fue conducido un ensayo a nivel de campo, con cuatro ciclos de selección de Saracura y un cultivar de maíz susceptible al encharcamiento del suelo (BR 107). Esos materiales fueron probados en dos ambientes: en el primero, se hizo irrigación normal y, en el segundo, fue encharcado, a partir de treinta días de germinación, próximo al florecimiento, fase crítica para ese tipo de estrés (Cannel et al., 1975; Jackson, 1979; Russel, 1977). Los cultivares recibieron una lámina de agua de 20 cm (inundación de la parcela), tres veces por semana, hasta la madurez fisiológica.

Se concluyó, con este trabajo (Tablas 1, 2, 3 y 4), que la selección en ambiente encharcado provocó un aumento de la porosidad de raíz del C1 al C4. El parámetro número de hileras de granos de la mazorca fue el componente de producción, en el ambiente encharcado, de mayor efecto aislado en el peso de granos, en g/planta. La selección para ese parámetro implicará un aumento de la productividad. El encharcamiento redujo la absorción de nitrógeno, pero no alteró el patrón de translocación del mismo, de la parte aérea hacia los granos. El encharcamiento aumentó la absorción de S, P y Mg. El P y el Mg fueron absorbidos en exceso, y acumulados en la parte aérea. La translocación de S de la parte aérea hacia los granos fue reducida drásticamente. El encharcamiento redujo la calidad biológica de los granos de maíz, a través de dos mecanismos distintos: la proteína total del grano disminuyó, debido a la reducción en la absorción de nitrógeno, y la relación N/S en el grano aumentó, indicando reducción de la fracción protéica conteniendo aminoácidos sulfurados, que es la de más alto valor biológico en relación a la proteína total.

Tabla 1 - Resistencia estomática (seg/cm) de hojas de maíz en dos ambientes de cuatro ciclos de selección masal bajo encharcamiento, en saracura.

CICLOS	AMBIENTES	
	NORMAL	ENCHARCADO
C 1	2,942	3,943 ¹ a
C 2	2,657	2,890 ab
C 3	2,406	2,337 b
C 4	2,046	2,467 b
MEDIA	2,513	2,909
CV %	14,03	22,11
Sig. (F)	N.S.	*

1 Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, por la prueba de duncan al 5%.

Fuente: Parentoni et al. 1995.

Tabla 2 - Transpiración (m/cm²/s) de la hoja de maíz en dos ambientes de cuatro ciclos de selección masal bajo encharcamiento, en el compuesto saracura.

CICLOS	AMBIENTES	
	NORMAL	ENCHARCADO
C 1	5,509	5,287 ¹ b
C 2	5,603	6,773 a
C 3	6,954	7,213 a
C 4	7,827	7,307 a
MEDIA	6,473	6,645
CV %	17,41	8,63
Sig. (F)	n.s	*

1 Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, por la prueba de Duncan al 5%.

Fuente: Parentoni et al. 1995.

Tabla 3 - Porosidad de raíz (%) evaluada en dos ambientes de cuatro ciclos de selección masal bajo encharcamiento, en el compuesto saracura.

CICLOS	AMBIENTES	
	NORMAL	ENCHARCADO
C 1	10,81	10,05 ¹ b
C 2	11,26	10,79 ab
C 3	9,31	13,23 ab
C 4	11,09	16,87 a
MEDIA	10,61	12,73
CV %	25,11	31,78
Sig. (F)	n.s.	*

1 Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, por la prueba de Duncan al 5%.

Fuente: Parentoni et al. 1995.

Tabla 4 - Peso de granos (pg), en kg/ha y en g/planta, peso de 500 semillas (p500), número de granos por planta (ng), índice de mazorca (ie), longitud de mazorca (ce) y número de hileras de la mazorca (nfe) evaluadas en dos ambientes, normal (n) y encharcado (e).

	AMB.	BR 107	C 1	C 2	C 3	C 4	MEDIA	
PG (kg/ha)	N	6335	6580	7307	5216	6993	7388	6923 A
	E	4469 b	4518 b	ab		5334 a	5541 a	5066 B
PG (g/pl)	N	127	141	154		142	150	144 A
	E	103 bc	101 c	113 abc		121 a	117 ab	113 B
P 500 (g)	N	159 b	182 a	182 a		183 a	186 a	179 A
	E	147 b	167 a	166 a		166 a	170 a	162 B
NG	N	401	389	425		389	402	404 A
	E	355 ab	304 c	342 ab		366 bc	346 bc	352 B
IE (esp/pl)	N	1.18	1.15	1.27		1.20	1.10	1.19 A
	E	1.15	1.06	1.06		1.09	1.09	1.11 B
CE (cm)	N	14.8	15.7	16.0		14.7	16.2	14.07 A
	E	14.6	14.2	14.5		14.0	14.5	13.77 B
NFE	N	13.56 c	13.55	14.05 abc		13.85	14.85	14.10 A
	E	13.33 b	c	13.33 b		bc	a	13.80 A
			13.47 b		13.60 b	14.20 ab		

Medias seguidas por la misma letra minúscula, en la línea, o mayúscula, en la columna, no difieren estadísticamente por la prueba de duncan al 5%.

Fuente: Parentoni et al. 1995.

Con relación a los experimentos en invernadero, los resultados pueden ser apreciados en las Tablas 5 - 15. Se observa en la Tabla 5, que para temperatura de la hoja, transpiración y porosidad de raíces, los mayores valores fueron obtenidos en los tratamientos con mayor frecuencia de encharcamiento. Esto revela una cierta adaptación de los genotipos a este tipo de estrés, sobretodo relacionado a porosidad de raíces que es uno de los principales mecanismos de sobrevivencia de las plantas en condiciones de encharcamiento (JACKSON, 1994). La altura final de las plantas fue bastante afectada sobretodo por el encharcamiento directo, en tanto que el encharcamiento impuesto en el estado V14 y con frecuencia de 5 días resultó en un mejor crecimiento de las plantas (Tabla 5) . El análisis estadístico detectó una interacción significativa entre épocas y tipos de encharcamiento, en las variables: transpiración foliar y porosidad de raíces (Tablas 06 y 07).

Tabla 5 - Temperatura de la hoja, transpiración, porosidad de raíces y altura final de planta en los diversos tratamientos estudiados. Media de 3 repeticiones. Sete Lagoas, MG. Marzo 2000.

Tratamientos ¹	Temperatura de Hoja °C	Transpiración µg/cm ² /s	Porosidad de Raíces - %-	Altura de Planta - cm
01	35,78 ² A	11,27 AB	13,65 AB	55,75 D
02	35,35 AB	8,58 BC	8,29 BCD	157,50 AB
03	34,78 ABC	16,08 A	17,18 A	195,10 A
04	34,47 BCD	6,06 BC	6,82 CD	108,30 C
05	34,35 BCD	7,24 BC	4,36 D	152,60 B
06	34,07 CD	9,69 AB	9,21 BCD	182,90 AB
07	33,57 D	4,69 BC	6,38 CD	91,83 CD
08	31,67 E	4,45 BC	6,96 CD	179,3 AB
09	31,07 E	8,46 BC	10,53 BCD	183,3 AB
10	28,17 F	2,31 C	12,88 ABC	190,3 AB

01 - Encharcamiento Directo, V 6
 02 - Encharcamiento 3 en 3 días, V 10
 03 - Encharcamiento 5 en 5 días, V 14
 04 - Encharcamiento 5 en 5 días, V 6

06 - Encharcamiento 3 en 3 días, V 14
 07 - Encharcamiento 3 en 3 días, V 6
 08 - Encharcamiento Directo, V 14
 09 - Encharcamiento 5 en 5 días, V 10

05 - Encharcamiento Directo, V 10	10 - Irrigación Normal
-----------------------------------	------------------------

2Medias seguidas por la misma letra no difieren entre si, al nivel de 5% de probabilidad por la prueba LSD.
Fuente: Magalhães et al. (2000)

Tabla 6 - Transpiración foliar (mg/cm²/s) para diferentes tipos y épocas de encharcamiento. Media de 3 repeticiones. Sete Lagoas, MG, Marzo 2000.

Tipos de Encharcamiento	Épocas de Encharcamiento		
	V 6	V 10	V 14
Directo	11,27 ¹ A a	7,24 A ab	4,45 C b
3 en 3 días	4,69 B a	8,58 A a	9,69 B a
5 en 5 días	6,06 B b	8,45 A b	16,08 A a

1Medias seguidas por la misma letra mayúscula en la vertical y minúscula en la horizontal no difieren entre si al nivel de 5% de probabilidad por la prueba LSD.
Fuente: Magalhães et al. (2000)

Nótese que tanto para transpiración como porosidad, o encharcamiento directo impuesto en el estado V6 resultó en mayores valores en relación a los otros estados de crecimiento y tipos de encharcamiento. Ya en el V14, la transpiración y la porosidad de raíces fueron mayores con el encharcamiento impuesto en la frecuencia de 5 días (Tablas 06 y 07).

Tabla 7 - Porosidad de raíces (%), para diferentes tipos y épocas de encharcamiento. Media de 3 repeticiones. Sete Lagoas, MG. Marzo 2000.

Tipos de Encharcamiento	Épocas de Encharcamiento		
	V 6	V 10	V 14
Directo	13,65 A a	4,36 B b	6,95 B b
3 en 3 días	6,38 B b	8,29 AB ab	11,21 B a
5 en 5 días	6,82 B b	10,53 A b	17,18 A a

1Medias seguidas por la misma letra no difieren entre si al nivel de 5% de probabilidad por la prueba LSD.
Fuente: Magalhães et al. (2000)

Tabla 8 - Peso de granos al 13% humedad (g/planta) referente a combinación de diversos tratamientos. Sete Lagoas, MG. Marzo 2000.

Tratamientos	Peso de Granos g/planta
Saracura, Encharcamiento 5 en 5 días, V 14	102,7 ¹ A
Saracura, Encharcamiento 3 en 3 días, V 10	83,75 AB
Saracura, Encharcamiento 5 en 5 días, V 6	79,00 AB
BR 107, Encharcamiento 3 en 3 días, V 14	78,15 AB
Saracura, Irrigación Normal	74,55 AB
BR 107, Encharcamiento 5 en 5 días, V 10	71,52 AB
BR 107, Irrigación Normal	64,88 AB
Saracura, Encharcamiento 3 en 3 días, V 14	61,55 B
Saracura, Encharcamiento 5 en 5 días, V 10	53,50 BC
BR 107, Encharcamiento 3 en 3 días, V 14	46,33 BC
Saracura, Encharcamiento Directo, V 6	21,75 C
Saracura, Encharcamiento Directo, V 14	11,20 C
BR 107, Encharcamiento 3 en 3 días, V 14	10,15 C
Saracura, Encharcamiento 3 en 3 días, V 6	8,15 C
Saracura Encharcamiento Directo, V 10	2,25 C
BR 107, Encharcamiento Directo, V 10	0,32 C

1Medias seguidas por la misma letra no difieren entre si al nivel de 5% de probabilidad por la prueba LSD.
Fuente: Magalhães et al. (2000)

Con relación al peso de granos/planta (Tabla 8) nótese que muchos tratamientos fueron eliminados de la Tabla

debido a que no produjeron granos. Gran parte de las plantas estériles ocurrió en el BR 107. El compuesto Saracura, tolerante al encharcamiento superó al BR 107 en la mayoría de los tratamientos. El mayor peso de granos fue verificado con el saracura encharcado desde V14, con frecuencia de 5 días, en tanto que el encharcamiento directo en el BR 107, impuesto en el estado V10 resultó en un menor peso de granos (Tabla 8).

Tabla 9 - Medias de producción de granos de pólen (número de pólen/mm²), en las variedades BR 107 y Saracura sometidas a diferentes frecuencias de encharcamiento. Sete Lagoas, 2000.

*Tratamiento	Nº de Pólen/mm ²
BR 107 – normal	28,43 a
BR-107 – 3/3 – V10	24,70 a b
Saracura – 3/3 – V10	23,47 a b
BR 107 – 3/3 – V14	23,30 a b
Saracura – Normal	22,70 a b
BR 107 – 5/5 - V14	20,73 a b c
BR 107 – 5/5 – V10	18,38 a b c d
Saracura – 5/5 – V10	17,99 a b c d
Saracura – 5/5 – V14	17,54 a b c d
Saracura – 5/5 – V6	15,31 a b c d
Saracura – 3/3 – V14	13,86 a b c d
Saracura – 3/3 – V6	12,62 a b c d e
Saracura – Directo – V14	9,62 a b c d e
BR107 – Directo – V14	7,76 b c d e
Saracura – Directo – V6	6,76 c d e
BR 107 – 5/5 – V6	4,42 d e
BR 107 – Directo – V6	0,00 e
BR107 – 3/3 – V6	0,00 e
BR 107 – Directo - V10	0,00 e
Saracura – Directo – V10	0,00 e

*Tratamiento: Variedad - frecuencia de encharcamiento - estado de desarrollo.

Valores seguidos por la misma letra no difieren por la prueba de Duncan a 5% de probabilidad.

Fuente: Souza et al (2000)

Se verifica en la Tabla 9 que el encharcamiento directo, independiente del estado de desarrollo, causó efecto deletéreo sobre la producción de pólen. Plantas en estado de desarrollo V6 sometidas a encharcamiento directo o con intervalo de 3 en 3 días, fueron igualmente afectadas en la producción, y tamaño de pólen, sugiriendo que cuanto mas temprano las plantas fueren sometidas a este tipo de estrés, mayor será el efecto sobre la fertilidad de la planta, causando esterilidad masculina. La significancia de la interacción (estado de desarrollo x cultivar) demostró que para las características producción de pólen y tamaño de pólen, el cultivar BR 107, aunque no difiriese del cultivar Saracura, fue mas afectado en el estado V6 (datos no mostrados).

Para la característica tamaño de pólen (Tabla 10), hubo significancia de la interacción (frecuencia de encharcamiento x cultivar), siendo que en el cultivar Saracura el efecto del encharcamiento directo, o de 3 en 3 días, produjo igualmente pólen de tamaños reducidos. El menor tamaño de pólen fue verificado en el cultivar BR 107 bajo encharcamiento directo (datos no mostrados). Todavía para la característica tamaño de pólen, la significancia de la interacción (estado de desarrollo x frecuencia de encharcamiento) demostró que el cultivar BR 107 presentó tendencia de menores valores en los estados más nuevos, V6 y V10, bajo frecuencia de encharcamiento directo o de 3 en 3 días (datos no mostrados). La respuesta abortiva fue verificada en la formación de la mazorca en plantas de maíz sometidas a encharcamiento (Lejeune y Bernier, 1996). Se verificó en este estudio que plantas sometidas a frecuencia de encharcamiento directo o a intervalos cortos, tuvieron la fertilidad masculina afectada directamente a través de reducción en la producción y tamaño de granos de pólen. El encharcamiento directo, causó de manera general, esterilidad masculina con producción de pólen degenerado y anteras estériles.

No hubo influencia de los tratamientos sobre la actividad del alcohol deshidrogenasa en las raíces (Tabla 11), posiblemente esta característica deba ser evaluada en la fase inicial de imposición de las diferentes frecuencias de encharcamiento y no en el florecimiento. El aumento en la actividad de esta enzima ha sido observado en raíces de plántulas de maíz sometidas a encharcamiento (Kato et al., 1999).

Tabla 10 - Medias de tamaño de pólen (µm) en las variedades BR 107 y Saracura sometidas a diferentes frecuencias de encharcamiento. Sete Lagoas, MG 2000.

Tratamiento	Tamaño de Pólen (μm)
BR 107 - 3/3 - V14	90,35 a
Saracura - 5/5 - V6	79,29 a
BR 107 - 5/5 - V14	78,64 a
Saracura - Normal	74,28 a
Saracura - 5/5 - V14	71,21 a b
BR 107 - 5/5 - V10	21,12 a b
Saracura - 5/5 - V10	71,10 a b
BR 107 - Normal	68,80 a b
BR 107 - 3/3 - V10	68,00 a b
Saracura - Directo - V14	65,45 a b
Saracura - 3/3 - V10	65,32 a b
BR 107 - Directo - V14	51,76 a b c
Saracura - 3/3 - V14	35,15 b c d
Saracura - Directo - V6	27,15 c d
BR 107 - 5/5 - V6	24,95 c d
Saracura - 3/3 - V6	0,03 d
BR 107 - Directo - V6	0,0 d
BR 107 - 3/3 - V6	0,0 d
BR 107 - Directo - V10	0,0 d
Saracura - Directo - V 14	0,0 d

*Tratamiento: Variedad - frecuencia de encharcamiento - estado de desarrollo.

Valores seguidos por la misma letra no difieren por la prueba de Duncan a 5% de probabilidad.

Fuente: Souza et al (2000)

Tabla 11 - Medias de actividad de alcohol deshidrogenasa ($A_{340} \text{ min}^{-1} \text{mg PF}^{-1}$) en las variedades BR 107 y Saracura sometidas a diferentes frecuencias de encharcamiento. Sete Lagoas, MG 2000.

Tratamiento	Actividad de alcohol deshidrogenasa ($A_{340} \text{ min}^{-1} \text{mg PF}^{-1}$)
Saracura - 5/5 - V10	0,0447 a
BR 107 - Directo - V14	0,0277 a
BR 107 - Directo - V6	0,0262 a
Saracura - Directo - V10	0,0238 a
BR 107 - 5/5 - V6	0,0236 a
Saracura - 3/3 - V6	0,0226 a
Saracura - 3/3 - V14	0,0201 a
Saracura - 3/3 - V10	0,0178 a
BR 107 - 5/5 - V10	0,0164 a
BR 107 - 3/3 - V10	0,0162 a
BR 107 - 3/3 - V14	0,0160 a
BR 107 - 3/3 - V6	0,0159 a
BR 107 - Normal	0,0154 a
Saracura - 5/5 - V6	0,0146 a
Saracura - Directo - V14	0,0145 a
Saracura - Normal	0,0135 a
BR 107 - Directo - V10	0,0119 a
Saracura - Directo - V6	0,0104 a
BR 107 - 5/5 - V14	0,0092 a
Saracura - 5/5 - V14	0,0085 a

*Tratamiento: Variedad - frecuencia de encharcamiento - estado de desarrollo.

Valores seguidos por la misma letra no difieren por la prueba de Duncan a 5% de probabilidad.

Fuente: Souza et al. (2000)

En el año agrícola 2000/2001 fue repetido el ensayo de invernadero, siendo que no hubo efecto de la interacción genotipo x encharcamiento. El Saracura además de desarrollarse más que el BR 107 (Tabla 12) presentó todavía una menor resistencia estomática (Tabla 13); lo que puede llevar este genotipo a fijar más CO₂ atmosférico, fotosintetizando así tasas más altas. Con relación a la frecuencia y épocas de encharcamiento, los tratamientos más espaciados e impuestos en un estado más avanzado del cultivo de maíz propiciaron mejores resultados para la mayoría de las variables (Tablas 14 y 15). No fue detectada la actividad de alcohol deshidrogenasa en las raíces de las plantas encharcadas en V₆, de 3 en 3 días (Tabla 14). El encharcamiento, también para el Saracura, que es una variedad tolerante, puede representar un estrés severo, dependiendo de la intensidad y de la frecuencia con que es aplicado (Magalhães et al. 2000). El encharcamiento puede afectar varias características de crecimiento de la planta, inclusive la producción de granos.

Tabla 12 - Medias de porosidad de raíces, alcohol deshidrogenasa, altura de planta y diámetro del tallo para cinco tipos de encharcamiento en dos genotipos de maíz. Sete Lagoas, MG. 2001.

Genotipos	Porosidad de raíces (%)	Alcohol deshidrogenasa (A ₃₄₀ min ⁻¹ g ⁻¹ PF)	Altura (m)	Diámetro (cm)
Saracura	9,10¹ A	0,0753 A	1,69 A	1,29 A
BR 107	8,37 A	0,0716 A	1,48 B	1,22 A
CV (%)	52,93	41,48	24,42	15,57

1Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Duncan.

Fuente: Magalhães et al. (2001)

Tabla 13 - Medias de temperatura de hoja, humedad relativa, resistencia estomática y transpiración para cinco tipos de encharcamiento en dos genotipos de maíz. Sete Lagoas, MG. 2001.

Genotipos	Temperatura (°C)	Humedad relativa (%)	Resistencia estomática (s mm ⁻¹)	Transpiración (mg m ⁻² s ⁻¹)
Saracura	27,27¹ A	44,01 A	50,34 A	20,42 A
BR 107	27,36 A	44,19 A	70,96 B	20,04 A
CV (%)	2,85	9,64	73,19	63,84

1Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Duncan.

Fuente: Magalhães et al. (2001)

Tabla 14 - Medias de porosidad de raíces, alcohol deshidrogenasa, altura de planta y diámetro de tallo de dos genotipos de maíz cultivados bajo encharcamiento en diferentes épocas. Sete Lagoas, MG. 2001.

Tipos de irrigación	Porosidad de raíces (%)	Alcohol deshidrogenasa (A ₃₄₀ min ⁻¹ g ⁻¹ PF)	Altura de planta (m)	Diámetro de tallo (cm)
Encharc. V₆ 3 en 3 días	4,97¹ C	--	0,89 C	1,08 B
Encharc. V₆ 10 en 10 días	7,75 BC	0,1379 A	1,56 B	1,15 B
Encharc. V₁₀ 3 en 3 días	4,19 C	0,0415 B	1,68 AB	1,40 A
Encharc. V₁₀ 10 /10 días	16,02 A	0,0784 AB	1,85 AB	1,28 AB
Irrigación normal	10,74 B	0,0360 B	1,95 A	1,37 A

1Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Duncan.

Fuente: Magalhães et al. (2001)

Tabla 15 - Medias de temperatura de hoja, humedad relativa, resistencia estomática y transpiración de dos genotipos de maíz cultivados bajo encharcamiento en diferentes épocas. Sete Lagoas, MG. 2001.

Tipos de irrigação	Temperatura (°C)	Umedad relativa (%)	Resistência estomática (s mm ⁻¹)	Transpiração (mg m ⁻² s ⁻¹)
Encharc. V ₆ 3 em 3 dias	28,24 ¹ A	39,36 B	60,98 A	10,55 B
Encharc. V ₆ 6 em 6 dias	28,89 A	40,03 B	60,23 A	20,59 AB
Encharc. V ₁₀ 3 em 3 dias	27,91 AB	41,55 B	90,37 A	10,41 B
Encharc. V ₁₀ 6 em 6 dias	27,03 B	49,17 A	60,71 A	20,42 AB
Irrigação normal	24,45 C	50,38 A	30,96 A	30,18 A

1Medias seguidas por la misma letra en la columna no difieren entre si, al nivel de 5% de probabilidad por la prueba de Duncan.

Fuente: Magalhães et al. (2001)

Los trabajos iniciales realizados en la UFLA demostraron que el maíz Saracura es bastante tolerante a la inundación sobre todo cuando se compara con una variedad susceptible como la BR 107 (Figura 1).

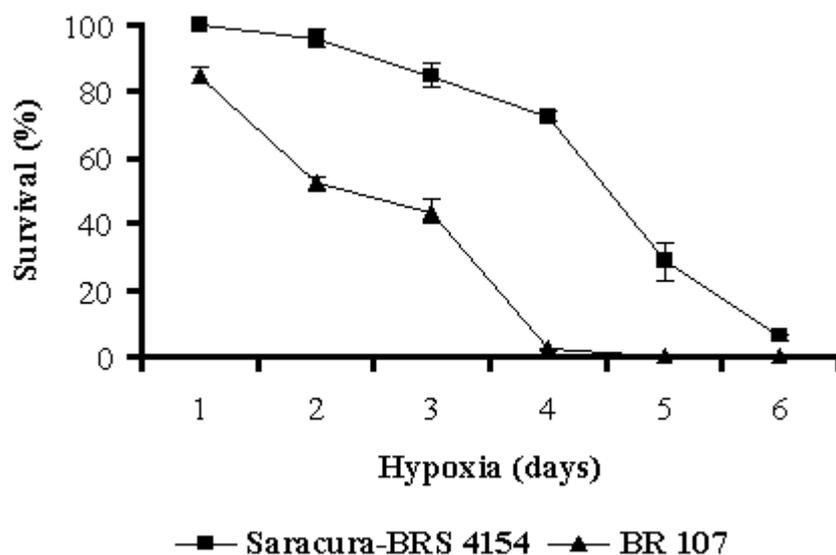


Figura 1 Sobrevivencia de plantas de maíz sometidas a condiciones de deficiencia de O₂.

Fuente: Vitorino et al. (2001).

El efecto del calcio en la sobrevivencia de plántulas de maíz sometidas a deficiencia de oxígeno en el medio fue verificada por nuestros colaboradores de la Universidad Federal de Lavras. En la Figura 2 se puede notar que la producción de materia seca de las plantas aumentó con el incremento de las dosis de CaCl₂ hasta la concentración de 0,51% y a partir de ahí hubo una tendencia de estabilización hasta la dosis de 1%.

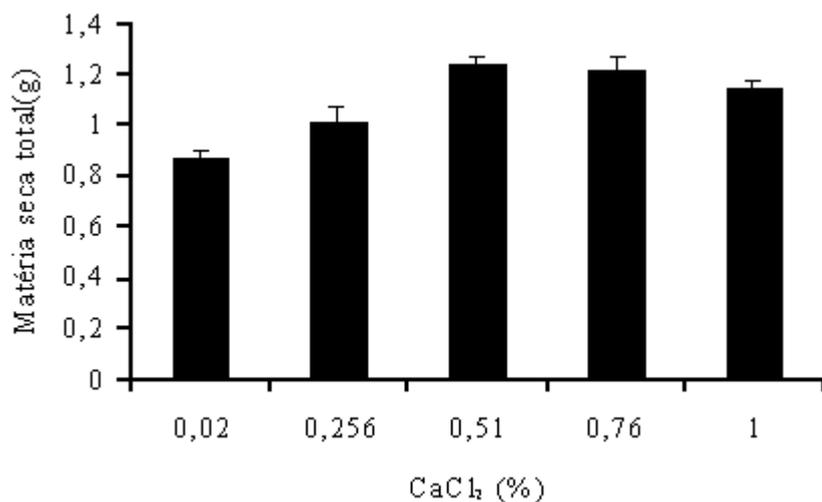


Figura 2 - Valores medios de producción de materia seca de plantas de maíz Saracura bajo deficiencia de oxígeno,

en función de diferentes dosis de CaCl₂. Lavras - MG, UFLA. 1999.
 Fuente: Vitorino, (1999)

El calcio también prolongó la sobrevivencia de las variedades de maíz BRS 4154 (Saracura) y BR 107, respectivamente tolerante y sensible al encharcamiento (Figuras 3 y 4). En el caso de Saracura el calcio contribuyó para la plena sobrevivencia de las plantas hasta el cuarto día (Figura 3), a partir de ahí, la sobrevivencia cayó lentamente hasta el sexto día, alcanzando el nivel de 65%.

En ausencia de ese elemento la sobrevivencia cayó lentamente hasta el cuarto día de encharcamiento, cuando entonces, cayó abruptamente, alcanzando al final del experimento, la pequeña tasa de 6%. La sobrevivencia de las plantas de BR 107 en presencia de calcio cayó lentamente durante todo el período experimental, llegando a 32% (Figura 4). Por otro lado, en ausencia del elemento, desde el primer día de hipoxia se observó una baja en la sobrevivencia de las plantas y, en el cuarto día, todas las plantas de BR 107 estaban muertas, mientras que en este mismo periodo, la sobrevivencia de esta variedad en presencia de calcio fue de 65%.

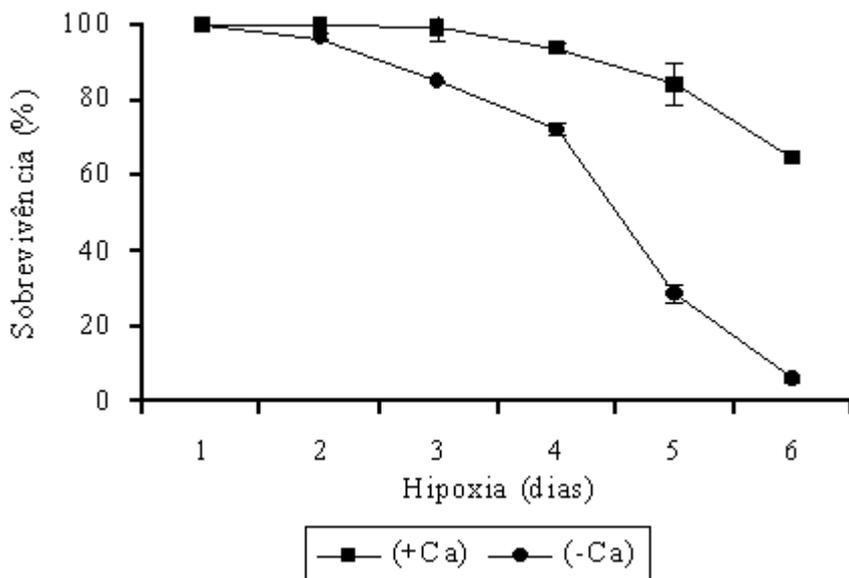


Figura 3. Sobrevivencia de plantas de maíz variedad Saracura en presencia y ausencia de calcio en función del tiempo de deficiencia de oxígeno. Lavras, MG, UFLA, 1999.
 Fuente: Vitorino, (1999)

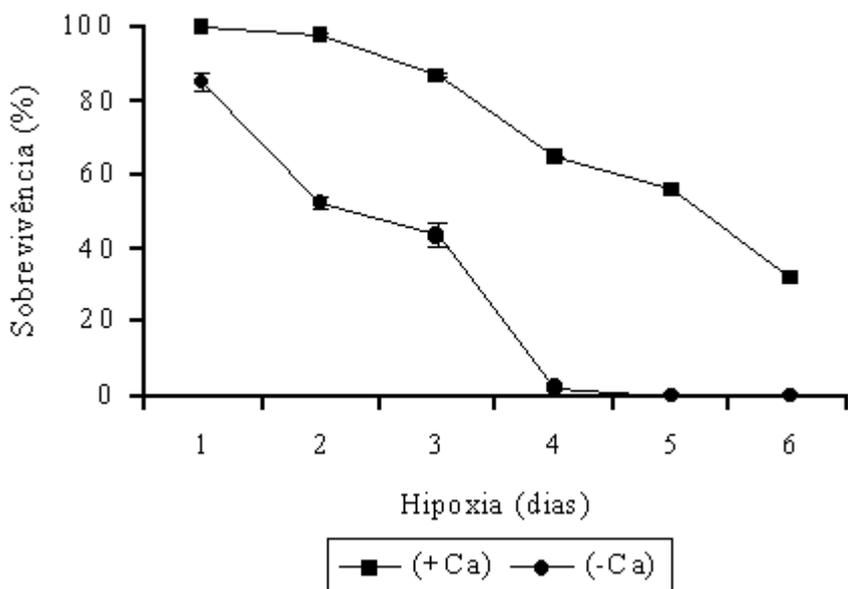


Figura 4. Sobrevivencia de plantas de maíz de la variedad BR 107, en presencia y ausencia de calcio, en función del tiempo de deficiencia de oxígeno. Lavras, MG, UFLA, 1999.
 Fuente: Vitorino, (1999)

LITERATURA CITADA

- Cobb BG, Drew MC, Andrews DL, Johnson J, MacAlpine DM (1995) *Hortscience* 30:1160-1163.
- Crawford RMM (1977) Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germinating seeds. *New Phytol.* 79:511-517
- Dantas, B. F.; Aragão, C.A.; Alves, J. D. (2001). Calcio e o desenvolvimento de aerênquimas e actividade de celulase em plântulas de milho submetidas a hipoxia. 2001, *Scientia Agrícola*, v.58, n. 2, p. 251-257.
- Drew MC, Jackson MB, Giffard S (1979) Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147:83-88
- Freeling M, Bennett DC (1985) Maize Adh1. *Annu Ver Genet* 19:297-323
- Freeling M, Schwartz D (1973) *Biochem Genet* 8: 27
- Grineva GM, Bragien la TV (1993) Formation of adaptations to flooding in corn: structural and functional parameters. *Plant Physiology* 40:583-587
- He C-J, Drew MC, Morgan PW (1994) Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia or nitrogen starvation. *Plant Physiol* 105:861-865
- Jackson MB, Drew MC (1984) Effect of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In *Flooding and Plant Growth* Ed. TT Kozlowski. Pp 47-128. Academic Press, London, UK.
- Jackson MB (1994) Root-to-shoot communication in flooded plants: involvement of abscisic acid, ethylene, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Agron J* 86:775-782
- Jensen CR, Luxmoore RJ, Van Gundy SD, Stolzy (1969) Root air space measurement by a pycnometer method. *Agronomy Journal* 61:474-475
- Kato, N.H.; Kori, T.; Saito, H. Effects of flooding and anoxia on activities of alcohol dehydrogenase in maize seedlings. *Environment Control in Biology*, v.37, p.211-217, 1999
- Khosravi GR, Anderson, IC (1990) Pre-emergence flooding and nitrogen atmosphere effects on germinating corn inbreds. *Agron J* 82: 495-499
- Lejeune, P.; Bernier, G. Effect of environment on the early steps of ear initiation in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Environment*, Oxford v.19 p.217-224, 1996
- Liu-XZ, Wang-ZL, Gal-YZ (1991) The relationship between alcohol dehydrogenase activity and flooding tolerance in maize roots under waterlogging stress. *Jiangsu-Journal-of-Agricultural-Sciences* 7:1-7
- Liu-XZ, Wang-ZL, Gal-YZ (1993) Relationship between malic metabolism and flooding tolerance in maize roots under waterlogging stress. *Plant-Physiology-Communications* 29:413-415
- Moldau H (1973) Effects of various water regimes on stomatal conductances of bean varieties. *Photosynthetica* 7:1-7
- Magalhães, P. C.; Durães, F. O M.; Andrade, C. de L.T.; Oliveira, A. C. de; Gama, E. E. G. Adaptação do milho a diferentes condições de encharcamento. In: XXIII CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 2000, Uberlândia, MG. Anais, p. 81.
- Magalhães, P. C.; Durães, F. O M.; Andrade, C. de L.T.; Oliveira, A. C. de; Souza, I. R. O., Gama, E. E. G. Adaptação do milho a diferentes condições de encharcamento. In: VII CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 2001, Ilhéus, BA. Anais, p. 8.
- Olson-DC, Oetiker-JH, Yang-SF (1995) Analysis of LE-ACS3, a i-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene expressed during flooding in the roots of tomato plants. *Journal of Biological Chemistry* 270:14056-14061
- Parentoni, S.N.; Gama, E.E.G.; Magnavaca, R.; Magalhães, P.C. Selection for tolerance to waterlogging in maize (*Zea mays* L.) p. 434-449. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ESTRÉSSE AMBIENTAL, 1.1992, Belo Horizonte, MG. O Milho em Perspectiva. Anais. Sete Lagoas: Embrapa/CNPMS. México: CIMMYT/UNDP, 1995. 44p.
- Porto MP (1993) Método de seleção de plantas de milho (*Zea mays* L.) para tolerância ao encharcamento. Pelotas: Embrapa-CPAT, 6 p. (Embrapa-CPACT). Pesquisa em Andamento n. 4.
- Purcino, R. P. Efeito fisiológico do calcio na germinação e crescimento inicial de plântulas de milho BRS-4154 "Saracura" e sua relação com o aumento da tolerância ao alagamento. Universidade Federal de Lavras, UFLA, 2001. (Tese de mestrado).
- Roberts JKM, Callis J, Wemmer D, Walbot V, Jardetzky O (1984) Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. *Proc Natl Acad Sci USA* 81:3379-3383
- Roberts JKM, Chang K, Webster C, Callis J, Walbot V (1989) Dependence of ethanolic fermentation, cytoplasmic pH regulation, and viability on the activity of alcohol dehydrogenase in hypoxic maize root tips. *Plant Physiol* 89: 1275-1278
- Russel DA, Wong DML, Sachs MM (1990) The anaerobic response of soybean. *Plant Physiol* 92:401-407
- Sachs MM, Subbaiah CC, Saab IN (19 Russell DA, Wong DML, Sachs MM (1990) The anaerobic response of soybean. *Plant Physiol* 92:401-407
- Saab IN, Sachs MM (1996b) A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiol* (1996) 112:385-391
- Souza, I. R. P.; Magalhães, P. C.; Meyer, L. E.; Pires, N. de M.; Andrade, C. de L.T. Alterações morfo-fisiológicas no grão de polén e actividade da álcool desidrogenase em milho sob diferentes frequências de encharcamento. In: XXIII CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 2000, Uberlândia, MG. Anais, p. 142.
- Vantoai TT, Saglio P, Ricard B, Pradet A (1995) Developmental regulation of anoxic stress atolerance in maize. *Plant, Cell and Environment* 18:937-942
- VanToai TT (1993) Field performance of abscisic acid induced flood-tolerant corn. *Crop Science* 33:344-346
- Vitorino, P. F. P. G. Caracterização da tolerância da variedade de milho Saracura - BR 154 a hipoxia, efeito do

cálcio e modificações de parede celular. Universidade Federal de Lavras, UFLA, 1999. (Tese de mestrado).

Vitorino, P. F. P. G, Alves, J. D., Magalhães, P. C., Magalhães, M, M, Lima, L. C. O , e Oliveira, L. E. M. Flooding tolerance and cell wall alterations in maize mesocotyl during hypoxia. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, v.36, n.8, p. 1027-1035, 2001.

Wenkert W, Fausey NR and Watters HD (1981) Flooding reponses in *Zea mays* L. *Plant and Soil* 62, 351-366