



Agrociencia

ISSN: 1405-3195

agrocien@colpos.mx

Colegio de Postgraduados

México

Vidal Martínez, Víctor A.; Clegg, Max D.; Johnson, Blaine E.; Osuna García, Jorge A.; Coutiño Estrada, Bulmaro

Phenotypic plasticity and pollen production components in maize

Agrociencia, vol. 38, núm. 3, mayo-junio, 2004, pp. 273-284

Colegio de Postgraduados

Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30238302>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

PHENOTYPIC PLASTICITY AND POLLEN PRODUCTION COMPONENTS IN MAIZE

PLASTICIDAD FENOTÍPICA Y COMPONENTES DE LA PRODUCCIÓN DE POLEN EN MAÍZ

Víctor A. Vidal-Martínez¹, Max D. Clegg², Blaine E. Johnson³, Jorge A. Osuna-García¹, and Bulmaro Coutiño-Estrada⁴

¹Campo Experimental Santiago Ixcuintla-INIFAP. Apartado Postal 100. 63300, Santiago Ixcuintla, Nayarit. (vavidalm@tepic.megared.net.mx). ²Department of Agronomy, University of Nebraska, Lincoln, NE 68583-0817. (mclegg@unlnotes.unl.edu). ³B. E. Johnson. P. O. Pioneer Hi-Bred Int., Inc., P. O. Box 1004 Johnston, IA. 50131, (Formerly Department of Agronomy, University of Nebraska). ⁴Campo Experimental Centro de Chiapas-INIFAP. Apartado Postal No. 1. Ocozacoautla, Chiapas.

ABSTRACT

Plant breeding and hybrid seed production of maize require good parent lines; however, little attention has been given to pollen production and relationships among its components. The objectives of this study were: to identify presence of phenotypic plasticity on pollen traits, their contribution to total pollen production, and the relationships among them. During 1994, in the summer nursery, the four parent lines: 93Nex306, LN9638, WF9, and Hex301 were evaluated and increased for their use next seasons. Direct and reciprocal F_1 single crosses between early lines (WF9×Hex301, Hex301×WF9) and late lines (LN9638×93Nex306, 93Nex306×LN9638) were also made. The F_2 generation was obtained by selfing F_1 single crosses during the winter season in a greenhouse. Thus, in 1995 twelve genotypes: four parental lines, four F_1 single crosses, including the reciprocals, and four F_2 generations from the single crosses were evaluated. They were evaluated using a split-plot arrangement of treatments in a randomized blocks design with four replications, where planting dates were the whole plots, and genotypes the subplots. Measurements were made on tassel length, branch number, main spike size, branch size, main spike flowers, flowers per branch, anther size, total male flowers, pollen size, shedding period and pollen production. Phenotypic relationships and identification of morphological traits as pollen production components were estimated using principal component analysis and Gabriel's plots. The first two principal components (PC) explained 70% of variation. Cumulative proportions of phenotypic variability ranged from 14% in PC1 to 54% in PC2. Proportion of variation by PC showed that total male flowers, flowers per branch, main spike flowers and branch number were the best morphological traits for predicting pollen yield. Lack of constancy of PC scores, different magnitude of variation and degree of associations among traits in parents, indicated presence of phenotypic plasticity, since the expression of these traits changed over years. Year differences and genotypic variation of tassel morphological traits indicated that these traits rely on both phenotypic plasticity and genetic variation.

RESUMEN

El mejoramiento genético de las plantas y la producción de semilla de híbridos de maíz requieren buenas líneas progenitoras; sin embargo, se ha prestado poca atención a la producción de polen y a las relaciones entre sus componentes. Los objetivos de este estudio fueron: identificar la presencia de plasticidad fenotípica en los caracteres del polen, su contribución a la producción total de polen, y las relaciones entre éstos. Durante 1994, en el vivero de verano, las cuatro líneas progenitoras, 93Nex306, LN9638, WF9, y Hex301, fueron evaluadas y mejoradas para su utilización en las siguientes estaciones. Se hicieron también cruza simples F_1 directas y recíprocas entre líneas precoces (WF9×Hex301, Hex301×WF9) y tardías (LN9638×93Nex306, 93Nex306×LN9638). La generación F_2 se obtuvo mediante autofecundaciones simples de la F_1 realizadas durante el invierno en un invernadero. Así, en 1995 se evaluaron doce genotipos: cuatro líneas progenitoras, cuatro cruza simples F_1 , incluyendo las recíprocas, y las cuatro generaciones F_2 de las cruza simples. Los genotipos se evaluaron en un diseño experimental de bloques al azar con un arreglo de tratamientos de parcelas divididas con cuatro repeticiones, en el que las fechas de plantación fueron las parcelas y los genotipos las subparcelas. Se midió longitud de la espiga, número de ramas, tamaño de la rama principal, tamaño de la rama, flores en rama principal, flores por rama, tamaño de la antera, total de flores masculinas, tamaño del polen, duración de la antesis y la producción de polen. Las relaciones fenotípicas y la identificación de los caracteres morfológicos como componentes de la producción de polen se estimaron mediante el análisis de componentes principales y a través de gráficas de Gabriel. Las dos primeras componentes principales (CP) explicaron 70% de la variación. Las proporciones acumulativas de variabilidad fenotípica fueron de 14% en CP1 hasta 54% en CP2. La proporción explicada por cada CP mostró que el total de flores masculinas, flores por rama, rama principal y número de ramas fueron los mejores caracteres morfológicos para predecir la producción de polen. La inconsistencia de los puntajes de las CP, la diferente magnitud de variación y el grado de asociación entre los caracteres en los progenitores, indicaron la presencia de plasticidad fenotípica al producirse cambios en la expresión de estas variables a través de los años. Las diferencias entre años, y la variación genotípica en los caracteres morfológicos

Key words: *Zea mays* L., breeding, phenotypic plasticity, pollen yield components, seed production.

INTRODUCTION

The reproductive success of pollen is a trait of great biological significance, affecting the genetic structure of plant populations and having important agronomic implications in the reproductive biology of crops (Sari-Gorla *et al.*, 1995). Changes and relationships between inherent physiological, biochemical and morphological characteristics provide an approach to identify traits associated with grain yield and make selection more accurate and reliable (Sherrard *et al.*, 1984; Wilson, 1984).

Morphological characters and grain yield components are determined sequentially during plant development. They are quantitative and polygenic traits (Ledent, 1984). Generally, morphological components of grain yield are genetically correlated with grain yield and have high heritability (Gallais, 1984).

Modifications of morphological characteristics (e.g., size and number of sink organs) and developmental characteristics (e.g., duration of the silking-filling period) appear to have contributed more to increase the yield potential in maize (*Zea mays* L.) than have improvements of basic physiological processes such as photosynthesis and respiration (Miedema, 1984). This author also acknowledged that screening for separate physiological characteristics is laborious and usually the data have no clear relationship to economic grain yield.

Most research for improvement of maize has focused on grain yield-ear traits because of its agronomic importance. Few studies in maize have targeted tassel traits and variation in pollen production and pollen production components, with the exception of studies concerning the use of male sterility in plant breeding programs (Garnier *et al.*, 1993) and germplasm enhancement (Sánchez *et al.*, 1993).

During progress of inbred lines tassels show lower development, lower amount of pollen produced and also male sterility, because of inbreeding effects which gives differences in pollen competitive ability between inbred lines (Sari-Gorla *et al.*, 1975), and between F_1 hybrids (Pfahler, 1967). Selection pressure, high levels of inbreeding, and genetic background can have harmful effects on both male and female reproductive traits in maize. Pollen production is hypothesized to be a problem under breeding-nursery as well as in seed production conditions (Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). Since maize breeders are mainly concerned with combining ability (Vidal-Martínez *et al.*, 2001a) and grain yield is based upon the female structures, very few observations on maize tassel and on variation in pollen production have

de la espiga, indicaron que éstos dependen tanto de la plasticidad fenotípica como de la variación genética.

Palabras clave: *Zea mays* L., mejoramiento genético, plasticidad fenotípica, componentes de la producción de polen, producción de semilla.

INTRODUCCIÓN

El éxito reproductivo del polen es un carácter de gran relevancia biológica, puesto que afecta la estructura genética de las poblaciones de las plantas y tiene consecuencias agronómicas importantes en la biología reproductiva de los cultivos (Sari-Gloria *et al.*, 1995). Los cambios y las relaciones entre las características fisiológicas, bioquímicas y morfológicas inherentes, sugieren enfoques para identificar caracteres asociados al rendimiento de grano, y lograr que la selección sea más precisa y confiable (Sherrard *et al.*, 1984; Wilson, 1984).

Los caracteres morfológicos y los componentes de la producción de grano son determinados secuencialmente durante el desarrollo de la planta. Éstos son cuantitativos y poligénicos (Ledent, 1984). En general, los componentes morfológicos de la producción de grano están correlacionados genéticamente con la producción de grano y tienen una alta heredabilidad (Gallais, 1984).

Las modificaciones de las características morfológicas (e.g., tamaño y número de órganos de demanda) y características de desarrollo (e.g., periodo de exposición de estigmas-llenado de grano) parecen haber contribuido a incrementar el potencial de rendimiento del maíz (*Zea mays* L.) en mayor medida que las mejoras en los procesos fisiológicos básicos, tales como la fotosíntesis y la respiración (Miedema, 1984). Este autor reconoció también que la exploración de las características fisiológicas por separado es laboriosa, además de que usualmente los datos no tienen una relación clara con el rendimiento económico del grano.

La mayor parte de las investigaciones enfocadas al mejoramiento del maíz se ha centrado en los caracteres producción-mazorca del grano debido a su importancia agronómica. Pocos estudios sobre maíz han tenido como objetivo los caracteres de la espiga, así como a la variación de la producción de polen y de sus componentes, a excepción de aquellos concernientes al empleo de la esterilidad masculina en programas de producción de plantas (Garnier *et al.*, 1993) y de mejoramiento del germoplasma (Sánchez *et al.*, 1993).

Durante el avance de las líneas endogámicas, las espigas muestran menor desarrollo, menor cantidad de polen producido, así como esterilidad masculina, debido a los efectos endogámicos, lo que genera diferencias en la aptitud competitiva del polen entre esas líneas (Sari-Gorla

been focused, specially in hybrid seed production programs. Parental inbred lines developing and selection should be multitrait (Garnier *et al.*, 1993) in both parents: the one to produce the seed (female), and the pollen producer (male).

Development of inbred lines for potential use as parent seed stocks for stable, high-performance hybrids should be a major objective of maize breeding and seed production programs. After choosing appropriate breeding methods and germplasm, decisions must be made on which traits to emphasize in developing female and/or male lines (Hallauer, 1990).

The objectives of this study were to determine the importance of several traits contributing to pollen production, and to identify the magnitude of phenotypic plasticity on pollen traits and their relationships.

MATERIALS AND METHODS

Four inbred lines were used in this study. Two late maturing lines considered good pollen producers were 93Nex306 and LN9638. These lines were developed in the Nebraska program from an exotic composite with 50% tropical germplasm. Two early maturing Corn Belt lines considered poor pollen producers were Hex301 and WF9. Hex301 is an experimental commercial line (Hoegemeyer Hybrids) that has LH38 as one parent. LH is a poor pollen shedding line as is Hex301. WF9 was derived from the open-pollinated Reid Yellow dent (Indiana Station strain) and it also is a poor shedding line. Germplasm was obtained from the Maize Breeding Program, Department of Agronomy, University of Nebraska, Lincoln, NE. During 1994, in the summer nursery, the four parent lines were evaluated and increased for their use in the next seasons. Reciprocal F_1 single crosses between early lines (WF9×Hex301, Hex301×WF9) and late lines (LN9638×93Nex306, 93Nex306×LN9638) were also made. The F_2 generation was obtained by selfing F_1 single crosses during the winter season in a greenhouse. Thus, in 1995 twelve genotypes were evaluated: four parental lines, four F_1 single crosses, including the reciprocals, and four F_2 generations from the single crosses.

The experiments were planted at Lincoln, NE, on a silty clay loam soil, classified as a fine silty, mixed, mesic Cumulic Haplaquoll. Planting date was considered as source of environmental variation. During 1994 sowing dates 25 April and 18 May 1994 were normal. But 1995 sowing dates 25 May and 5 June were much later than normal because of excessive rain (100 mm) during the normal planting period.

The genotypes were evaluated using a split-plot arrangement of treatments in a randomized block design with planting dates as whole plots, and genotypes as subplots. Four replications were planted. Two row plots, 5 m long and spaced 0.76 m wide, defined the sub plot unit (7.6 m²). Plots were planted using a four-row cone planter, with a cable trip system. Plots were overseeded and then thinned to a population of 63 000 plants ha⁻¹ at the 4- to 6-leaf stages. Nitrogen fertilizer was applied preplant (171 kg N ha⁻¹). A pre-plant application of broad spectrum herbicide mixture (atrazine 1.2 kg ai ha⁻¹, cyanazine

et al., 1975) y entre los híbridos F_1 (Pfahler, 1967). La presión de selección, los altos niveles de endogamia y los antecedentes genéticos pueden tener efectos nocivos en los caracteres reproductivos masculinos y femeninos del maíz. La producción de polen parece ser problemática bajo la reproducción en vivero, así como en condiciones de producción de semilla (Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). Dado que los mejoradores de maíz se interesan principalmente en la aptitud combinatoria (Vidal-Martínez *et al.*, 2001a) y a que la producción de grano depende de las estructuras florales femeninas, se han realizado pocas observaciones sobre la espiga del maíz y la variación en la producción de polen, sobre todo en programas destinados a la producción de semilla híbrida. El desarrollo y selección de líneas endogámicas progenitoras debería incluir varias características (Garnier *et al.*, 1993) en ambos progenitores: para producir semilla (hembra) y polen (macho).

El desarrollo de líneas autóгамas para su uso potencial como reservas parentales de semilla para híbridos estables de alto rendimiento debería ser un objetivo principal en los programas de mejoramiento de maíz y producción de semillas. Una vez seleccionado el germoplasma y los métodos de reproducción apropiados, se debe decidir qué caracteres van a enfatizarse al desarrollar líneas femeninas o masculinas (Hallauer, 1990).

Los objetivos de este estudio fueron determinar la importancia de varios de los caracteres que contribuyen a la producción de polen, e identificar la magnitud de la plasticidad fenotípica en los caracteres del polen y sus relaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este estudio se emplearon cuatro líneas autóгамas. LN9638 y 93Nex306 son dos líneas de maduración tardía consideradas buenas productoras de polen. Éstas fueron desarrolladas en el programa Nebraska a partir de un compuesto exótico con 50% de germoplasma tropical. Hex301 y WF9 son dos líneas precoces de la faja maicera de los EE.UU. consideradas productoras pobres de polen. Hex301 es una línea comercial experimental (Hoegemeyer Hybrids) que tiene a LH38 como uno de sus progenitores. Al igual que Hex301, LH es una línea con baja liberación de polen. WF9 se obtuvo de la línea de polinización libre Reid Yellow dent (cepa de la estación de Indiana) que también es una línea de baja liberación. El germoplasma provino del Programa de Mejoramiento de Maíz del Departamento de Agronomía de la Universidad de Nebraska, Lincoln, NE. Durante 1994, en el vivero del verano, las cuatro líneas progenitoras fueron evaluadas e incrementadas para su utilización en los siguientes ciclos. Se hicieron también cruza recíprocas simples F_1 entre las líneas tempranas (WF9×Hex301, Hex301×WF9) y las tardías (LN9638×93Nex306, 93Nex306×LN9638). La generación F_2 se obtuvo mediante autofecundaciones de F_1 realizadas durante el invierno en un invernadero. Así, en 1995 se evaluaron doce genotipos: cuatro líneas

2.5 kg ai ha⁻¹, and alachlor 5 kg ai ha⁻¹), cultivation, and hand weeding as needed, assured weed control.

Morphological and reproductive tassel components were determined for each genotype. Tassel length (TL) and branch size (BS), total male flowers per plant (TMF), flowers per branch (FB), main spike flowers (MSF) and branch number (BN) were considered as pollen production components. Pollen production was determined by the bagging method, where tassels were bagged just as the first anthers became visible. Pollen was collected from 8:00 to 10:00 a.m. and a new bag replaced the previous one, each day, until pollen shed was complete (6 to 12 d). Anthers and insects were removed by sieving the collected pollen through a #35 U.S. standard testing sieve (500 µm opening). The pollen was dried under normal day-temperatures and favorable atmospheric-shedding conditions, since fresh maize pollen has, at the collecting time, a water content between 50 to 65% and dries out rapidly with low relative humidity (Goss, 1968). Then, dried pollen with moisture content lower than 10% was weighed to obtain the daily and total production of pollen during anthesis.

Two tassels, visually selected by comparing anthesis development in unbagged plant-tassels per plot, were used for estimating pollen production components. The amount of pollen produced by a maize plant will depend upon the number of staminate flowers per plant and the amount of pollen per anther (Goss, 1968). Therefore, plants had different amounts of collected pollen throughout the whole pollen shedding period. To determine pollen and anther size, anthers were collected and placed in small vials containing a killing and preservative (fixative) solution (Farmer liquid: ethanol, acetic acid 3:1). Six anthers were randomly selected from each vial and, after measuring length, they were placed onto an 80×100-mm slide. By cutting anthers tips and squeezing them, the pollen was forced out of the anthers and, immediately, 1 to 2 drops of iodine-potassium iodide (I₂ KI solution) was used to stain the pollen (Brooks and Brooks, 1967; Kato-Yamakake, personal communication⁵). Pollen grain diameters were measured on 24 pollen grains per shed per day, for each genotype, during the shedding period. This resulted in a total of 48 to 120 pollen grains depending on genotype and the sampling period (2 to 5 d). Measurements were made using an electron microscope, and an imaging scanning (Image Scion 1.5.1) computer video program. Shed duration (d) was determined by a direct method (a visual and percent calculation of the amount and duration of pollen shed until anthesis was completed).

Flowers per branch (FB) were determined by counting and averaging the flowers on five randomly selected tassel branches. Total male flowers (TMF) was calculated by the equation, $TMF = 2 [(CSL \times MSF/5) + (BN \times FB/5)]$, where; 2 = pairs of spikelets or male flowers; CSL = central spike length (cm) from the bottommost spikelet to the uppermost spikelet; MSF = main spike flowers cm⁻¹ determined from five central spike sections.

Pollen production components were analyzed using multivariate analysis (SAS, 1989). Each pollen yield component was described as a linear combination of the original variables, with coefficients being the elements of the eigenvectors derived from the correlation or

progenitoras, cuatro cruza simples F₁, incluyendo las recíprocas, y cuatro generaciones F₂ de cruza simples.

Los experimentos se establecieron en Lincoln, NE, EE.UU, en un suelo arcillo limoso clasificado como Haplaquoll. La fecha de siembra se consideró una fuente de variación ambiental. Durante 1994 las fechas de siembra (25 de abril y 18 de mayo) fueron normales; sin embargo, las de 1995 (25 de mayo y 5 de junio) se retrasaron por las lluvias excesivas (100 mm) registradas durante el periodo normal de la siembra.

Los genotipos se evaluaron en un diseño experimental de bloques al azar con un arreglo de tratamientos de parcelas divididas con cuatro repeticiones, en el cual las fechas de plantación fueron las parcelas y los genotipos las sub-parcelas. Parcelas de dos surcos, de 5 m de largo y espaciado de 0.76 m de ancho, delimitaron la unidad sub-parcela (7.6m²). Las parcelas fueron sembradas con una sembradora de conos de cuatro hileras, con una población inicial excesiva de plantas, que posteriormente se redujo a 63 000 plantas ha⁻¹ en las etapas de 4 a 6 hojas. Se aplicó fertilización nitrogenada antes de la siembra (171 kg N ha⁻¹). El control de maleza se logró mediante la aplicación, antes de la siembra, de una mezcla herbicida de amplio espectro (atrazine 1.2 kg ia ha⁻¹, cyanazine 2.5 kg ia ha⁻¹, y alachlor 5 kg ia ha⁻¹), cultivo, y deshierbe manual cuando se requirió.

Se determinaron los componentes morfológicos y reproductivos de la espiguilla para cada genotipo. La longitud de la espiga (LE) y el tamaño de la rama (TR), el total de flores masculinas por planta (TFM), las flores por rama (FR), las flores en la espiga principal (FEP) y el número de ramas (NR) fueron considerados como componentes de la producción de polen. La producción de polen se determinó cubriendo las espigas con bolsas en el momento en que las primeras anteras fueron visibles. El polen fue recolectado de 8:00 a las 10:00 a.m., reemplazando la bolsa anterior con nueva, diariamente, hasta que terminó la liberación de polen (6 a 10 d). Se eliminaron las anteras y los insectos tamizando el polen recolectado con un cernidor de prueba estándar americano #35 (500 µm). El polen se secó a la temperatura diaria normal y bajo condiciones atmosféricas favorables ya que, al momento de la recolección, el polen fresco de maíz tiene un contenido de agua de entre 50% y 65% y se seca rápidamente con baja humedad relativa (Goss, 1968). Posteriormente, el polen seco con contenido de humedad menor a 10% fue pesado a fin de obtener la producción diaria y total de polen durante la antesis.

Para estimar los componentes de la producción de polen se utilizaron dos espigas (no cubiertas con bolsas) por parcela, seleccionadas visualmente, para comparar el desarrollo de la antesis. La cantidad de polen desarrollada por una planta de maíz depende del número de flores estaminíferas por planta, así como de la cantidad de polen por antera (Goss, 1968). Por tanto, las plantas tuvieron diferentes cantidades de polen recolectado en las diferentes etapas de todo el periodo de liberación de polen. Para determinar el tamaño del polen y de la antera, se recolectaron las anteras y se colocaron en pequeños contenedores con una solución destructiva y conservadora (fijadora) (etanol, ácido acético 3:1). Se seleccionaron aleatoriamente seis anteras de cada contenedor y, después de medir su longitud, se colocaron en un portaobjetos

⁵ Kato-Yamakake, Angel: Personal communication. Professor, Colegio de Postgraduados, México. (akato@colpos.mx)

covariance matrix. The principal components scores were arranged in order of the decreasing amount of variance accounted by the eigenvalues which are equal to the variances of the components (Johnson and Wichern, 1992; Jolliffe, 1986). This procedure was used to derive a small number of linear combinations (principal components) of the traits for each genotype (SAS, 1989).

The correlational structure of the independent variables was displayed by means of Gabriel's Biplot (Rawling, 1988). A biplot usually illustrates relationships among the independent variables, the relative similarities of the individual data points, and the relative values of the observations for each independent variable. Use of the first two principal components conveyed most of the information in the data matrix (Rawling, 1988; Sánchez *et al.*, 1993). The general lineal model (GLM) was used to identify individual and combined variation between genotypes, planting dates and years, and Pearson's correlation coefficient for estimating associations among traits (SAS, 1989).

RESULTS AND DISCUSSION

Parents evaluated in 1994 accounted for 70% of phenotypic variability according to the first two principal components (PC); addition of the third PC increased the value up to 80%. In 1995, PC1 accounted for 54% of the phenotypic variation in the parents and 36 and 37% in the F_1 and F_2 generations. In 1995, proportion of variation accounted for by PC2 was somewhat higher in parents than progeny generations. The two first PC scores explained 65% of the total variability expressed by the parents in the 1994/95 PC combined analysis, and the third PC score explained only 11%. Similarly, the averaged PCA for both F_1 and F_2 progeny, exhibited a 34, 53 and 12% of proportion of variability in the morphological traits for the PC1, PC2 and PC3 scores (Table 1).

Results may indicate that parents are more influential in expressing the morphological tassel traits, since the proportion of variation attributable to the first PC was higher (49, 54 and 50%) than the proportion of variability expressed by the F_1 and F_2 progeny (36, 37 and 34%) (Table 1). Because the first two principal components accounts for most of the variation, very little dispersion among the data points occurred in the other PC's (Rawling, 1988).

The set of original orthogonal variables was transformed by principal components analysis (PCA), and the eigenvectors for each of the traits were obtained. Thus, the relative magnitude of the coefficients of the first three PC for parents during 1994, 1995 and the corresponding 1994/95 combined analysis, reflect the relative contribution of each trait to principal component scores. The traits that largely define PC1 included branch number, total male flowers, and flowers per branch in 1994 and 1995. The traits negatively associated were tassel length, branch size and anther size. PC2 in both years did not

de 80×100-mm. Se realizó un corte en las puntas de las anteras y luego se exprimieron, forzando la salida del polen y, de inmediato, se utilizaron 1 a 2 gotas de yoduro de yodo-potasio (solución I_2 KI) para teñir el polen (Brooks y Brooks, 1967; Kato-Yamakake, comunicación personal⁵). Los diámetros del grano de polen se midieron en 24 granos por desprendimiento por día, para cada genotipo, durante la antesis. Esto dio como resultado un total de 48 a 120 granos de polen, dependiendo del genotipo y del periodo de muestreo (2 a 5 d). Las mediciones se hicieron con un microscopio electrónico y un programa de video computarizado de rastreo por imagen (Image Scion 1.5.1). La duración de la antesis se determinó por un método directo (cálculo visual y porcentual de la cantidad y duración de la liberación de polen) hasta que ésta concluyó.

El número de flores por rama (FR) se determinó contando y promediando las flores en cinco ramas de espiga seleccionadas aleatoriamente. El total de flores masculinas (TFM) se calculó con la ecuación $TFM = 2 [(LCE \times FRS/5) + (BN \times FB/5)]$, en la que; 2=pares de espiguillas o flores masculinas; LCE = longitud central de la espiga (cm) desde la espiguilla inferior hasta la superior; FRS = flores en la rama principal cm^{-1} , determinado a partir de cinco secciones principales de la espiguilla.

Los componentes de la producción de polen se analizaron mediante análisis multivariado (SAS, 1989). Cada componente de la producción de polen fue descrito como una combinación lineal de las variables originales con coeficientes que son los elementos de los eigenvectores derivados de la matriz de correlación o covarianza. Los puntajes de los componentes principales se ordenaron de acuerdo con la cantidad decreciente de varianza explicada por los valores característicos, los cuales son iguales a las varianzas de los componentes (Johnson y Wichern, 1992; Jolliffe, 1986). Este procedimiento se utilizó para derivar un número pequeño de combinaciones lineales (componentes principales) de los caracteres para cada genotipo (SAS, 1989).

La estructura de correlaciones de las variables independientes se exploró usando gráficas bivariadas de Gabriel (Rawling, 1988). Una gráfica bidimensional generalmente ilustra las relaciones entre las variables independientes, las similitudes relativas de los puntos individuales de los datos, y los valores relativos de las observaciones de cada variable independiente. La utilización de los dos primeros componentes principales explicó la mayor parte de la información en la matriz de datos (Rawling, 1988; Sánchez *et al.*, 1993). El modelo lineal general (MLG) fue utilizado para identificar la variación individual y combinada entre genotipos, fechas y años de siembra, y el coeficiente de correlación de Pearson para estimar las asociaciones entre caracteres (SAS, 1989).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los progenitores evaluados en 1994 explicaron 70% de la variabilidad fenotípica de acuerdo con las dos primeras componentes principales (CP); la tercera CP incrementó el valor a 80%. En 1995, CP1 explicó 54% de la variación fenotípica en los progenitores, y 36 y 37% en las generaciones F_1 y F_2 . En 1995, la proporción de variación explicada por CP2 fue un tanto más elevada en

Table 1. Eigenvalues, corresponding proportion and cumulative variation for the first three principal components (PC), for parents, evaluated in 1994 and 1995, and F₁ and F₂ progenies evaluated in 1995.**Cuadro 1. Valores característicos, proporción correspondiente y variación acumulativa de las tres primeras componentes principales (CP), en los progenitores, evaluados en 1994 y 1995, y de las progenies F₁ y F₂ evaluadas en 1995.**

Year (s)	Genotype	PC [†]	Eigenvalues	Proportion variation [‡]	Cumulative variation
1994	Parents	1	4.89	0.49	0.49
		2	2.11	0.21	0.70
		3	1.00	0.10	0.80
1995	Parents	1	5.37	0.54	0.54
		2	1.38	0.14	0.68
		3	1.34	0.13	0.81
1995	F ₁	1	3.60	0.36	0.36
		2	2.70	0.27	0.63
		3	1.30	0.13	0.76
1995	F ₂	1	3.70	0.37	0.37
		2	1.90	0.19	0.56
		3	1.20	0.12	0.68
94/95	Parents	1	4.95	0.50	0.50
		2	1.55	0.16	0.65
		3	1.12	0.11	0.76
1995	F ₁ + F ₂	1	3.45	0.34	0.34
		2	2.29	0.23	0.57
		3	1.19	0.12	0.69

[†] Principal Component.[‡] Proportion of variation attributable to each component.

show an evident pattern to reflect the relative contribution of each trait to PC scores. However, the pooled performance of parents through years indicated that PC2 is mainly a function of number of main spike flowers, total male flowers and tassel length, which were negatively associated with pollen size and shedding period. Tassel length and main spike size, which are negatively associated with anther size, defined PC3 in individual and combined years (Table 2).

The contribution of traits to the components described in Table 2 is represented by their vectors (Figure 1). The X and Y-axes represent the proportion of variation attributable to PC1 and PC2, as shown in Table 1. The length of these vectors reflect the magnitude of variation for each trait, whereas the angle between vectors reflects the degree of association between traits (Gabriel, 1971). Thus, Biplot A in Figure 1 shows tassel length and flowers per branch in 1994-parents having a larger variation than the other traits. Branch number, total male flowers and flowers per branch are positively correlated with main spike flowers, but inversely correlated with branch size. Biplot B (Figure 1) shows a different contribution of traits-vectors to the components, and a different degree of association among traits for 1995-Parents, as compared with 1994-parents.

The relative magnitude of the coefficients (eigenvectors) (Table 2) reflects the relative contribution of each morphological trait to PC scores for F₁, F₂ and the pooled F₁ + F₂ progeny performance in 1995. PC1 is primarily a function of flowers per branch, branch number,

los progenitores que en las generaciones progenie. Los puntajes de los dos primeros CP explicaron 65% de la variabilidad total de los progenitores en el análisis combinado de CP de 1994/1995, mientras que el puntaje del tercer CP explicó únicamente 11%. De manera similar, el PCA promediado tanto para la progenie F₁ como para la F₂, tuvo 34, 53 y 12% de proporción de variabilidad en los caracteres morfológicos para los puntajes de CP1, CP2 y CP3 (Tabla 1).

Los resultados pueden indicar que los progenitores tienen mayor influencia al expresar los caracteres morfológicos de las espigas, dado que la proporción de variación atribuible al primer CP fue más elevado (49, 54 y 50%) que la proporción de variabilidad expresada por las progenies F₁ y F₂ (36, 37 y 34%) (Tabla 1). Porque las dos componentes principales explican la mayor parte de la variación, hubo muy poca dispersión de los datos en las otras componentes principales (Rawling, 1988).

El conjunto de variables ortogonales originales fue transformado mediante el análisis de componentes principales (ACP), y se obtuvieron los eigenvectores para cada carácter. De esta manera, la magnitud relativa de los coeficientes de las tres primeras CP para los progenitores durante 1994, 1995 y el análisis combinado correspondiente a 1994/95, reflejan la contribución relativa de cada carácter en los puntajes de los componentes principales. Los caracteres que definen ampliamente a CP1 fueron el número de ramas, el total de flores masculinas, y las flores por rama en 1994 y 1995. Los caracteres asociados negativamente fueron longitud de la espiga, tamaño de la

Table 2. Eigenvectors for the three first principal components (PC) in maize tassel traits for parents and progeny during 1994 and 1995.**Cuadro 2.** Vectores característicos de los tres primeros componentes principales (CP) de los caracteres de la espiga de maíz y la progenie durante 1994 y 1995.

Trait	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
	1994	Parents		1995	F ₁	Progeny
Tassel length	-0.34	0.23	0.39	-0.23	0.51	0.02
Branch number	0.41	0.15	0.08	0.39	0.36	0.22
Main spike size	-0.32	0.32	0.29	-0.32	0.34	-0.41
Branch size	-0.38	0.13	-0.08	-0.31	0.35	0.11
Main spike flowers	0.30	0.39	-0.14	-0.12	-0.29	0.68
Flowers per branch	0.36	0.33	0.13	0.43	0.20	0.06
Anther size	-0.12	0.35	-0.70	0.03	-0.27	-0.27
Total male flowers	0.40	0.28	0.07	0.35	0.40	0.23
Pollen size	0.11	-0.50	-0.32	0.32	-0.32	-0.38
Pollen shedding period	0.25	-0.31	0.34	0.41	-0.12	-0.18
	1995	Parents		1995	F ₁	Progeny
Tassel length	-0.32	-0.02	0.47	-0.36	0.36	-0.03
Branch number	0.40	-0.10	0.03	0.39	0.38	-0.03
Main spike size	-0.31	0.15	0.49	-0.38	0.23	-0.10
Branch size	-0.34	-0.21	0.27	-0.30	0.42	0.13
Main spike flowers	0.31	-0.48	0.03	0.06	-0.08	0.76
Flowers per branch	0.35	0.17	0.37	0.43	0.12	0.16
Anther size	-0.16	-0.16	-0.37	-0.04	-0.46	0.28
Total male flowers	0.38	-0.14	0.23	0.37	0.45	0.10
Pollen size	0.08	0.76	-0.18	0.18	-0.23	-0.52
Pollen shedding period	0.36	0.19	0.31	0.35	0.01	0.01
	94/95	Parents		1995	F ₁ +F ₂	Progeny
Tassel length	-0.34	0.29	0.41	-0.31	0.45	-0.02
Branch number	0.41	0.15	0.19	0.38	0.42	0.08
Main spike size	-0.32	0.27	0.47	-0.37	0.29	-0.23
Branch size	-0.35	0.21	-0.03	-0.32	0.40	0.15
Main spike flowers	0.30	0.43	-0.27	-0.04	-0.15	0.77
Flowers per branch	0.36	0.27	0.29	0.44	0.15	0.09
Anther size	-0.14	0.22	-0.38	-0.01	-0.31	0.13
Total male flowers	0.40	0.29	0.09	0.35	0.47	0.15
Pollen size	0.10	-0.60	0.07	0.26	-0.11	-0.53
Pollen shedding period	0.28	-0.18	0.54	0.37	0.01	0.01

and total male flowers; and the negatively associated traits main spike size, tassel length and branch size in the three sets of progeny generations. The second principal component is primarily a function of tassel length, total male flowers and branch size that were negatively associated with main spike flowers, anther size and pollen size. PC3 was principally a function of number of main spike flowers, which was negatively associated with pollen size. Therefore, a consistent relative contribution of traits to PC scores in progeny generations, as compared with parents under year-trial performance basis, was detected.

A biological interpretation of the contribution of traits to PC1 and PC2 for progeny was also obtained (Figure 2). The biplot A showed for F₁ progeny, tassel length and branch number as the vectors reflecting larger variation, but they were not associated. Branch number, main spike size and total male flowers were positively correlated. Biplot B in Figure 2 associates total male flowers and

rama y tamaño de la antera. En ambos años, CP2 no mostró ningún patrón para reflejar la contribución relativa de cada carácter en los puntajes de los CP. Sin embargo, el desempeño combinado de los progenitores a través de los años indicó que CP2 es principalmente una función del número de flores en rama principal, total de flores masculinas y longitud de la espiga, los cuales se correlacionaron negativamente con el tamaño del polen y el periodo de antesis. La longitud de la espiga y el tamaño de la rama principal, los cuales están asociados negativamente al tamaño de la antera, definieron a CP3 en los años individuales y combinados (Tabla 2).

La contribución de los caracteres a los componentes descritos en la Tabla 2 está representada por sus vectores (Figura 1). Los ejes X y Y representan la proporción de variación atribuible a CP1 y CP2, tal como se muestra en la Tabla 1. La longitud de estos vectores refleja la magnitud de la variación para cada carácter, mientras que el

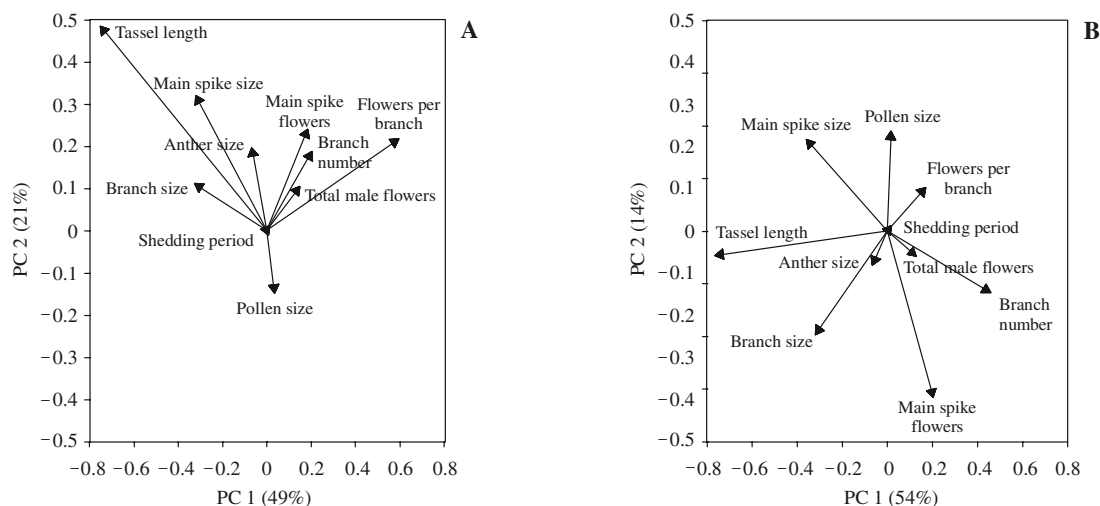


Figure 1. Biplot of first (PC1) and second (PC2) principal components expressing the proportion of variation derived from pollen production components (vectors) in Parents-1994 (A), and Parents-1995 (B).

Figura 1. Gráfica bivariada del primer (CP1) y segundo (CP2) componentes principales en la que se muestra la proporción de la variación derivada de los componentes de la producción de polen (vectores) en los progenitores de 1994 (A) y los progenitores de 1995 (B).

branch number with a larger variation and they were positively correlated, but inversely associated with anther size in F_2 progeny.

The lack of constancy of PC scores and different magnitude of variation, as well as the different degrees of associations among traits detected between 1995 and 1994 parents, may be due to the presence of phenotypic plasticity as the amount of change in the expression of traits. This environmental influence was helpful in

ángulo entre ellos muestra el grado de asociación entre los caracteres (Gabriel, 1971). Así, la gráfica A de la Figura 1 muestra una variación mayor en la longitud de la espiga y en las flores por rama en los progenitores de 1994 que en el resto de los caracteres. El número de ramas, el total de flores masculinas y las flores por rama están correlacionados positivamente con las flores de la espiga principal, pero inversamente correlacionados con el tamaño de la rama. La gráfica B de la Figura 1 mostró una contribución diferente de los caracteres-vectores a

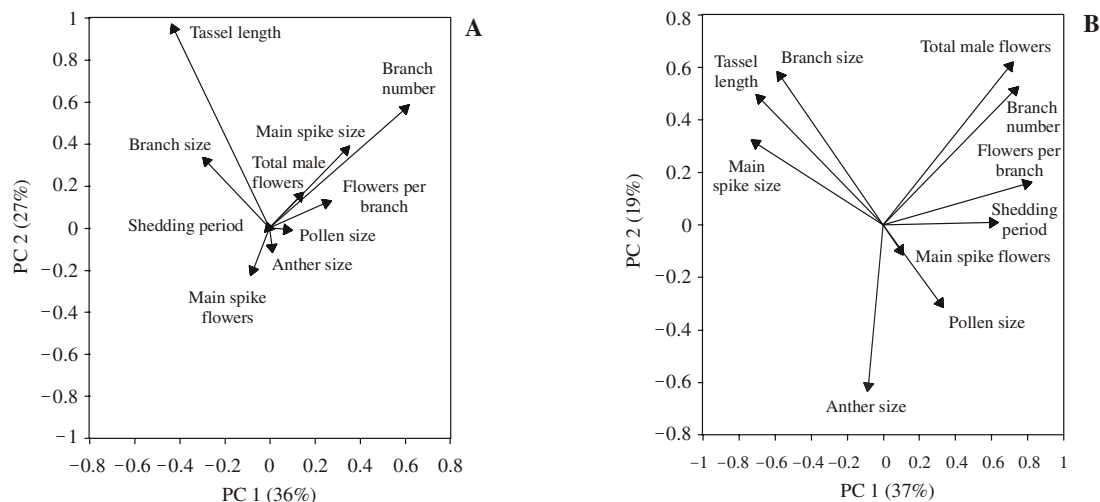


Figure 2. Biplot of first (PC1) and second (PC2) principal components expressing its proportion of variation derived from pollen production components (vectors) in F_1 generation (A), and F_2 generation (B).

Figura 2. Gráfica bivariada del primer (CP1) y segundo (CP2) componentes principales en la que se muestra la proporción de variación derivada de los componentes de la producción de polen (vectores) en la generación F_1 (A) y la generación F_2 (B).

identifying parents as phenotypically flexible genotypes (Bradshaw, 1965). This assumption is also corroborated by the consistent relative contribution of traits to PC scores in progeny generations, as compared with parents under one year-trial performance. Progeny, therefore, showed a tendency to be constant in the morphological traits.

Thus, principal component analysis (PCA) led to identify the main pollen production components. They had significant variables, like total male flowers and main spike flowers, expressing phenotypic variation. In the same way the graphical representation of Gabriel's biplots were useful in identifying the following morphological traits as the most important in determining pollen production: total male flowers, flowers per branch, main spike flowers and branch number. Similarly, Sánchez *et al.* (1993) identified the three tassel characters: branched part length, tassel length, and central spike internode length as the most useful variables in assessing the relative importance of the genotype, environment and their interaction on the expression of morphological traits for determining racial classification in maize.

The presence of both year effects detected in the majority of traits under study, suggest the presence of phenotypic plasticity (Bradshaw, 1965). Also, exhibition of genotypic variation for all the measured traits suggests genetic differences between genotypes. Plasticity has been reported as a greater environment-induced variation in morphological characters, in particular those related directly to growth rather than differentiation and morphogenesis (Marshall and Jain, 1968). Thus, pollen production components can be considered as morphological characters, which are more environmentally influenced by years than by planting dates.

Development of inbred lines for its potential use as parent seed stocks is a priority in maize breeding programs (Hallauer, 1990). Likewise, good female parent lines are needed for seed production. Fehr (1991) indicated that pollen production is an important matter in the development of male inbred lines, since they must provide an adequate supply of fertile pollen to pollinate the female parent. Screening during early stages of selection, for genotypic variability presence of pollen yield components in potential male inbred lines would be helpful, while female inbred lines will preserve the agronomic potential of the genotypes involved in such programs.

During progress of inbred lines both, inbreeding effects and/or directly ear traits selection, negatively affect tassels morphology, since genes controlling endosperm development are also expressed affecting pollen development (Sari-Gorla *et al.*, 1975; Ottaviano *et al.*, 1988). Maize breeders are mainly concerned with combining ability (Vidal-Martínez *et al.*, 2001a) and grain yield, but resource allocation into male and female fitness

los componentes y un grado distinto de asociación entre caracteres en los progenitores de 1995, comparados con los progenitores de 1994.

La magnitud relativa de los coeficientes (eigenvectores) (Tabla 2) refleja la contribución relativa de cada carácter morfológico en los puntajes de CP para F_1 , F_2 y el desempeño combinado de las progenies $F_1 + F_2$ en 1995. La CP1 es, sobre todo, una función de las flores por rama, número de ramas, y total de flores masculinas; y de los caracteres asociados negativamente, es decir, tamaño de la rama principal, longitud de la espiga, y tamaño de la rama en los tres conjuntos de generaciones progenie. La segunda componente principal es fundamentalmente una función de la longitud de la espiga, el total de flores masculinas y el tamaño de la rama, que estuvieron asociados negativamente con las flores en rama principal, el tamaño de la antera y tamaño del polen. La CP3 fue esencialmente una función del número de flores en la espiga principal, que se asoció negativamente con el tamaño del polen. Por tanto, se encontró una contribución relativa consistente de los caracteres en los puntajes de CP en las generaciones progenie, al compararlos con los progenitores por año y por ensayo.

Se obtuvo también una interpretación biológica de la contribución de los caracteres a CP1 y CP2 (Figura 2). En ella, la gráfica A muestra, para la F_1 , la longitud de la espiga y el número de ramas como los vectores con mayor variación en la progenie F_1 , pero éstos no estuvieron asociados. El número de ramas, el tamaño de la rama principal y el total de flores masculinas estuvieron correlacionados positivamente. En la gráfica B de la Figura 2 se muestra una mayor variación en el total de flores masculinas y en el número de ramas y su correlación fue positiva, pero asociada inversamente con el tamaño de la antera en la progenie F_2 .

La inconsistencia de los puntajes de las CP y sus diferentes magnitudes de variación, así como los diferentes grados de asociación entre caracteres detectados entre los progenitores de 1995 y 1994, puede deberse a la presencia de plasticidad fenotípica. Las diferencias entre años permitieron identificar la plasticidad fenotípica como la magnitud de cambio en la expresión de los caracteres. Esta influencia ambiental fue útil en la identificación de los progenitores como genotipos fenotípicamente adaptables. (Bradshaw, 1965). Esta suposición está corroborada asimismo por la consistente contribución relativa de los caracteres en los puntajes de CP en las generaciones progenie, cuando se comparan con el desempeño de los progenitores durante un año. La progenie, por tanto, mostró una tendencia constante en la expresión de los caracteres morfológicos.

Así, el análisis de componentes principales (ACP) condujo a la identificación de los componentes fundamentales de la producción de polen. Éstos tuvieron variables

is commonly forgotten or unknown. Further, artificial selection for higher grain yield has indirectly led to poor pollen production expression, which is consistent with the prediction of negative correlations between male and female (grain yield) component fitness (Garnier *et al.*, 1993; Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). These are some of the reasons why male parental inbred lines may present undesirable morphological traits. However, heterosis effect during late breeding stages, will combine favorable ear traits for improving grain yield and will reestablish pollen fitness in the hybrid.

Associations among pollen yield components and between pollen yield and pollen yield components were examined using Pearson correlation coefficient. Numerous correlations with high coefficients ($r \geq 0.60$) were observed. 1994 parents had high and significant correlation values in most cases, ranging from 0.60 to 0.97. Parents of 1995 showed significant associations in all the traits but correlation coefficients were slightly lower ($r = 0.40$ to 0.96) than in 1994. 1995 $F_1 + F_2$ progeny showed lower correlation coefficients for six of the nine associations, as compared with 1994 and 1995 parents. Associations between pollen yield and yield components were lower than those observed within pollen yield components (Table 3).

Presence of phenotypic plasticity, indicated by the amount by which individual characteristics of a genotype are changed by different environments (Bradshaw, 1965), was detected by principal component in parents. Schlichting and Levin (1986) also reported that there is no evidence that inbreeding disrupts the pattern of plastic response to the environment. Analysis of variance also detected phenotypic plasticity in both parents and progeny by presence of environmental year effects. In addition, the lower correlation among characters observed for F_1 and F_2 progenies, reflects presence of

significativas, tales como el total de flores masculinas y flores en rama principal, las cuales mostraron variación genotípica. Asimismo, las representaciones gráficas bidimensionales de Gabriel fueron útiles para identificar a los siguientes caracteres morfológicos como los más importantes en la determinación de la producción de polen: total de flores masculinas, flores por rama, flores en rama principal y número de ramas. De manera similar, Sánchez *et al.* (1993) identificaron los tres caracteres de la espiga: longitud de rama, longitud de la espiga, y longitud internodal de la espiga principal, como las variables más útiles en la evaluación de la importancia relativa del genotipo, el ambiente y su interacción en la expresión de los caracteres morfológicos para determinar la clasificación racial del maíz.

La presencia de los efectos de ambos años detectados en la mayor parte de los caracteres bajo estudio, sugieren la presencia de plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965). Asimismo, la presencia de variación genotípica en todos los caracteres medidos sugiere diferencias genéticas entre los genotipos. La plasticidad ha sido reportada como una mayor variación ambiental inducida en los caracteres morfológicos, en particular en aquellos relacionados más directamente con el crecimiento que con la diferenciación y la morfogénesis (Marshall y Jain, 1968). Por tanto, los componentes de la producción de polen pueden considerarse como caracteres morfológicos, los cuales están más influenciados ambientalmente por los años que por las fechas de plantación.

El desarrollo de líneas endogámicas con uso potencial como líneas progenitoras es prioritario en los programas de producción de maíz (Hallauer, 1990). Se requieren también buenas líneas progenitoras como planta hembra para la producción de semilla. Fehr (1991) señaló que la producción de polen es una consideración importante en el desarrollo de líneas endogámicas macho,

Table 3. Pearson correlation coefficients among pollen yield and pollen yield components in parents evaluated in 1994 and 1995, and F_1 and F_2 progenies evaluated in 1995.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre la producción de polen y los componentes de la producción de polen en los progenitores evaluados en 1994 y 1995, así como en las progenies F_1 y F_2 evaluadas en 1995.

Traits	1994 Parents	1995 Parents	1995 ($F_1 + F_2$)
Pollen production: Total male flowers [†]	0.70 **	0.76 **	0.79 **
Pollen production: Flowers per branch	0.60 **	0.80 **	0.57 **
Pollen production: Main spike flowers	0.32 NS	0.43 **	-0.21 **
Pollen production: Branch number	0.75 **	0.65 **	0.77 **
Total male flowers: Flowers per branch	0.87 **	0.78 **	0.67 **
Total male flowers: Main spike flowers	0.76 **	0.70 **	-0.08 NS
Total male flowers: Branch number	0.97 **	0.96 **	0.97 **
Flowers per branch: Main spike flowers	0.71 **	0.48 **	-0.01 NS
Flowers per branch: Branch number	0.78 **	0.69 **	0.63 **
Main spike flowers: Branch number	0.65 **	0.68 **	-0.15 NS

[†] = Association between traits.

*, ** = Significant at 5% and 1% level of probability.

NS = non significant.

phenotypic plasticity (Falconer, 1989; Scheiner and Goodnight, 1984).

The greater amount of genotypic variation detected primarily in parents, indicates that phenotypic plasticity could itself be under genetic control and would, therefore, be subject to selection pressures (Bradshaw, 1965; Vidal-Martínez *et al.*, 2001a). Thus, selection of genotypes as male parents, which are phenotypically flexible, is a good option when they possess outstanding morphological traits.

CONCLUSIONS

Total male flowers, flowers per branch, main spike flowers and branch number were the best predictors of pollen production and, therefore, considered as principal pollen production components. These pollen production components were more responsive to genetic background and year-environment influence than to that of environment-planting date. Year differences and genotypic variation on tassel morphological traits indicated that pollen production components rely on both phenotypic plasticity and genetic variation.

LITERATURE CITED

- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Brooks, J. S., and M. H. Brooks. 1967. Pollen abortion in relation to cytoplasmic-genetic male sterility in *Sorghum*. *Crop Sci.* 7: 47-50.
- Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. 3rd ed. Longman, London. 438 p.
- Fehr, W. R. 1991. *Principles of Cultivar Development. Theory and Technique*. Volume 1. Macmillan Pub. Co. Iowa State Univ. Ames, IA. 536 p.
- Gabriel, K. R. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58(3): 453-467.
- Gallais, A. 1984. Use of indirect selection in plant breeding. *In: Efficiency in Plant Breeding*. Lange W., A. C. Zeven, and N. G. Hogenboom (eds). *Proc. of 10th Cong. European Assoc. Res. Plant Breeding*. EUCARPIA. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp: 45-60.
- Garnier, P., S. Maurice, and I. Olivier. 1993. Costly pollen in maize. *Evolution* 47(3): 946-949.
- Goss, J. A. 1968. Development, physiology, and biochemistry of corn and wheat pollen. *Bot. Rev.* 34(3): 333-358.
- Hallauer, A. R. 1990. Methods used in developing maize inbreds. *Maydica* 35: 1-16.
- Johnson, R. A., D. W. Wichern. 1992. *Applied Multivariate Statistical Analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, NJ. 594 p.
- Jolliffe, I. T. 1986. *Principal Component Analysis*. Springer-Verlag Inc., New York. 271 p.
- Ledent, J. F. 1984. Morphological characters: A physiological analysis. *In: Efficiency in Plant Breeding*. Lange W., A. C. Zeven, and N. G. Hogenboom (eds). *Proc. 10th Cong. European Assoc. Res. Plant Breeding*. EUCARPIA. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp: 65-71.
- Marshall, D. R., and S. K. Jain. 1968. Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Am. Nat.* 102(927): 457-467.
- Miedema, P. 1984. An evolutionary concept of breeding objectives and selection criteria. *In: Efficiency in Plant Breeding*. Lange W.,

dado que éstas deben proveer una cantidad adecuada de polen fértil para polinizar al progenitor femenino. El monitoreo durante las etapas tempranas de la selección, para detectar la presencia de variabilidad genotípica en los componentes de rendimiento de polen en las líneas endogámicas potenciales macho podría ser útil, mientras que las líneas autóгамas femeninas preservarán el potencial agronómico de los genotipos involucrados en esos programas.

Durante el desarrollo de las líneas autóгамas, tanto los efectos endogámicos como la selección directa de los caracteres de mazorca afectan negativamente la morfología de la espiga, toda vez que los genes que controlan el desarrollo del endospermo parecen afectar también el desarrollo del polen (Sari-Gorla *et al.*, 1975; Ottaviano *et al.*, 1988). Los mejoradores de maíz están interesados principalmente en la aptitud combinatoria (Vidal-Martínez *et al.*, 2001a) y en el rendimiento de grano; sin embargo, la distribución de recursos para la aptitud masculina y femenina comúnmente es olvidada o desconocida. Además, la selección artificial para mayor rendimiento de grano ha ocasionado indirectamente una baja expresión de la producción de polen, lo que es consistente con la predicción de correlaciones negativas entre los componentes de aptitud masculina y femenina (producción de grano) (Garnier *et al.*, 1993; Vidal-Martínez *et al.*, 2001b). Estas son algunas de las razones por las que las líneas endogámicas progenitoras macho pueden presentar caracteres morfológicos indeseables. No obstante, el efecto de heterosis durante las últimas etapas del mejoramiento, combinará caracteres favorables de la mazorca para mejorar la producción de grano y restablecer la aptitud del polen en el híbrido.

Las asociaciones entre los componentes de la producción de polen y entre la producción de polen y los componentes del rendimiento de la producción de polen fueron examinadas utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Se observaron múltiples correlaciones con coeficientes elevados ($r \geq 0.60$). Los progenitores de 1994 tuvieron valores de correlación altos y significativos en prácticamente todos los casos, variando de 0.60 a 0.97. Los progenitores de 1995 mostraron asociaciones significativas en todos los caracteres, pero los coeficientes de correlación fueron ligeramente menores ($r = 0.40$ a 0.96) que en 1994. La progenie $F_1 + F_2$ de 1995 mostró coeficientes de correlación menores en seis de las nueve asociaciones, que los progenitores de 1994 y 1995. Las asociaciones entre la producción de polen y los componentes del rendimiento fueron menores a los observados dentro de los componentes de la producción de polen (Cuadro 3).

La presencia de plasticidad fenotípica, la cual es indicada por la magnitud en que las características individuales de un genotipo son modificadas por diferentes ambientes (Bradshaw, 1965), se detectó por componentes

- A. C. Zeven, and N.G. Hogenboom (eds.). Proc. 10th Cong. European Assoc. Res. Plant Breeding. EUCARPIA. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp: 130-132.
- Ottaviano, E., M. Sari-Gorla, and M. Villa. 1988. Pollen competitive ability in maize: within population variability and response to selection. *Theor. Appl. Genet.* 76: 601-608.
- Pfahler, P. L. 1967. Fertilization ability of maize pollen grains. 2. Pollen genotype, female sporophyte and pollen storage interactions. *Genetics* 57: 513-521.
- Rawling, J. O. 1988. *Applied Regression Analysis: A Research Tool*. Wadsworth and Brooks/Cole Advanced Books & Software, Pacific Grove, CA. 553 p.
- Sánchez, J. J., M. M. Goodman, and J. O. Rawlings. 1993. Appropriate characters for racial classification in maize. *Econ. Bot.* 47(1): 44-59.
- Sari-Gorla M., E. Ottaviano, and D. Faini. 1975. Genetic variability of gametophytic growth rate in maize. *Theor. Appl. Genet.* 46: 289-294.
- Sari-Gorla, M., D. L. Mulcahy, M. Villa, and D. Rigola. 1995. Pollen-pistil interaction in maize: Effects on genetic variation of pollen traits. *Theor. Appl. Genet.* 91: 936-940.
- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/STAT User's Guide*, Version 6, 4th ed. Vols. 1 and 2. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Scheiner, S. M., and C. J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38(4): 845-855.
- Schlichting, C. D., and D. A. Levin. 1986. Effects of inbreeding on phenotypic plasticity in cultivated Phlox. *Theor. Appl. Genet.* 72: 114-119.
- Sherrard, J. H., R. J. Lambert, M. J. Messmer, F. E. Below, and R. H. Hageman. 1984. Search for useful physiological and biochemical traits in maize. In: *Crop Breeding a Contemporary Basis*. Vose P. B., S. G. Blixt (eds). Pergamon Press, New York. pp: 51-66.
- Vidal-Martínez, V. A., M. D. Clegg, and B. E. Johnson. 2001a. Genetic studies on maize pollen and grain yield and their components. *Maydica* 46: 35-40.
- Vidal-Martínez, V. A., M. D. Clegg, B.E. Johnson, and R. Valdivia-Bernal. 2001b. Phenotypic and genotypic relationships between pollen and grain yields components in maize. *Agrociencia* 35(5): 503-511.
- Wilson, D. 1984. Development of better selection criteria. In: *Efficiency in Plant Breeding Proc.* Lange W., A. C. Zeven, and N.G. Hogenboom (eds). 10th Cong. European Assoc. Res. Plant Breeding. EUCARPIA. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp: 117-129.

principales en los progenitores. Schliting y Levin (1986) también reportaron que no existe evidencia de que la endogamia altere el patrón de respuesta plástica al ambiente. El análisis de varianza también detectó plasticidad fenotípica tanto en los progenitores como en la progenie por la presencia de efectos ambientales anuales. Asimismo, la menor correlación entre los caracteres observada en las progenies F₁ y F₂, refleja la presencia de plasticidad fenotípica (Falconer, 1989; Scheiner y Goodnight, 1984).

La gran cantidad de variación genética detectada principalmente en los progenitores, indica que la plasticidad fenotípica pudiera estar también bajo control genético y que podría, en consecuencia, estar sujeta a presiones de selección (Bradshaw, 1965; Vidal-Martínez *et al.*, 2001a). De este modo, la selección de genotipos fenotípicamente flexibles como progenitores masculinos es una buena opción cuando éstos poseen caracteres morfológicos sobresalientes.

CONCLUSIONES

El total de flores masculinas, las flores por rama, las flores en la espiga principal y el número de ramas fueron los mejores predictores de la producción de polen y fueron consideradas, en consecuencia, como los componentes principales de la producción de polen. Estos componentes de la producción de polen respondieron más a los antecedentes genéticos y a la influencia año-ambiente que a la del ambiente por fecha de plantación. Las diferencias entre años y la variación genotípica en los caracteres morfológicos de la espiga indicaron que los componentes de la producción de polen dependen tanto de la plasticidad fenotípica como de la variación genética.

—Fin de la versión en Español—

