

Variabilidad genética en biomasa aérea y sus componentes en alfalfa bajo riego y sequía

Milton Javier Luna-Guerrero ^a

Cándido López-Castañeda ^{a,*}

^a Colegio de Postgraduados. Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad. Carretera México-Texcoco km. 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia: clc@colpos.mx

Resumen:

La sequía disminuye el rendimiento de biomasa aérea (BM) y sus componentes, y la calidad del forraje en alfalfa. Se estudió la variación genética en BM y sus componentes en 10 variedades de alfalfa bajo riego (R) y sequía (S) en invernadero. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones en R y cuatro en S. La unidad experimental fue una planta individual en un tubo de PVC. La siembra se realizó el 15 de marzo de 2017 y el trasplante en los tubos, 20 días después de la siembra. Se aplicó la dosis de fertilización 60-140-00 a 44, 240 y 420 ddt (días después del trasplante). La S redujo ($P \leq 0.01$) la BM, el rendimiento de materia seca de hojas (RMSH), número de tallos (NT) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Las plantas en S no recuperaron su capacidad productiva después de experimentar el déficit hídrico, aún después del riego de recuperación. La S también disminuyó ($P \leq 0.01$) la varianza fenotípica para la BM y sus componentes; la varianza aditiva fue mayor ($P \leq 0.01$) que la varianza de dominancia para todos los caracteres en R y S. La BM, relación H:T, altura de planta (AP), NT y EUR tuvieron mayor ($P \leq 0.01$) heredabilidad en R y S. Las variedades Genex, Atlixco, Júpiter y Milenia fueron las más productivas ($P \leq 0.01$) en S, y podrían utilizarse para la producción de forraje en áreas con escasez de agua o como líneas parentales, para el mejoramiento del rendimiento de forraje en los programas de selección.

Palabras clave: Análisis de componentes principales, Componentes de varianza, Heredabilidad, Invernadero.

Recibido: 22/12/2021

Aceptado: 22/06/2022

Introducción

En México, la alfalfa (*Medicago sativa* L.) para forraje se cultiva principalmente bajo condiciones de riego y consume grandes volúmenes de agua. En las regiones con sistemas de irrigación, un dosel vegetal de alfalfa en su pico de máximo desarrollo puede consumir una cantidad de agua de 10 mm día⁻¹(1). En estas condiciones de cultivo, la caída en la cantidad de precipitación durante largos periodos de tiempo disminuye la capacidad de almacenamiento de agua en el subsuelo y, por tanto, la disponibilidad de riego. Así mismo, cuando la sequía se prolonga, la escasez de agua para riego es más severa y los cultivos de alfalfa pueden experimentar algún grado de estrés hídrico, que se puede reflejar en una disminución significativa del rendimiento y calidad del forraje(2).

En un futuro próximo, el recurso hídrico estará menos disponible para la producción de forraje de alfalfa, debido a la incidencia de frecuentes periodos de sequía, cambio climático y mayores demandas ocasionadas por el incremento en la población humana(3). Una forma de satisfacer la demanda en la producción de forraje de alfalfa será a través de la obtención de nuevas variedades con tolerancia a sequía, alta capacidad de ajuste osmótico e intercambio gaseoso, alta eficiencia en el uso del agua (p. ej. mayor cantidad de materia seca por unidad de agua transpirada o evapotranspirada) y capacidad productiva(3). La alfalfa está considerada como una especie resistente a sequía, pero su rendimiento de biomasa aérea puede fluctuar considerablemente bajo condiciones de déficit hídrico; en estas condiciones la alfalfa tiene algunas ventajas agronómicas en comparación con otros cultivos anuales, al poseer un sistema de raíces que le permite explorar capas del suelo más profundas, para absorber agua y tolerar en mayor grado la sequía; además de reducir la conductancia estomática y minimizar la tasa transpiratoria(4).

La reacción más común a un déficit hídrico del suelo es el incremento en la proporción del peso seco de biomasa radical/peso seco de biomasa aérea, como resultado de una mayor reducción en el crecimiento de los órganos aéreos que en el crecimiento de las raíces bajo sequía. El incremento en el cociente raíz/parte aérea implica aumentos mayores en la densidad de raíces con respecto a la biomasa aérea, lo que en consecuencia se refleja en mejor capacidad para mantener el estatus hídrico de la planta bajo una demanda evapotranspiratoria

dada⁽⁵⁾. La sequía también reduce el rendimiento de biomasa aérea y sus componentes, tasas relativa de crecimiento, transpiración y elongación del tallo, contenido de clorofila, contenido relativo de agua, y peso seco y diámetro de raíces⁽⁶⁾, y concentración de proteína cruda y carbohidratos hidrosolubles⁽⁷⁾.

Por otra parte, las variedades de alfalfa resistentes a sequía exhiben alta concentración de carbohidratos hidrosolubles en los órganos de almacenamiento bajo condiciones de estrés hídrico severo. Esta situación se combina con una estrategia de conservación del agua que implica menor evapotranspiración en las fases iniciales del estrés por sequía, debido a un desarrollo limitado del sistema radical que resulta en mayor cantidad de humedad disponible, para su utilización bajo condiciones severas de estrés hídrico⁽⁸⁾. Las tasas de acumulación de biomasa en las raíces y órganos aéreos de las plantas fueron más altas en praderas de dos años de edad y la acumulación de biomasa aérea fue más alta y mantuvo las mejores condiciones de humedad en el suelo en praderas de cuatro años, una vez que el cultivo alcanzó el máximo desarrollo del sistema radical y cobertura de la superficie del suelo⁽⁹⁾. El germoplasma tolerante a sequía muestra menor grado de marchitamiento bajo condiciones iniciales de déficit hídrico, más plantas con el dosel vegetal verde bajo condiciones de estrés hídrico severo y más tallos por planta en condiciones de estrés o condiciones favorables de humedad⁽³⁾. No obstante, la existencia de una amplia variabilidad genética en caracteres morfológicos y fisiológicos asociados con la resistencia a sequía, es difícil lograr la combinación de caracteres adaptativos a ambientes específicos en una misma variedad con amplia adaptación a ambientes vulnerables a sequía⁽⁸⁾.

El mejoramiento genético de la resistencia a sequía y el rendimiento de biomasa aérea y sus componentes requiere especial atención en caracteres con alta heredabilidad, aptitud combinatoria general, efectos genéticos aditivos, efectos genéticos maternos, baja interacción genotipo*ambiente y facilidad para la selección. En el análisis de la variación genética de una población de la misma especie, la varianza genética aditiva es la más importante porque es la principal determinante de las propiedades genéticas observables en la población y de la respuesta a la selección⁽¹⁰⁾. La varianza aditiva es la única que puede estimarse directamente a partir de las observaciones hechas en la población y puede utilizarse en la estimación de la heredabilidad, que representa la confiabilidad del valor fenotípico como indicación del valor reproductivo que es el que determina su influencia en la siguiente generación⁽¹⁰⁾. La similitud observada en los valores de heredabilidad, para los caracteres medidos en la planta bajo riego y sequía, puede utilizarse como un indicativo de la efectividad en la selección de nuevas progenies, independientemente del ambiente de selección⁽¹⁰⁾. La heredabilidad en sentido amplio (H^2) mide la contribución del genotipo a la varianza fenotípica total (σ_f^2); teóricamente puede variar en un rango de cero, cuando no hay variación genética presente a 1, cuando toda la variación observada es genotípica en origen⁽¹¹⁾.

La selección por resistencia a sequía puede lograrse incrementando la eficiencia en el uso del agua, índice de severidad de la sequía, media de productividad, media armónica, media geométrica, índice de tolerancia al estrés, índice modificado de tolerancia al estrés, índice de superioridad e índice de tolerancia abiótica en condiciones de déficit hídrico⁽¹²⁾. La selección por componentes morfológicos del rendimiento de biomasa aérea puede lograrse incluyendo el número de tallos secundarios y diámetro de la corona por planta en los criterios de selección⁽¹³⁾. Otros componentes del rendimiento de la biomasa aérea con heredabilidad moderada a alta que podrían utilizarse exitosamente en la selección, para incrementar el rendimiento son la tasa absoluta de crecimiento, eficiencia en el uso de la radiación, número de tallos, relación H:T y altura de planta, además de la presencia de efectos genéticos maternos favorables al rendimiento de biomasa aérea⁽¹⁴⁾. La selección de nuevas variedades con resistencia a sequía y alto rendimiento de biomasa aérea y sus componentes puede lograrse, al identificar los caracteres genéticos con mayor heredabilidad y contribución a la productividad del genotipo. El objetivo de la presente investigación fue estudiar la variabilidad genética en la producción de biomasa aérea y sus componentes, en variedades comerciales de alfalfa bajo riego y sequía en condiciones de invernadero.

Material y métodos

Un experimento se llevó a cabo en condiciones de riego y sequía en invernadero con estructura metálica y vidrio transparente sin encalado, y con sistema de ventilación mecánica en el Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México (19° 29' N, 98° 53' O y altitud de 2,250 msnm) en el periodo 2017-2019. La localidad se caracteriza por tener un clima templado subhúmedo con verano fresco largo (Cb (wo) (w) (i)g), precipitación media anual de 637 mm y lluvia invernal menor a 5%; temperatura media anual con fluctuaciones de 12 a 18 °C y oscilación térmica entre 5 y 7 °C⁽¹⁵⁾. El material genético utilizado incluyó las siguientes variedades comerciales de alfalfa: San Miguel, Oaxaca, Atlixco, Aragón, Victoria, Genex, Júpiter, Milenia, San Isidro y Cuf 101, con porcentaje de germinación mayor a 95 %. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones y dos tratamientos de humedad edáfica (riego y sequía). La unidad experimental fue una planta individual trasplantada en una bolsa cilíndrica de polietileno dentro de un tubo de PVC de 1 m de alto y 4" de diámetro, para favorecer la expresión del potencial genético de las características morfológicas de la variedad. La siembra se realizó el 15 de marzo de 2017, al colocar cinco semillas de cada variedad en celdillas individuales de cajas para almacigo. A los 20 días después de la siembra (dds), se seleccionó la plántula más vigorosa de cada celdilla y se trasplantó en forma individual en los tubos de PVC. Los tubos de PVC se llenaron con suelo seco de textura franco-arenosa, densidad aparente de 1.12 T m⁻³ y pH de 7.3; 18.8 y 0.22 % de materia orgánica y nitrógeno total; 176.3 mg kg⁻¹ y 2,420 mg kg⁻¹ de fósforo y potasio; 54.6 Cmol(+) kg⁻¹ y 0.53 dS m⁻¹ de capacidad de intercambio catiónico y conductividad eléctrica; y 52 y 38.2 % de capacidad de campo (CC) y porcentaje

de marchitamiento permanente (PMP) (Laboratorio Central Universitario, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México, 2016). Se aplicó la dosis de fertilización 60-140-00 a los 44 días después del trasplante (ddt), al utilizar urea y superfosfato de calcio triple como fuentes de nitrógeno y fósforo, diluidos en el agua de riego; una segunda y tercera fertilización se hizo a los 240 y 420 ddt con la misma dosis de fertilizante. Se utilizaron dos tratamientos de humedad del suelo: riego, donde el contenido hídrico edáfico se mantuvo cercano a CC desde la fecha de trasplante (20 dds) hasta los 406 ddt (R_1) y desde los 406 ddt hasta la conclusión de experimento (798 ddt) (R_2), y sequía, donde la aplicación de agua a las plantas se suspendió en un primer periodo por 61 días [345 a 406 ddt; marzo a mayo 2018; (S_1)] y un segundo periodo por 68 días [620-688 ddt; noviembre 2018 a febrero 2019; (S_2)]. El riego de recuperación (RR) se aplicó a las plantas al término de los tratamientos de S_1 (406 ddt, RR_1) y S_2 (688 ddt, RR_2).

Se hicieron cortes en la parte aérea de la planta cada cinco semanas en el periodo otoño-invierno y cada cuatro semanas en el periodo primavera-verano, a una altura de 5 cm sobre el nivel del suelo. En cada corte se midió la altura de planta (AP, cm) desde la superficie del suelo hasta la última hoja expuesta en el tallo más alto con una regla graduada a 5 mm; además, se contó el número total de tallos (NT) y se determinó la relación hoja:tallo (H:T) en una submuestra de cuatro tallos secundarios, al dividir el peso seco de las hojas (PSH) entre el peso seco del tallo (PST), obtenido después de un periodo de secado de 48 h a una temperatura de 65 °C ($H:T = PSH / PST$). El rendimiento de materia seca total (RMST, g) o biomasa aérea (BM) se calculó al sumar el peso seco de hojas y tallos secundarios de la submuestra utilizada para determinar la relación H:T, y el peso seco de las hojas y tallos secundarios de la muestra remanente de la planta. El rendimiento de materia seca de hojas (RMSH, g) se representó por el peso seco de hojas. La eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g MS MJ^{-1}) se calculó al dividir el RMST entre la radiación solar acumulada diariamente (datos obtenidos de la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo) durante el periodo transcurrido entre cortes subsecuentes⁽¹⁶⁾. La temperatura máxima y mínima del aire en el invernadero se registró diariamente con un termómetro de máxima y mínima de columna de mercurio, marca Taylor modelo 5458P, colocado junto a las plantas a una altura de 2 m sobre el nivel del piso. La temperatura máxima durante el estudio varió de 19 a 40 °C y la mínima de -4 a 15 °C, con un promedio de 32 y 8.5 °C. El contenido hídrico en el suelo se determinó mediante el método gravimétrico cada tercer día con una balanza electrónica marca Tor-Rey, modelo PCR Series. En riego el contenido hídrico del suelo se mantuvo cercano a CC, al agregar agua en cada pesada durante el experimento, mientras en sequía las plantas se condujeron de la misma forma que en riego, excepto, en los periodos en los que se suspendió la aplicación de agua [345 a 406 (S_1) y 620-688 (S_2) ddt] y sólo se registró, la disminución en el peso del suelo en cada tubo de PVC (datos no mostrados).

La varianza fenotípica (σ_f^2) y sus componentes se estimaron para las variables medidas en todos los cortes en riego (R_1 y R_2) y sequía (S_1 y S_2), bajo el modelo estadístico siguiente^(17,18):

$$Y_{ijk} = \mu + FC_i + R(FC)_{ij} + G_k + G*FC_{ik} + E_{ijk}$$

Donde,

Y_{ijk} es el valor de la variable de repuesta;

μ es la media general;

FC_i es el efecto de la fecha de corte;

$R(FC)_{ij}$ es el efecto de las repeticiones dentro de la fecha de corte;

G_k es el efecto de los genotipos;

$G*FC_{ik}$ es el efecto de la interacción entre los genotipos y las fechas de corte;

E_{ijk} es el error experimental.

Las estimaciones de la varianza fenotípica y sus componentes se hicieron bajo el supuesto de equilibrio de Hardy-Weinberg, equilibrio de ligamiento y ausencia de epistasis^(17,19). Los valores de la varianza fenotípica (σ_f^2) y sus componentes, y la heredabilidad (h^2) se obtuvieron a partir de los valores de las esperanzas de los cuadrados medios del análisis de varianza fenotípica y sus componentes de la manera siguiente:

$$\sigma_f^2 = \sigma_A^2 + \sigma_e^2 + \sigma_{g*fc}^2$$

Donde, σ_A^2 es la varianza aditiva ($\sigma_A^2 = (M_1 - M_2)/r*f$), σ_e^2 es la varianza ambiental ($\sigma_e^2 = M_3$) y σ_{g*fc}^2 es la varianza de la interacción de genotipos*fechas de corte ($\sigma_{g*fc}^2 = (M_2 - M_3)/r$); M_1 , M_2 y M_3 representan las esperanzas de los cuadrados medios, f representa la fecha de corte y r representa al número de repeticiones⁽¹⁷⁾.

La heredabilidad en sentido estricto (h^2) se calculó de acuerdo con la siguiente ecuación:

$h^2 = (\sigma_A^2) / (\sigma_f^2)$. Donde, σ_A^2 es la varianza aditiva y σ_f^2 es la varianza fenotípica.

La varianza de dominancia (σ_D^2) se estimó⁽¹⁷⁾ al utilizar la varianza aditiva (σ_A) entre familias de medios hermanos⁽²⁰⁾:

$$\sigma_G^2 = \frac{3}{4}\sigma_A^2 + \sigma_D^2 \text{ y } \sigma_A^2 = \frac{1}{4}\sigma_G^2$$

Donde, σ_G^2 es la varianza genética y el valor de σ_D^2 se obtiene de la siguiente forma⁽²⁰⁾:

$$\sigma_D^2 = \frac{1}{4} \sigma_A^2$$

La heredabilidad en sentido estrecho o estricto (h^2) se calculó bajo el supuesto de que las variedades utilizadas es una muestra aleatoria y representativa de la variabilidad genética de la alfalfa, y al considerar que esta es una especie alógama⁽¹⁷⁾. De esta manera, el componente de varianza obtenido de la esperanza matemática del cuadrado medio del factor variedades es un estimador de la varianza aditiva⁽²¹⁾.

Los datos obtenidos se analizaron con el procedimiento GLM⁽²²⁾, versión para Windows 10, con un diseño completamente al azar en arreglo factorial. Las medias de los tratamientos de humedad edáfica, los genotipos y los genotipos dentro de los tratamientos de humedad edáfica se compararon con la diferencia mínima significativa honesta (DMSH, $P < 0.05$) de acuerdo, al modelo siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + G_j + T * G_{jj} + E_{ij}$$

Donde,

Y_{ij} es el valor de la variable de respuesta;

μ es la media general;

T_i representa los tratamientos de humedad del suelo;

G_j representa los genotipos;

$T * G_{jj}$ representa la interacción entre los tratamientos de humedad edáfica y los genotipos;

E_{ij} es el error experimental⁽²³⁾.

Resultados y discusión

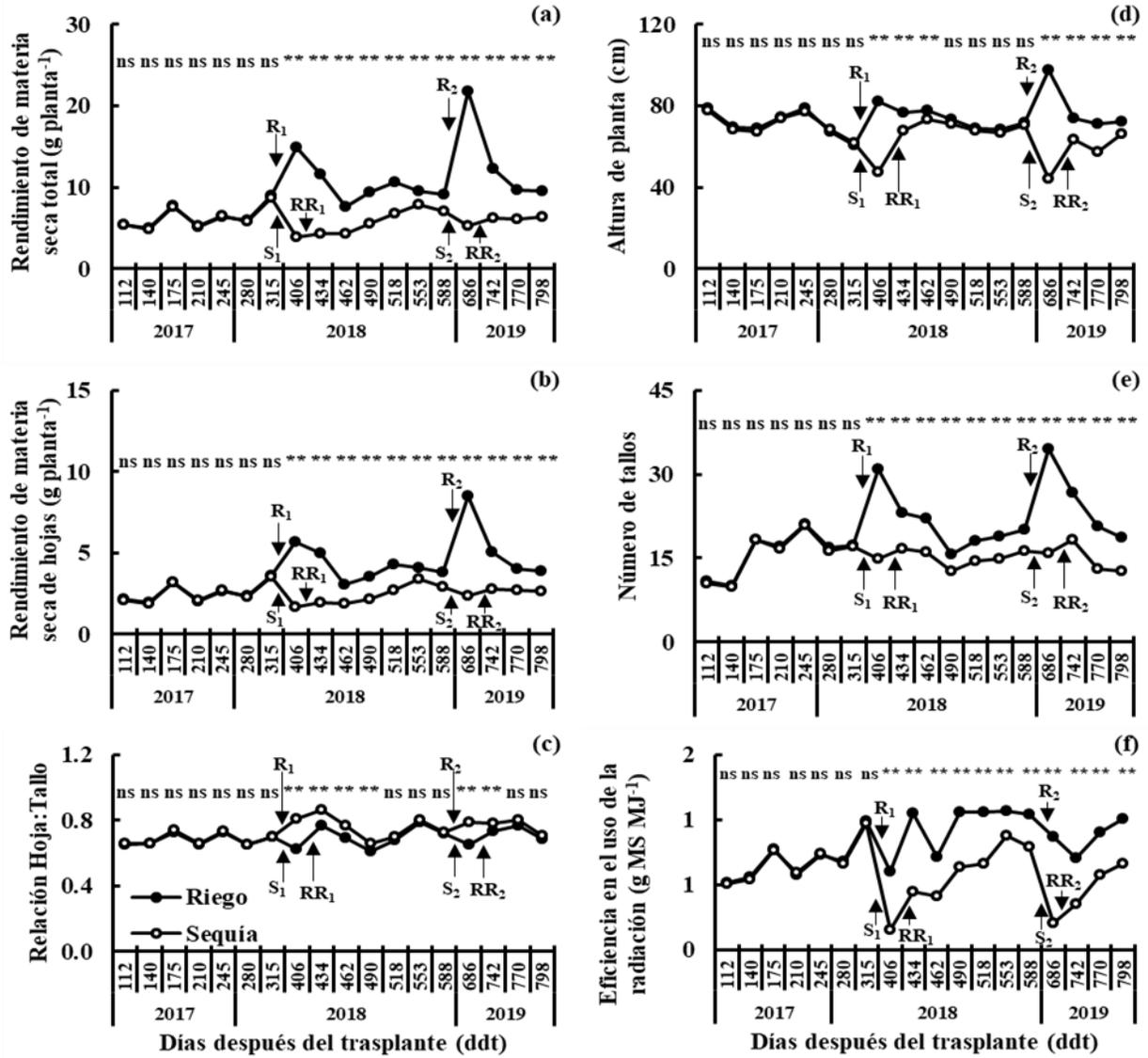
Los tratamientos de humedad edáfica fueron diferentes ($P \leq 0.01$) en rendimiento de materia seca total y materia seca de hojas en los cortes realizados entre los 406 y 798 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en la relación H:T a los 406, 434, 462, 490 y 686 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en altura de planta a los 406, 434, 462, 686, 742, 770 y 798 ddt; y diferencias ($P \leq 0.01$) en número de tallos y eficiencia en el uso de la radiación entre los 406 y 798 ddt (Cuadro 1). Las variedades mostraron diferencias ($P \leq 0.01$) en rendimiento de materia seca total, relación H:T, altura de planta y eficiencia en el uso de la radiación en todos los cortes realizados entre los 112 y 798 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en rendimiento de materia seca de hojas y número de tallos en todos los cortes, excepto en los cortes efectuados a los 245, 406, 434, 553 y 588, y 140 ddt. La interacción tratamientos de humedad del suelo*variedades mostró diferencias ($P \leq 0.01$) en

rendimiento de materia seca total a los 112, 140, 210, 406 y 746 ddt y diferencias ($P \leq 0.05$) a los 175, 315, 434 y 770 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en rendimiento de materia seca en hojas a los 112, 140 y 210 ddt, y diferencias ($P \leq 0.05$) a los 175, 742 y 770 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en la relación H:T a los 112, 140, 175, 210, 245, 280, 315, 406, 434, 490, 686, 770 y 798 ddt, diferencias ($P \leq 0.05$) a los 588 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en altura de planta a los 112, 245, 280, 490, 742 y 798 ddt, y diferencias ($P \leq 0.05$) a los 112, 210, 315 y 406 ddt; diferencias ($P \leq 0.01$) en número de tallos a los 175, 315 y 434 ddt, y diferencias ($P \leq 0.05$) a los 140, 245, 462, 518 y 686 ddt; y diferencias ($P \leq 0.01$) en eficiencia en el uso de la radiación a los 140, 210, y 742 ddt, y diferencias ($P \leq 0.05$) a los 112, 175, 315, 434 y 770 ddt.

La comparación del rendimiento de materia seca y sus componentes en riego vs. sequía mostró que el déficit hídrico del suelo en S_1 y S_2 redujo ($P \leq 0.01$) el rendimiento de materia seca total y materia seca en hojas, número de tallos y eficiencia en el uso de la radiación desde los 406 hasta los 798 ddt; las plantas en sequía no recuperaron su capacidad productiva después de experimentar el déficit hídrico en S_1 y S_2 con respecto a las plantas en riego (R_1 y R_2), aún después de los riegos de recuperación (RR_1 y RR_2) (Figura 1). La relación H:T en las plantas bajo sequía fue más alta ($P \leq 0.01$) que en riego (R_1 y R_2), y estas diferencias entre riego y sequía fueron más notorias durante la aplicación de la sequía (S_1 y S_2). La altura de planta en S_1 y S_2 fue menor ($P \leq 0.01$) que en riego (R_1 y R_2) y posteriormente recuperó su capacidad de crecimiento con respecto a su comportamiento en riego. La sobrevivencia de la alfalfa a través de periodos de déficit hídrico en condiciones de campo depende de la duración e intensidad de la sequía, el genotipo, el tipo de suelo (capacidad hídrica del suelo y profundidad del sistema radical) y el ambiente (salinidad y temperatura); su sobrevivencia a periodos cortos (2-3 semanas) sin riego se refleja en su alta capacidad de recuperación al recibir riego nuevamente y producir rendimientos normales en los años subsecuentes⁽²⁴⁾. La mayor capacidad de recuperación de la alfalfa al recibir agua después de experimentar periodos de déficit hídrico⁽²⁴⁾, puede deberse a que las plantas que crecen en condiciones de campo tienen mayor acceso a la humedad y nutrientes en el perfil del suelo, a diferencia de las plantas que crecen en condiciones de invernadero en macetas o tubos de PVC, donde las raíces de las plantas crecen en un ambiente limitado en volumen de suelo, humedad y nutrientes; lo que se refleja en una reducción en la acumulación de biomasa aérea debida a una disminución en la conductancia estomática, transpiración y asimilación⁽³⁾. Los altos valores en la relación H:T en sequía, pudieron deberse a una menor partición de asimilados al tallo con respecto a la hoja; las plantas sometidas a estrés hídrico muestran algunos cambios morfológicos en respuesta al déficit hídrico, al reducir la pérdida o aumentar la absorción de agua para mantener el estatus hídrico del tejido⁽²⁵⁾. La altura de planta fue la única característica morfológica que mostró capacidad de recuperación después de la aplicación de agua (RR_1 y RR_2), al alcanzar valores similares a los observados en las plantas bajo riego; el déficit hídrico del suelo afecta diferentes características morfológicas de las plantas como altura de planta, diámetro del tallo, número, tamaño y área de las hojas, producción de materia seca, partición de asimilados, producción de flores y frutos, y madurez

fisiológica⁽²⁵⁾.

Figura 1: Rendimiento de materia seca total (a) y materia seca de hojas (b), relación hoja:tallo (c), altura de planta (d), número de tallos (e) y eficiencia en el uso de la radiación (f) en 18 cortes en riego (R₁ y R₂) y sequía (S₁ y S₂), promedio de 10 variedades de alfalfa

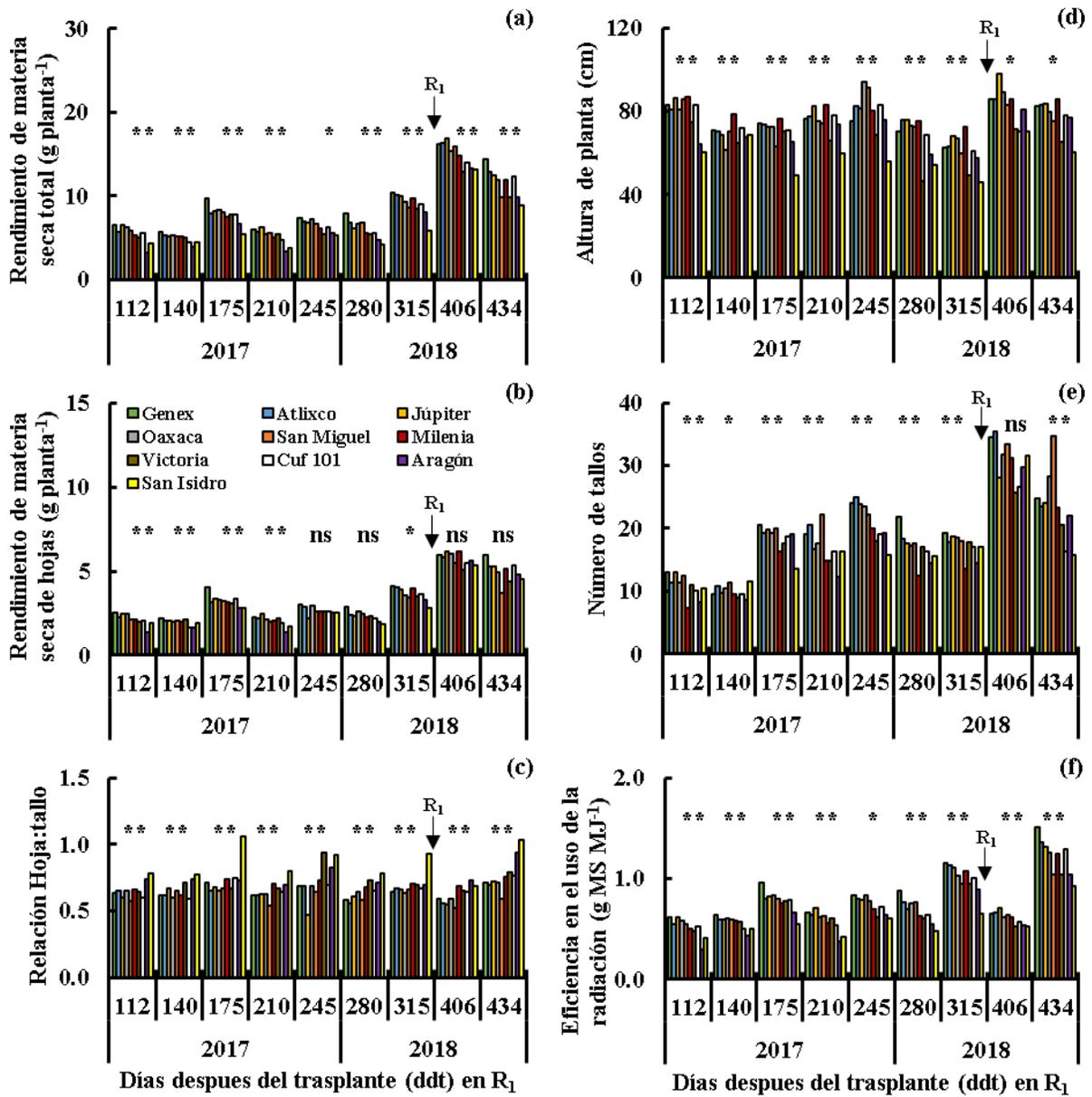


Montecillo, Texcoco, Estado de México [R₁= Riego de recuperación en R₁; R₂=Riego de recuperación en R₂; *(P<0.05); **(P<0.01); ns (no significativo)].

Por otro lado, en riego (R₁ y R₂) se observó una amplia variabilidad (P<0.01) entre genotipos para rendimiento de materia seca total (Figuras 2a y 3a), relación H:T (Figuras 2c y 3c), altura de planta (Figuras 2d y 3d) y eficiencia en el uso de la radiación (Figuras 2f y 3f) en todos los cortes en R₁ (112 a 434 ddt) y R₂ (462 a 798 ddt). Las variedades Genex, Atlixco, Júpiter, Oaxaca, San Miguel y Milenia produjeron mayor (P<0.01) rendimiento de materia

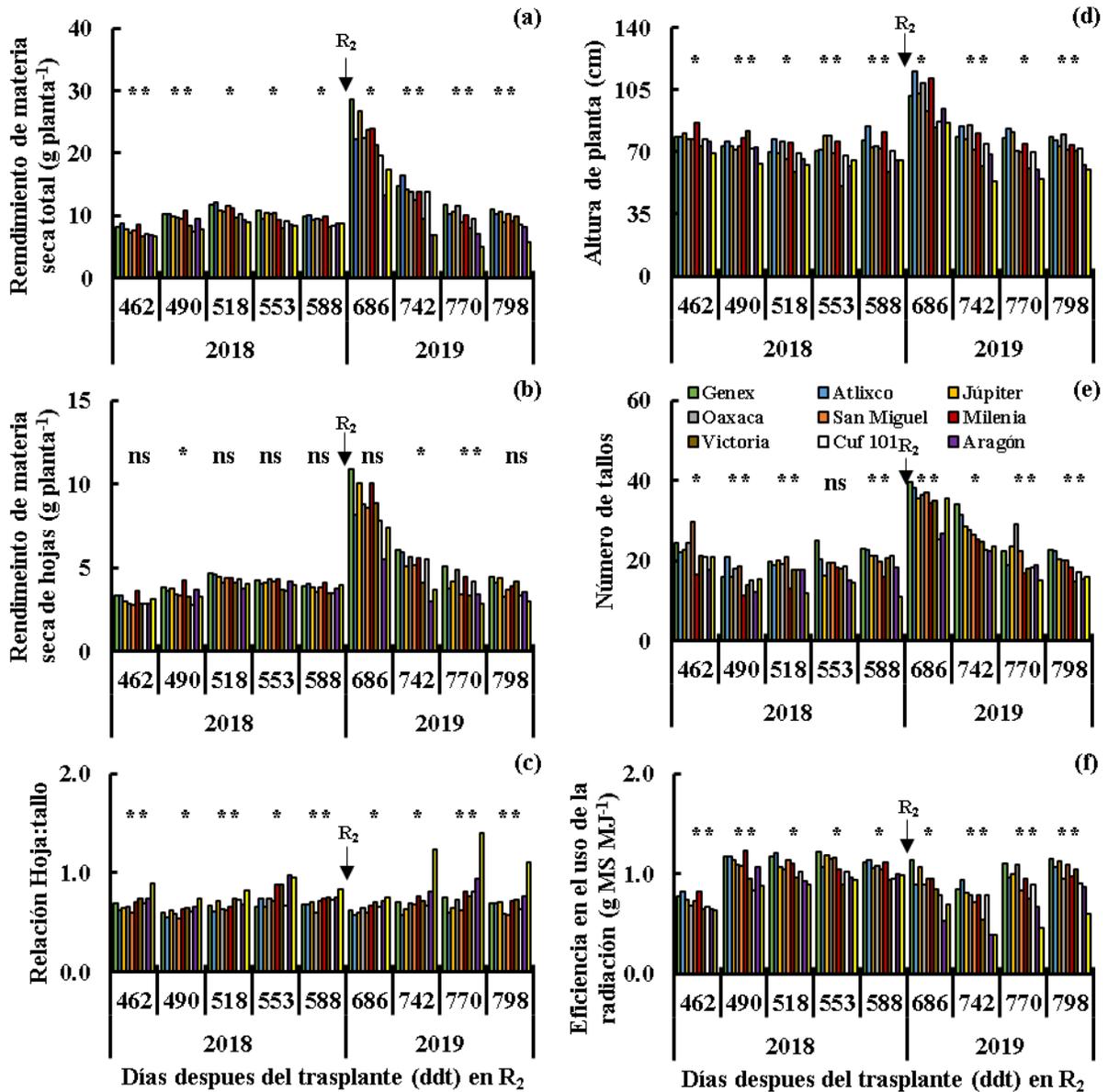
seca total que las otras variedades en todos los cortes en R₁ (Figura 2a), y sólo las variedades Genex, Atlixco, Júpiter y Milenia mostraron alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca total en R₂ (Figura 3a). El alto rendimiento de materia seca total en las variedades Genex, Atlixco, Júpiter, Oaxaca, San Miguel y Milenia (Figura 2a) estuvo acompañado de alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca de hojas (Figura 2b), altura de planta (Figura 2d), número de tallos (Figura 2e) y eficiencia en el uso de la radiación (Figura 2f) en R₁. El alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca total de las variedades Genex, Atlixco, Júpiter y Milenia (Figura 3a) también estuvo acompañado por un alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca de hojas (Figura 3b), altura de planta (Figura 3d), número de tallos (Figura 3e) y eficiencia en el uso de la radiación (Figura 3f) en R₂. Las variedades Victoria, Aragón y San Isidro (Figura 2c), y Aragón y San Isidro (Figura 3c) mostraron mayor ($P \leq 0.01$) relación H:T que las otras variedades en R₁ y R₂. En un estudio con 11 cultivares de alfalfa en condiciones de riego en invernadero, se determinó que las variedades BCB, ALF y AFR mostraron mayor rendimiento de materia seca total, materia seca de raíces, tasa de elongación del tallo, contenido relativo de agua y diámetro de raíces que las otras variedades de alfalfa⁽⁶⁾. Las variedades F 1412-02, F 1535-03, Roxana y F 2007-08 y F 1414-02, F 1711-05, F 1715-05 y F 2010-08 sobresalieron entre un grupo de 74 genotipos en condiciones de riego en invernadero, al producir mayor rendimiento de materia seca total, altura de planta y número de tallos que el resto de las variedades⁽⁴⁾.

Figura 2: Rendimiento de materia seca total (a) y materia seca de hojas (b), relación hoja tallo (c), altura de planta (d), número de tallos (e) y eficiencia en el uso de la radiación (f) en nueve cortes en riego (R_1), para 10 variedades de alfalfa



R_1 = Riego en el periodo de corte de 112 a 406 ddt.

Figura 3: Rendimiento de materia seca total (a) y materia seca de hojas (b), relación hoja tallo (c), altura de planta (d), número de tallos (e) y eficiencia en el uso de la radiación (f) en nueve cortes en riego (R_2), para 10 variedades de alfalfa

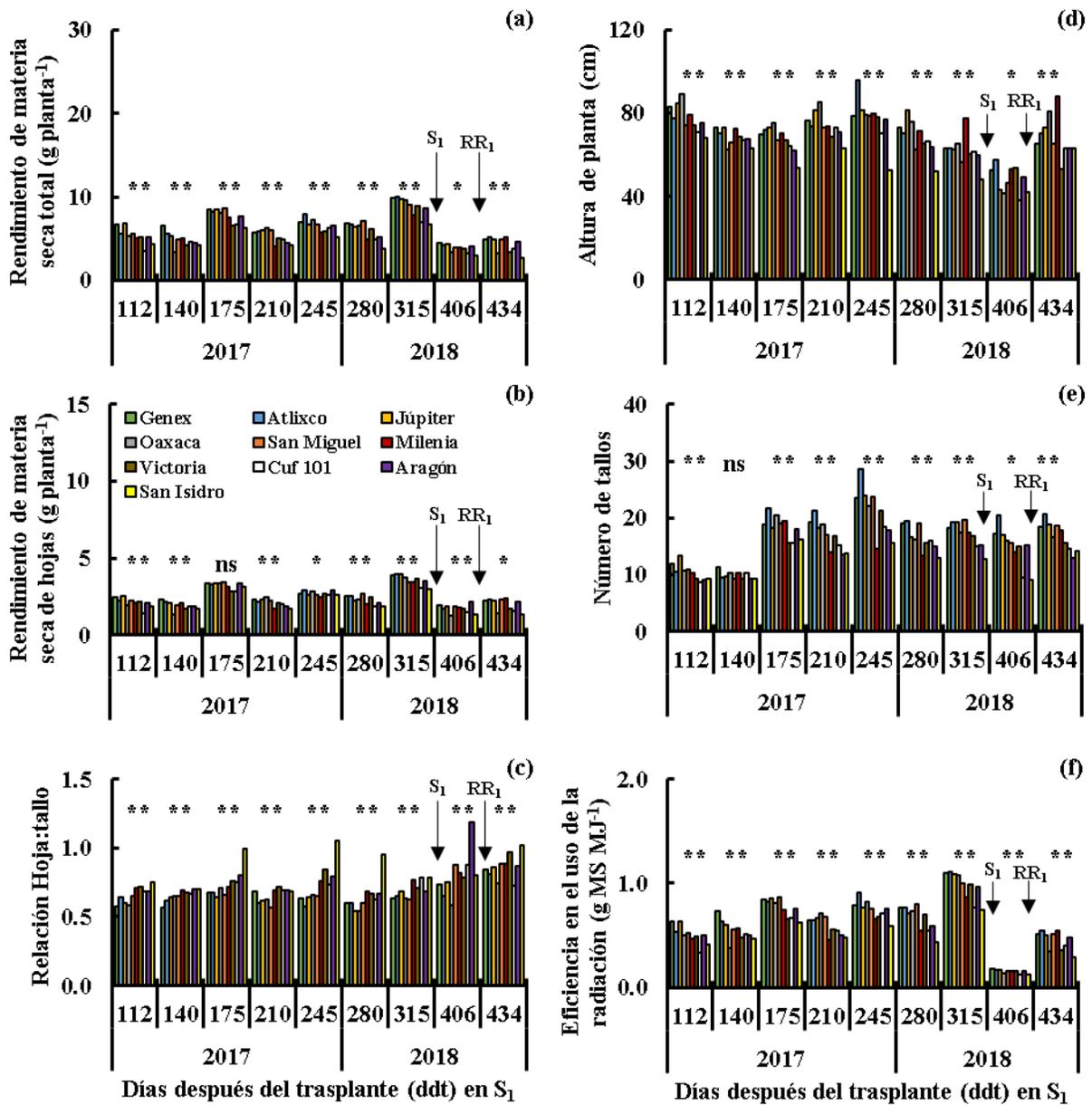


R_2 = Riego en el periodo de corte de 462 a 798 ddt.

En sequía también se observó una variabilidad amplia ($P \leq 0.01$) entre genotipos para rendimiento de materia seca total (Figuras 4a y 5a), relación H:T (Figuras 4c y 5c), altura de planta (Figuras 4d y 5d) y eficiencia en el uso de la radiación (Figuras 4f y 5f) en todos los cortes en S_1 (112 a 406 ddt) y S_2 (462 a 798 ddt). Las variedades Genex, Atlixco, Júpiter, Oaxaca, San Miguel y Milenia produjeron mayor ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca total que las otras variedades en todos los cortes en S_1 (Figura 4a), y sólo las variedades Genex, Atlixco, Júpiter y Milenia mostraron alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca total en S_2

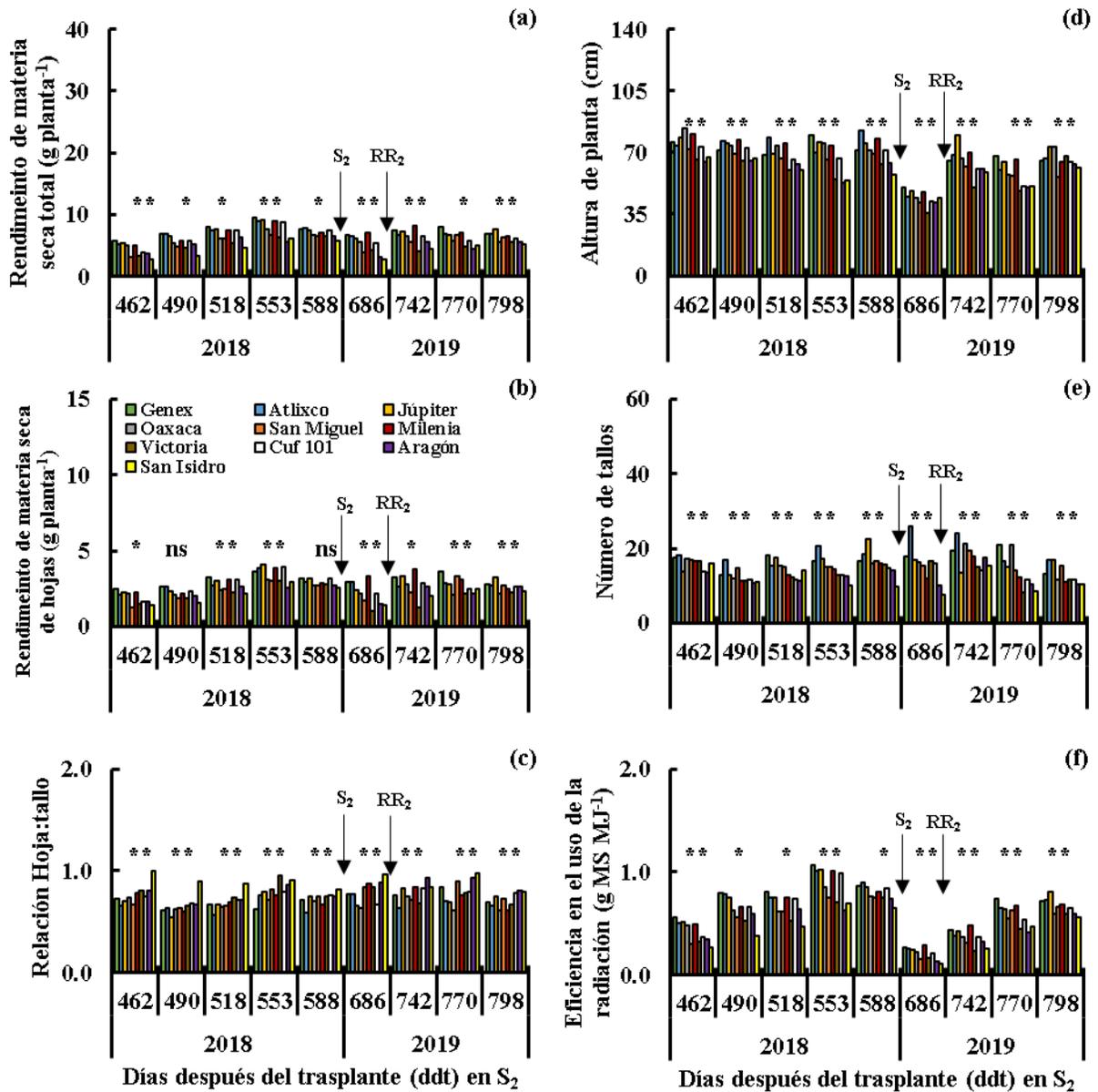
(Figura 5a). El rendimiento alto de materia seca total de las variedades Atlixco, Júpiter, Oaxaca, San Miguel y Milenia (Figura 4a) estuvo acompañado de mayor ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca de hojas (Figura 4b), altura de planta (Figura 4d), número de tallos (Figura 4e) y eficiencia en el uso de la radiación (Figura 4f) en R_1 . En R_2 el mayor ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca total de las variedades Genex, Atlixco, Júpiter y Milenia (Figura 5a) también estuvo acompañado de alto ($P \leq 0.01$) rendimiento de materia seca de hojas (Figura 5b), altura de planta (Figura 5d), número de tallos (Figura 5e) y eficiencia en el uso de la radiación (Figura 5f). Las variedades Milenia, Victoria, Cuf-101, Aragón y San Isidro (Figura 4c), y Victoria, Aragón y San Isidro (Figura 5c) mostraron mayor ($P \leq 0.01$) relación H:T que las otras variedades en R_1 y R_2 . Otros estudios en diferentes variedades de alfalfa bajo sequía en invernadero, detectaron genotipos que reducen menos la elongación del tallo, tasa relativa de crecimiento y biomasa aérea con respecto a riego, además de mantener mayor capacidad del crecimiento de las raíces, contenido relativo de agua, contenido de clorofila y eficiencia en el uso del agua⁽⁶⁾. La variedad Gold Queen produjo mayor rendimiento de materia seca y carbohidratos hidrosolubles, y fue más resistente a sequía que la variedad Suntory en condiciones de campo; la sequía disminuyó el contenido de proteína cruda y aumentó la fracción de fibra en respuesta a la deficiencia hídrica en las dos variedades de alfalfa⁽⁷⁾. Los genotipos Amerist (EE. UU.), Sardi10 y Siriver (Australia), y Melissa (Francia) mostraron mayor tolerancia a sequía que otras variedades de alfalfa, debido a que produjeron hojas más delgadas, acumularon más prolina y potasio, y mantuvieron una mayor eficiencia en el uso del agua en condiciones de deficiencias hídricas⁽²⁶⁾. Las variedades Aragón y San Isidro mostraron consistentemente altos valores promedio para la relación H:T en riego y sequía; esta característica morfológica de la planta es altamente apreciada como un estimador de la calidad del forraje y puede ser utilizada para mejorar el rendimiento, y calidad de la materia seca en líneas, familias de medios hermanos o clones en poblaciones amplias, al considerar sus altos valores heredabilidad en sentido estrecho ($h^2=0.75$)⁽²⁷⁾.

Figura 4: Rendimiento de materia seca total (a) y materia seca de hojas (b), relación hoja tallo (c), altura de planta (d), número de tallos (e) y eficiencia en el uso de la radiación (f) en nueve cortes en sequía (S_1), para 10 variedades de alfalfa



S_1 = Sequía en el periodo de cortes de 112 a 406 ddt.

Figura 5: Rendimiento de materia seca total (a) y materia seca de hojas (b), relación hoja tallo (c), altura de planta (d), número de tallos (e) y eficiencia en el uso de la radiación (f) en nueve cortes en sequía (S_2), para 10 variedades de alfalfa



S_2 = Sequía en el periodo de cortes de 462 a 798 ddt.

La varianza fenotípica para rendimiento total de materia seca y materia seca de hojas, relación H:T, altura de planta, número de tallos y eficiencia en el uso de la radiación en riego (R_1 y R_2) fue mayor ($P \leq 0.05$) que en sequía (S_1 y S_2). La varianza fenotípica para el rendimiento total de materia seca y sus componentes fue mayor ($P \leq 0.05$) que los demás componentes de varianza en riego y sequía. No obstante, la varianza ambiental contribuyó en mayor proporción ($P \leq 0.05$) a la varianza fenotípica que la varianza genética en ambos; riego y sequía. La varianza genética aditiva fue mayor ($P \leq 0.05$) que la varianza genética de

dominancia para todos los caracteres medidos en las plantas en riego y sequía. La varianza de la interacción fue menor que las varianzas fenotípica, ambiental y genética aditiva, para todos los caracteres medidos en las plantas en riego y sequía (Cuadro 2). En alfalfa autotetraploide se obtuvieron resultados similares al estimar los componentes de varianza; la varianza de dominancia fue mucho menor que la varianza aditiva para el rendimiento de materia seca y sus componentes⁽²⁸⁾. La varianza aditiva fue significativamente mayor de cero y la varianza genética, para el rendimiento de materia seca total fue principalmente aditiva en una población F₁ de alfalfa en condiciones controladas de crecimiento⁽²⁹⁾. La heredabilidad (h^2) fue de baja para rendimiento de materia seca de hojas a moderada para el rendimiento de materia seca total, relación H:T, altura de planta, número de tallos y eficiencia en el uso de la radiación en riego y sequía (Cuadro 2). Estos valores de heredabilidad son similares a los obtenidos para la biomasa aérea y altura de planta en alfalfa anual (*Medicago sativa* subesp. *falcata*) en condiciones de campo⁽²⁸⁾, y podrían ser útiles en el mejoramiento del rendimiento de materia seca de alfalfa con el apoyo de la selección genómica⁽²⁷⁾.

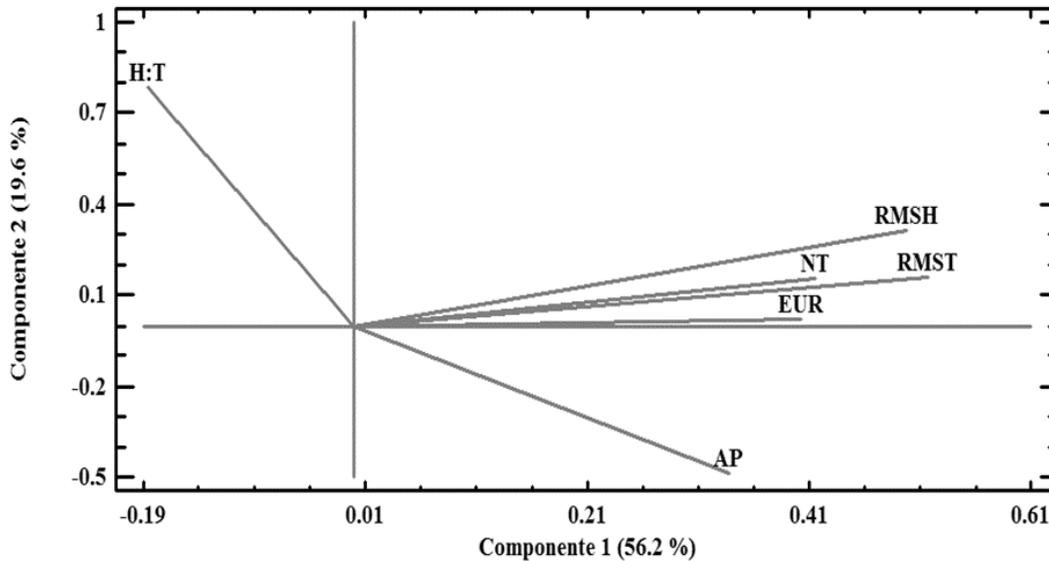
Cuadro 2: Parámetros genéticos estimados para rendimiento de materia seca total (RMST) y materia seca de hojas (RMSH), relación hoja:tallo (H:T), altura de planta (AP), número de tallos (NT) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en riego (R₁ y R₂), y sequía (S₁ y S₂), promedio de 10 variedades de alfalfa

Parámetros genéticos	RMST	RMSH	H:T	AP	NT	EUR
Riego R₁ y R₂						
Varianza fenotípica (σ_f^2)	3.6 (0.7)	0.5 (0.1)	0.01 (0.001)	86.4 (7.6)	16.0 (1.6)	0.021 (0.001)
Varianza genotípica (σ_g^2)						
aditiva (σ_A^2)	1.2 (0.4)	0.1 (0.05)	0.005 (0.0003)	31.6 (1.2)	4.5 (0.8)	0.01 (0.001)
de dominancia (σ_D^2)	0.3	0.02	0.001	7.9	1.1	0.002
de interacción (σ_{g*fc}^2)	0.7	0.06	0.002	12.3	2.5	0.002
Varianza ambiental (σ_e^2)	1.7 (0.4)	0.4 (0.08)	0.004 (0.0008)	42.6 (6.9)	9.0 (1.6)	0.01 (0.001)
Heredabilidad (h^2)	0.3 (0.04)	0.2 (0.04)	0.4 (0.04)	0.4 (0.03)	0.3 (0.04)	0.4 (0.04)
Sequía S₁ y S₂						
Varianza fenotípica (σ_f^2)	1.5 (0.2)	0.2 (0.03)	0.01 (0.001)	61.6 (5.8)	11.5 (0.8)	0.015 (0.007)
Varianza genotípica (σ_g^2)						
aditiva (σ_A^2)	0.5 (0.02)	0.04 (0.004)	0.004 (0.0003)	20.4 (2.0)	4.1 (0.3)	0.046 (0.005)
de dominancia (σ_D^2)	0.1	0.01	0.001	5.1	1.0	0.001
de interacción (σ_{g*fc}^2)	0.2	0.04	0.004	13.7	1.8	0.002
Varianza ambiental (σ_e^2)	0.8 (0.2)	0.1 (0.03)	0.001 (0.0003)	27.5 (4.9)	5.5 (0.8)	0.008 (0.2)
Heredabilidad (h^2)	0.3 (0.04)	0.2 (0.04)	0.4 (0.03)	0.3 (0.04)	0.4 (0.04)	0.3 (0.04)

El análisis de componentes mayores (CP1 y CP2) identificó dos componentes que explican la mayor proporción de la variación total (75.8 %) mostrada en el experimento. El CP1 explicó el 56.2 % de la variación y tuvo correlación positiva con el rendimiento de materia seca total ($r=0.52$), rendimiento de materia seca de hojas (0.50), número de tallos ($r=0.42$), eficiencia en el uso de la radiación ($r=0.40$) y altura de planta ($r=0.34$), y correlación negativa con la relación H:T ($r=-0.19$). El CP2 explicó sólo el 19.6 % de la variabilidad observada y tuvo correlación positiva con la relación H:T ($r=0.78$) y rendimiento de materia

seca de hojas ($r=0.31$), y correlación negativa con altura de planta ($r= -0.49$) (Figura 6). Adicionalmente, el rendimiento de materia seca total se relacionó positivamente con el número de tallos y el rendimiento de materia seca de hojas, y negativamente con altura de planta; la altura de planta se relacionó negativamente con la relación H:T. La variabilidad observada para rendimiento de materia seca y sus componentes en el presente estudio fue similar a la observada en un grupo de 27 poblaciones, y cultivares de alfalfa en condiciones de campo, donde el CP1 contribuyó con el 58.2 % de la variabilidad total y mostró asociación positiva con rendimiento de materia seca y verde, vigor, hábito de crecimiento, regeneración de la planta y ancho del foliolo central⁽³⁰⁾. Otros resultados en alfalfa con riego y secano en campo mostraron un CP1 con 54.3 % de la variabilidad total y asociación positiva con el diámetro de raíces laterales y número de raíces laterales o ramificadas⁽³¹⁾. Es interesante señalar la similitud en los valores observados para el CP1 y la variabilidad entre genotipos en estos estudios, y los caracteres de la planta que tuvieron mayor asociación positiva con dicho componente, sobre todo con el rendimiento de materia seca total.

Figura 6: Plano biplot del rendimiento de materia seca vs. rendimiento de materia seca total (RMST), rendimiento de materia seca de hojas (RMSH), relación H:T (H:T), número de tallos (NT), altura de planta (AP) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en riego (R_1 y R_2) y sequía (S_1 y S_2), en promedio de 10 variedades de alfalfa en condiciones de invernadero



Conclusiones e implicaciones

La sequía disminuyó el rendimiento de materia seca total y sus componentes, y las plantas bajo condiciones de déficit hídrico edáfico no recuperaron su capacidad productiva después de experimentar las deficiencias hídricas del suelo, aún después del riego de recuperación. En contraste, la relación H:T fue más alta en las plantas en sequía que en riego y la altura de planta fue el único componente del rendimiento que recuperó su capacidad de crecimiento después del riego de recuperación. El déficit hídrico edáfico también redujo la varianza fenotípica para el rendimiento de materia seca total y sus componentes; la varianza ambiental fue mayor que la varianza genética en riego y sequía. La varianza aditiva fue mayor que la varianza de dominancia para todos los caracteres medidos en riego y sequía. El rendimiento de materia seca total, relación H:T, altura de planta, número de tallos y eficiencia en el uso de la radiación tuvieron mayor heredabilidad en riego y sequía. El rendimiento de materia seca de hojas, número de tallos, eficiencia en el uso de la radiación y altura de planta, se relacionaron positivamente con el rendimiento de materia seca total. Las variedades más productivas podrían utilizarse para la producción de forraje en áreas con escasez de agua y/o como líneas parentales para el mejoramiento del rendimiento de forraje en los programas de selección. Futuro trabajo de investigación en este tema, requiere confirmación en condiciones de campo.

Literatura citada:

1. Guitjens JC. Alfalfa. In: Stewart BA, Nielsen DR, editors. Irrigation of agricultural crops. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin USA; Monograph Number 30 in the series of Agronomy; 1990:537-596.
2. Lauriault L, Marsalis M, Contreras-Govea F, Angadi S. Managing alfalfa during drought. Cooperative Extension Service, College of Agricultural and Environmental Sciences, New Mexico State University. Las Cruces, New Mexico; 2009 (Circular 646):4.
3. Luna-Guerrero MJ, López-Castañeda C, Quero-Carrillo AR, Herrera-Haro JG, Ortega-Cerrilla ME, Martínez-Hernández PA. Water relations and gas exchange in lucerne under drought conditions. Rev Mex Cienc Agríc 2020; Special Publication Number 24:81-92.
4. Petcu E, Schitea M, Drăgan L, Băbeanu N. Physiological response of several alfalfa genotypes to drought stress. Rom Agric Res 2019;36:107-118.
5. Blum A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. Plant Grow Reg 1996;20:135-148.

6. Anower MR, Boe A, Auger D, Mott IW, Peel MD, Xu L, Kanchupati P, Wu Y. Comparative drought response in eleven diverse alfalfa accessions. *J Agron Crop Sci* 2017;203:1-13.
7. Liu Y, Wu Q, Ge G, Han G, Jia Y. Influence of drought stress on alfalfa yields and nutritional composition. *BMC Plant Biology* 2018;18(13):1-9. doi:10.1186/s12870-017-1226-9.
8. Annicchiarico P, Pecetti L, Tava A. Physiological and morphological traits associated with adaptation of lucerne (*Medicago sativa*) to severely drought-stressed and to irrigated environments. *Ann Appl Biol* 2013; 162:27–40. doi:10.1111/j.1744-7348.2012.00576.x.
9. Huang Z, Liu Y, Cui Z, Fang Y, He H, Liu BR, Wu GL. Soil water storage deficit of alfalfa (*Medicago sativa*) grasslands along ages in arid area (China). *Field Crop Res* 2018;221:1-6.
10. Falconer DS. Introducción a la genética cuantitativa. México: Cía. Editorial Continental, SA de CV; 1984.
11. Hill J, Becker HC, Tigerstedt PMA. Quantitative and ecological aspects of plant breeding. London: Chapman & Hall; 1998.
12. Bellague D, Hammedi-Bouzina MM, Abdelguerfi A. Measuring the performance of perennial alfalfa with drought tolerance indices. *Chil J Agric Res* 2016;76(3):273-284. doi:10.4067/ S0718-58392016000300003.
13. Márquez-Ortiz JJ, Lamb JFS, Johnson LD, Barnes DK, Stucker RE. Heritability of crown traits in alfalfa. *Crop Sci* 1999;39:38-43.
14. Luna-Guerrero MJ, López-Castañeda C, Hernández-Garay A. Genetic improvement of aerial alfalfa biomass and its components: half-sib family selection. *Rev Mex Cienc Pecu* 2020;11(4):1126-1141. doi.org/10.22319/rmcp.v11i4.5344.
15. García E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Serie Libros Núm. 6, Instituto de Geografía, UNAM. México, DF; 2004.
16. Luna-Guerrero MJ, López-Castañeda C, Hernández-Garay A, Martínez-Hernández PA, Ortega-Cerrilla ME. Evaluación del rendimiento de materia seca y sus componentes en germoplasma de alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Rev Mex Cienc Pecu* 2018;9(3):486-505. doi.org/10.22319/rmcp.v9i3.4440.
17. Molina-Galán JD. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). México, DF: AGT Editor, SA; 1992.

18. Márquez-Sánchez F, Sahagún-Castellanos J. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 1994;39(3):197-201.
19. Melendres-Martínez JI, Valdivia-Bernal R, Lemus-Flores C, Medina-Torres R, García-López M, Ortiz-Caton M, *et al.* Estimación de parámetros genéticos de maíz bajo mejoramiento por selección recíproca recurrente. *Rev Mex Cienc Agríc* 2018;9(7):1327-1337.
20. Galicia-Juárez M. Varianza genética y mapeo molecular de rendimiento y calidad nutricional en familias de medios hermanos en *Medicago sativa* [tesis maestría]. Texcoco, México: Colegio de Postgraduados; 2012.
21. Hill J, Becker HC, Tigerstedt PMA. Quantitative and ecological aspects of plant breeding. London: Chapman & Hall; 1998.
22. SAS (Statistical Analysis System), Version 9.4 para Windows. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA; 2012.
23. Hinkelmann K, Kempthorne O. Design and analysis of experiments. Volume 1: Introduction to experimental design. USA: A John Wiley and Sons, Inc; 2008.
24. Orloff S, Putnam D, Bali K. Drought strategies for alfalfa. Agriculture and Natural Resources, UC, USA. Publication 8522; 2015:1-9 (<http://anrcatalog.ucanr.edu/>).
25. Anjum SA, Ashraf U, Zohaib A, Tanveer M, Naeem M, Ali I, Tabassum T, Nazir U. Growth and developmental responses of crop plants under drought stress: a review. *Zemdirbyste-Agriculture* 2017;104(3):267-276. doi:10.13080/z-a.2017.104.034.
26. Benabderrahim MA, Hamza H, Haddad M, Ferchichi A. Assessing the drought tolerance variability in Mediterranean alfalfa (*Medicago sativa* L.) genotypes under arid conditions. *Plant Biosystems* 2015; 149 (2):395-403. doi.org/10.1080/11263504.2013.850121.
27. Annicchiarico P. Alfalfa forage yield and leaf/stem ratio: narrow-sense heritability, genetic correlation, and parent selection procedures. *Euphytica* 2015;205(2):409-420. doi:10.1007/s10681-015 1399-y.
28. Riday H, Brummer EC. Narrow sense heritability and additive genetic correlations in alfalfa subsp. falcata. *J Iowa Academy Sci* 2007;114(1-4):28-34.
29. Bowley SR, Christie BR. Inheritance of dry matter yield in a heterozygous population of alfalfa. *Can J Plant Sci* 1981;61:313-318.

30. Tucak M, Popović S, Čupić T, Šimić G, Gantner R, Meglič V. Evaluation of alfalfa germplasm collection by multivariate analysis based on phenotypic traits. *Rom Agric Res* 2009;26:47-52.
31. Odorizzi A, Basigalup D, Arolfo V, Balzarini M. Análisis de la variabilidad de caracteres de raíz en poblaciones de alfalfa (*Medicago sativa* L.) con alto número de raíces laterales. *AgriSci* 2008;25(2):65-73.

Cuadro 1: Factores de variación, grados de libertad (GL) y significancia del rendimiento de materia seca total (RMST) y materia seca de hojas (RMSH), relación hoja:tallo (H:T), altura de planta (AP), número de tallos (NT) y eficiencia en uso de la radiación (EUR) en riego (R₁) y sequía (S₁) (112-434 ddt), y en R₂ y S₂ (462-798 ddt)

Característica	GL	112	140	175	210	245	280	315	406	434	462	490	518	553	588	686	742	770	798
RMST (g MS planta ⁻¹)																			
A	1	ns	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**						
B	9	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
A*B	9	**	**	*	**	ns	ns	*	**	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns
RMSH (g MS planta ⁻¹)																			
A	1	ns	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**						
B	9	**	**	**	**	ns	**	**	ns	ns	**	*	**	ns	ns	*	**	**	**
A*B	9	**	**	*	**	ns	*	*	ns										
Relación H:T																			
A	1	ns	**	**	**	**	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns						
B	9	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
A*B	9	**	**	**	**	**	**	**	**	**	ns	**	ns	ns	*	**	ns	**	**
AP (cm)																			
A	1	ns	**	**	**	ns	ns	ns	ns	**	**	**	**						
B	9	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
A*B	9	**	*	ns	*	**	**	*	*	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	**	ns	**
NT																			
A	1	ns	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**						
B	9	**	ns	**	**	**	**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
A*B	9	ns	*	**	ns	*	ns	**	ns	**	*	ns	*	ns	ns	*	ns	ns	ns
EUR (g MS MJ ⁻¹)																			
A	1	ns	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**						
B	9	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
A*B	9	*	**	*	**	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns

A=Tratamientos de humedad edáfica (Riego=R₁ y R₂, y Sequía=S₁ y S₂); B=Genotipos; A*B Interacción tratamientos de humedad edáfica*genotipos; *(P≤0.05); ***(P≤0.01); ns (no significativo). S₁ (345-406 ddt) y S₂ (620-688 ddt).