

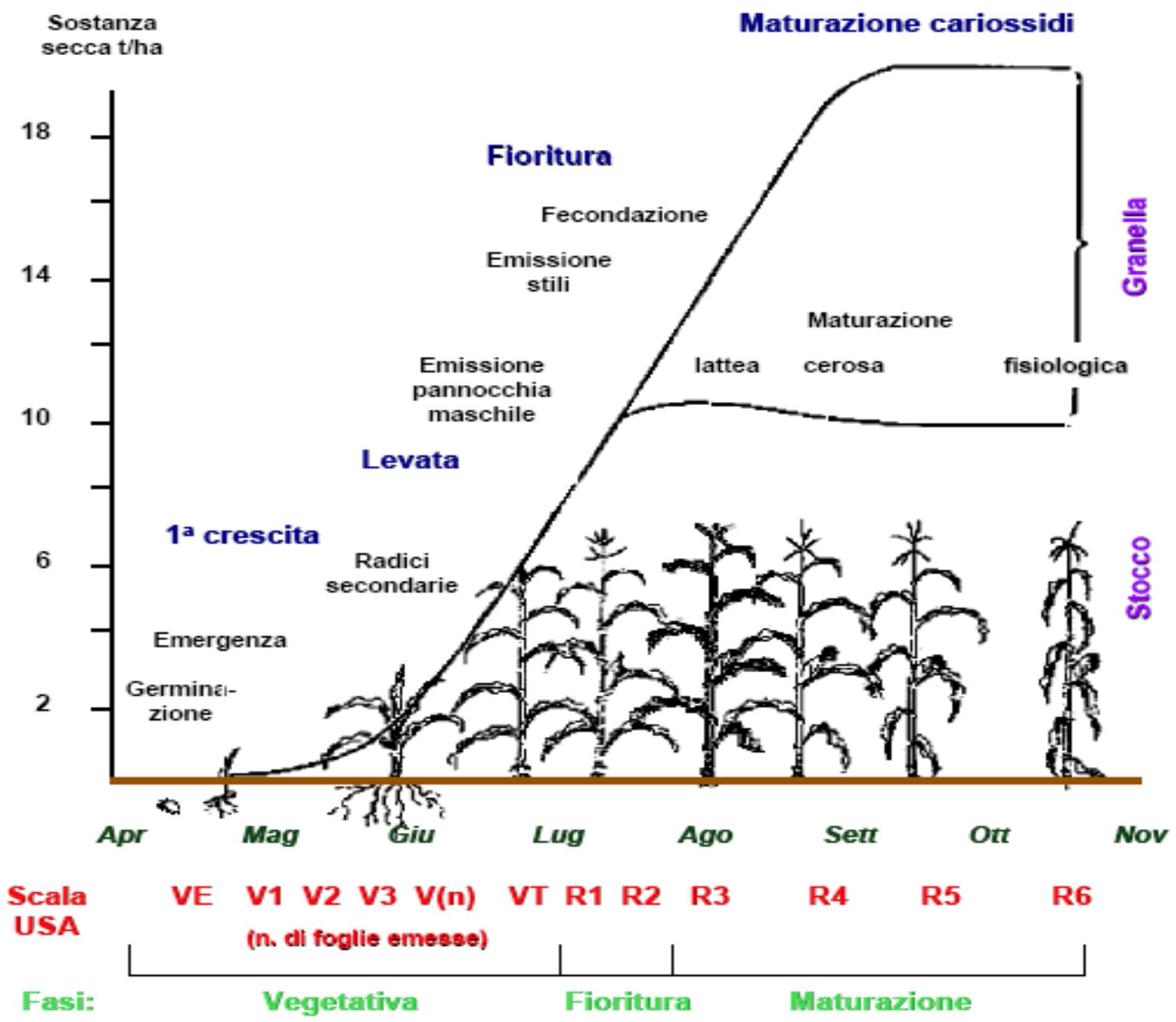


MAIS

CICLO BIOLÓGICO



CICLO BIOLOGICO



Stadi fenologici del mais

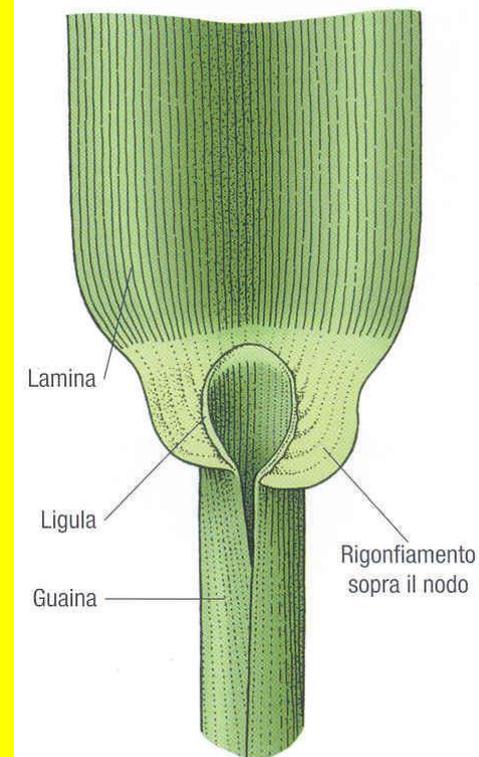
V_E	Emergenza
V_1	1 ^a foglia*
V_2	2 ^a foglia
V_3	3 ^a foglia
V_n	N ^o foglia (cambia con l'ibrido)
V_t	Compare l'infiorescenza maschile e la spiga senza sete
R_1	Comparsa delle sete, impollinazione**
R_2	Formazione delle cariossidi che si presentano bianche e con liquido trasparente all'interno
R_3	Maturazione lattea. Le cariossidi sono colorate, con liquido di color latte
R_4	Maturazione cerosa. Consistenza pastosa della cariossidi
R_5	Formazione del dente nella cariossidi
R_6	Maturazione fisiologica. Comparsa del punto nero alla base della cariossidi

V = fase vegetativa

R = fase riproduttiva

* Ogni stadio fogliare è definito dall'ultima foglia il cui collare è visibile

** Gli stadi seguenti a R_1 vengono valutati considerando le cariossidi della parte centrale della spiga



Schema delle diverse parti della foglia

GERMINAZIONE - EMERGENZA

In condizioni adatte di umidità, di temperatura e di arieggiamento, il seme assorbe acqua e inizia la mobilitazione delle sostanze di riserva. Dagli involucri della cariosside fuoriesce la **radichetta** embrionale, cui segue il **coleoptile**, all'inizio più lento nel crescere di quanto non sia la prima.

Si sviluppano poi **radici embrionali laterali**, meno vigorose di quella primaria: tutte formano l'apparato radicale seminale.

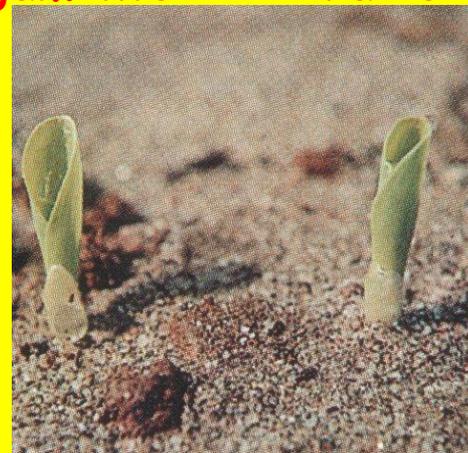
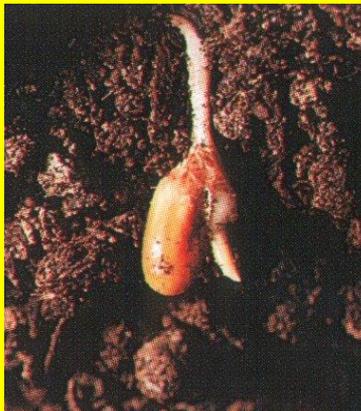
La temperatura minima per avere germinazione e nascite accettabilmente rapide e regolari è di 12 °C. Quindi la semina può essere fatta appena tale temperatura media si riscontra nel terreno alla profondità (5 cm circa) alla quale va deposto il seme.

Dal coleoptile si svolge la prima foglia, alla quale corrisponde nel terreno un primo nodo a profondità variabile secondo le circostanze, ma sempre prossimo alla superficie.

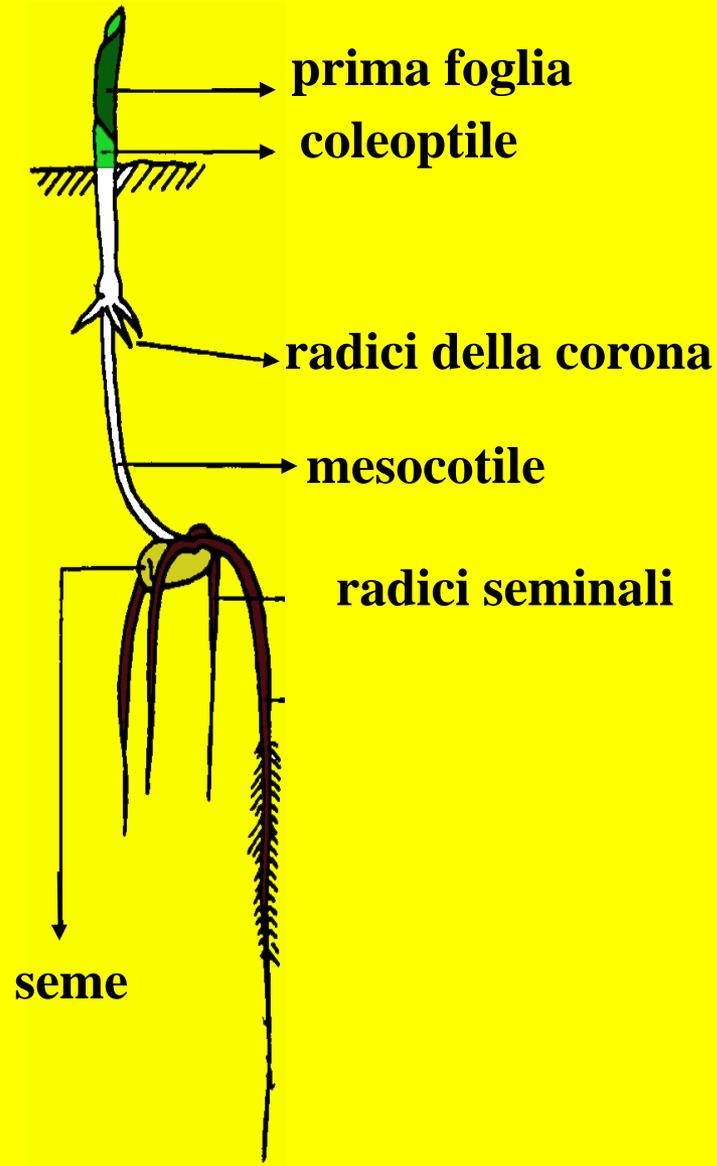
IN FUNZIONE DELLA TEMPERATURA

18-20 gg a 10-13°C 8-10 gg a 16-18°C 4-5 gg a 25°C

La temperatura influisce pure sull'allungamento delle radici



Stadio di emergenza





Emergenza e stadi successivi fino a V_2

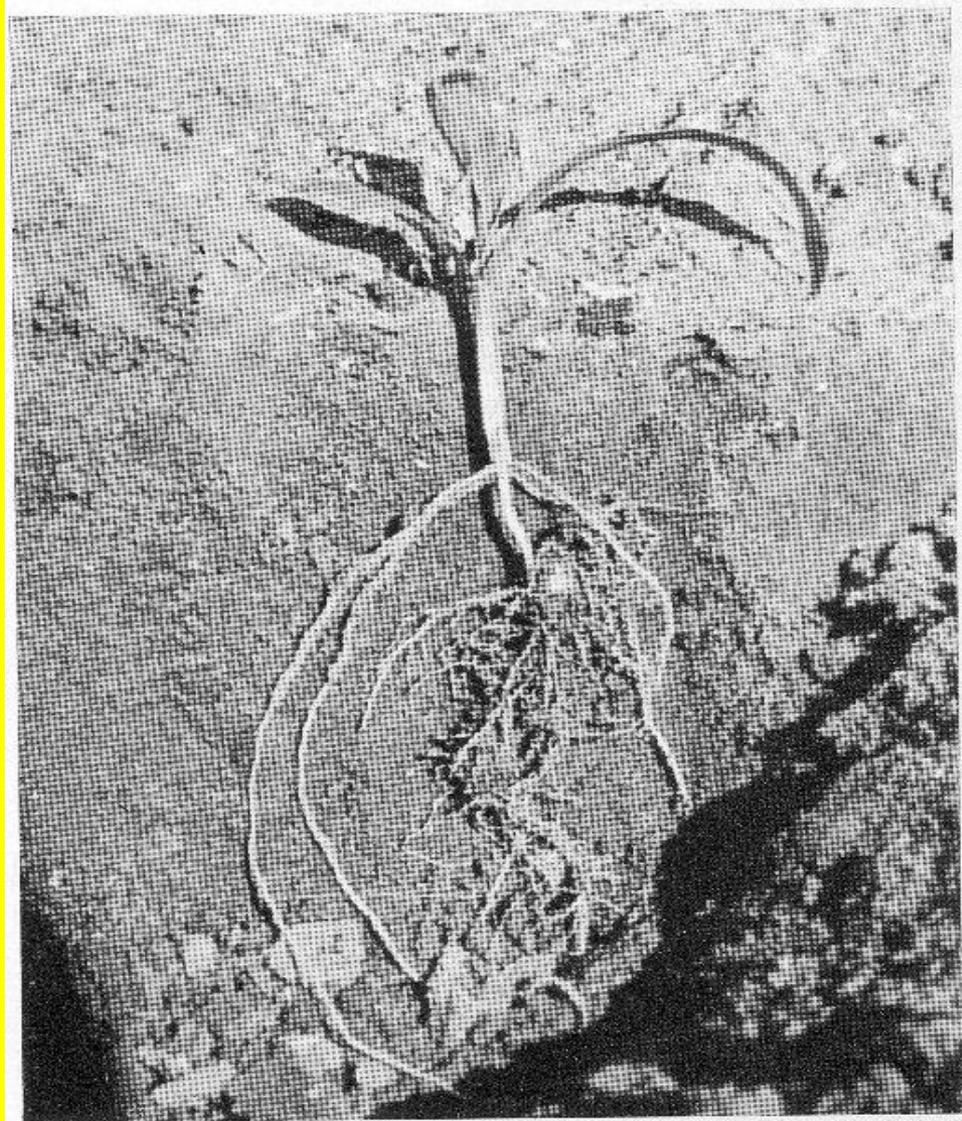


Fig. 4 - Apparato radicale primario in via di esaurimento e radici permanenti in fase di rapido sviluppo.

SVILUPPO FOGLIARE

La differenziazione delle foglie avviene nell'apice meristematico posto all'interno della pianta a livello della superficie del terreno, o subito sotto.

La seconda foglia e le successive sorgono alterne, da ognuno dei nodi soprastanti al primo; dagli stessi nodi basali spuntano le radici avventizie, che talora restano aeree.

Dopo l'emissione della terza o quarta foglia, a un mese o un mese e mezzo dalla semina, incomincia, con la levata, lo sviluppo completo della pianta che, se le condizioni colturali sono favorevoli, è molto rapido.

Allo stadio V_4 (con 8-10 foglie visibili) la pianta differenzia l'infiorescenza maschile (punto vegetativo) e dopo 7-8 gg anche quella femminile.

PUNTO VEGETATIVO

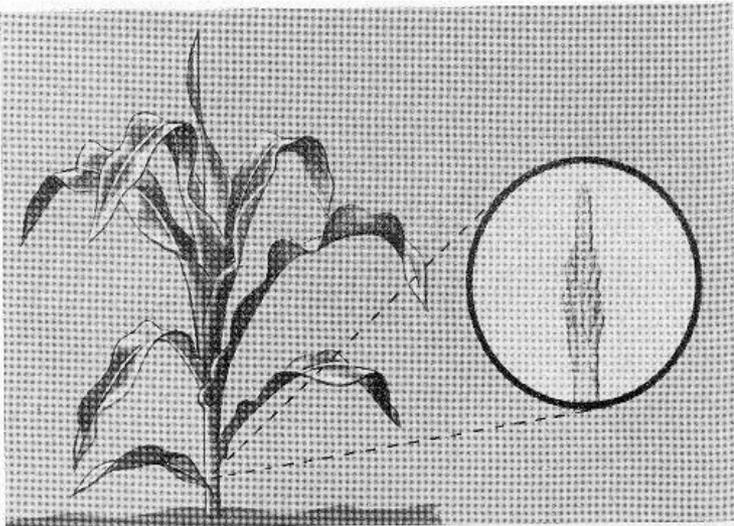


Fig. 6 - Allo stadio vegetativo di otto foglie inizia il rapido differenziamento dell'infiorescenza maschile.

SI DIFFERENZIANO TUTTE LE NUOVE FOGLIE ENTRO LO STADIO V₄ (pianta alta 40-50 cm)

DIVENTA EVIDENTE L'INFIORESCENZA MASCHILE ALL'INTERNO DELLA PIANTA

**GLI INTERNODI SI ALLUNGANO E IN 4-6 SETTIMANE SI ARRIVA ALLA FIORITURA
NUOVE RADICI VENGONO EMESSE DALLA CORONA**

LEVATA

Dall'inizio della levata

- Dopo circa 4-6 settimane viene emessa l'infiorescenza maschile seguita dalla fioritura.

- Contemporaneamente si ha l'accrescimento dell'apparato radicale.

La durata emergenza-fioritura dipende dalla classe di maturazione del mais:

45-50 gg varietà precocissime

75-80 gg varietà più tardive



FIORITURA E MATURAZIONE

- Dopo 2-3 gg dalla deiscenza delle antere inizia l'emissione degli stigmi nell'infiorescenza femminile (proterandria).
- Dopo la fecondazione la cariosside ingrossa molto rapidamente e dopo circa 3 settimane ha raggiunto le dimensioni finali e si trova alla fase di *maturazione lattea*.
- Dopo circa 25-30 gg si giunge alla fase di *maturazione cerosa*.
- Dopo circa 3 settimane la granella raggiunge l'umidità del 30-35% ed è alla *maturazione fisiologica* ("strato o punto nero").
- Dopo la maturazione fisiologica si verifica esclusivamente una perdita di acqua.

Durata fioritura-maturazione fisiologica è pressochè indipendente dalla classe di maturazione.

Ibridi fast dry down



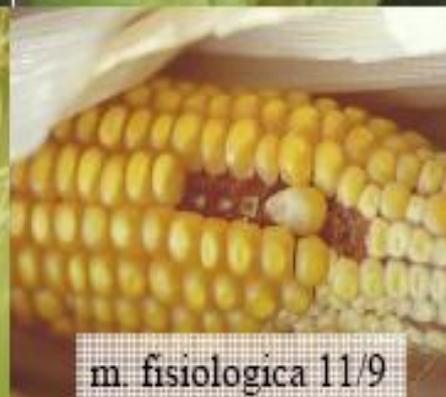
m. lattea 1/8



m. cerosa morbida 14/8



m. cerosa dura 24/8



m. fisiologica 11/9

DURATA DELLO SVILUPPO "VEGETATIVO"



IN QUESTO PERIODO AUMENTANO LE NECESSITA' DI
ACQUA, CALORE E SOSTANZE NUTRITIVE

CARENZE DI QUESTI FATTORI INFLUISCONO NEGATIVAMENTE SU:
INFIORESCENZA FEMMINILE (< n° semi/spiga), < LAI, < RESA

MATURAZIONE

Nei 10-12 giorni successivi alla fecondazione si ha la rapida formazione dell'embrione; successivamente inizia la fase di granigione, caratterizzata da accumulo di amido nell'endosperma delle cariossidi in formazione.

Le cariossidi dapprima lattiginose (maturazione latte), dopo 40-50 giorni dalla fecondazione divengono consistenti, amidacee, pastose sotto le dita, e nei tipi dentati con la fossetta all'apice che comincia a formarsi, hanno un contenuto d'acqua del 40-45%, mentre le brattee più esterne e le foglie più basse cominciano ad ingiallire: è questa la fase di maturazione cerosa, che segna il momento ottimale per la raccolta del mais destinato all'insilamento.

Procedendo ulteriormente la maturazione, la pianta completa l'ingiallimento, mentre la granella diventa sempre più consistente e secca: quando contiene circa il 30-35% d'acqua si trova alla maturazione fisiologica, stadio al quale ha raggiunto il massimo peso secco.

COMPONENTI DELLA RESA

n° PIANTE PER ETTARO	(A)
n° RANGHI PER SPIGA	(B)
LUNGHEZZA DI 1 RANGO	(B)
n° SPIGHE PER PIANTE	(A)
% DI FECONDAZIONE	(B)
PESO DI 1000 SEMI	(C)

$(n^{\circ} \text{ SPIGHE} \times n^{\circ} \text{ SEMI} \times \text{PESO SEMI})/m^2$

Stadio critico per i fattori della resa

	Stadio
N° piante "normali" x m ²	G-V ₆
Dimensioni della spiga numero ranghi lunghezza rango	V ₄ -V ₆ V ₇ -V ₉
Numero cariossidi per spiga	R ₁ -R ₂
Peso delle cariossidi profondità cariosside densità cariosside	R ₄ -R ₅ R ₅

STADI FENOLOGICI

GERMINAZIONE

La radice buca i tegumenti della cariosside

Stadio fisiologico	Ripresa della vita attiva dell'embrione
Componenti della resa	n° piante per ettaro
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Freddo, eccesso di acqua, cattiva qualità del seme, parassiti animali e insetti terricoli
Periodi di grande sensibilità *	++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

STADI FENOLOGICI

EMERGENZA (V_E)

Il coleoptile è visibile alla superficie del suolo.

La coltura si definisce emersa quando il 50% dei coleoptili sono visibili

Stadio fisiologico	Inizio della formazione delle foglie al di sotto della gemma terminale posta sotto il terreno.
Componenti della resa	n° piante per ettaro
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Freddo, eccesso di acqua insetti terricoli e parassiti animali. Profondità di semina
Periodi di grande sensibilità *	++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

STADI FENOLOGICI

STADIO 4 FOGLIE (V₄)

Ha inizio la differenziazione del pennacchio (punto vegetativo) e dopo 7-8 gg la spiga.

Stadio fisiologico	Le riserve delle cariossidi sono consumate la pianta diventa autonoma
Componenti della resa	Il n° di piante diventa definitivo. Inizia la determinazione del n° di ranghi per spiga
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Freddo, eccesso di acqua, insetti (agrotidi, elateredi afidi) e parassiti animali
Periodi di grande sensibilità *	++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

STADI FENOLOGICI

STADIO 9-10 FOGLIE (V_9-V_{10})

Si completa la formazione della spiga. Ha inizio la levata; l'apparato radicale continua nell'accrescimento con formazioni di nuove radici alla corona

Stadio fisiologico	Attività molto intensa di tutti gli organi della pianta
Componenti della resa	La dimensione (lunghezza ranghi) della spiga diventa sempre più definitiva.
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Disponibilità di N. Alimentazione idrica. Allettamento in vegetazione. Piralide
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

PROLIFICITA' DELLA PIANTA

**E' CARATTERISTICA DEGLI IBRIDI MODERNI
IN CONDIZIONE DI COLTURA 1 SOLA SPIGA**

PERIODO CRITICO

**3 SETTIMANE PRIMA
DELLA FIORITURA**

STADI FENOLOGICI

PANICOLO VISIBILE ENTRO L'ULTIMA FOGLIA (V₊)

Stadio di piena levata

Comparsa del pennacchio e dopo 7-8 gg della spiga.

Durata emergenza-fioritura 45-80 gg

Stadio fisiologico	Attività molto intensa di tutti gli organi della pianta
Componenti della resa	La lunghezza della spiga diventa definitiva.
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Disponibilità di N. Alimentazione idrica. Allettamento in vegetazione. Piralide
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

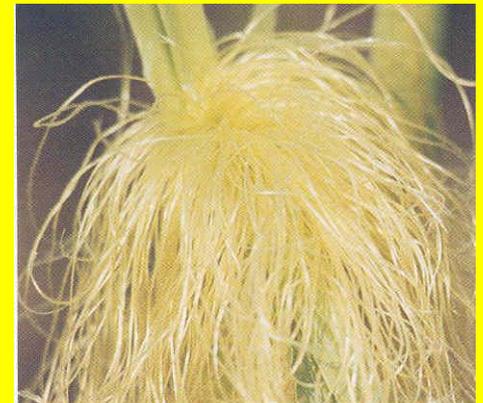
STADI FENOLOGICI

FIORITURA E IMPOLLINAZIONE (R₁)

Pennacchio fuoriuscito completamente, lasciando cadere il polline sulle spighe, che presentano le prime sete



Fioritura maschile



Fioritura femminile

Stadio fisiologico	Fecondazione ed avvio della moltiplicazione cellulare del seme
Componenti della resa	Il n° di cariossidi per spiga
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Alimentazione idrica e disponibilità di N. Alte temperature, vento caldo e secco
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile

++++ molto sensibile

FECONDAZIONE E FERTILITA'

1 OVULO FECONDATO



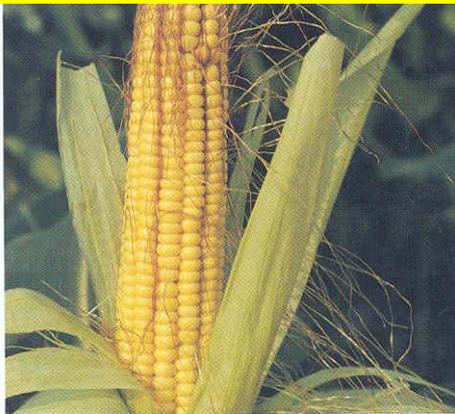
1 CARIOSSIDE

LA % DI OVULI FECONDATI PUO' ESSERE RIDOTTA
NEL CORSO DI 3 SETTIMANE DOPO LA
FECONDAZIONE

PERIODO CRITICO



TRASCORSO QUESTO
RESTA SOLO DA
DETERMINARE IL PESO
UNITARIO DELLA
CARIOSSIDE



Spiga in maturazione lattea

STADI FENOLOGICI

FORMAZIONE DELLA CARIOSSIDE (R₂)

MATURAZIONE LATTEA (R₃)

Quando pressando la cariosside con le dita si osserva tutto il contenuto di colore bianco lattiginoso. Questo stadio si raggiunge dopo circa 20 gg dalla fecondazione.

Stadio fisiologico	Inizio dell'accumulo di amido nella granella
Componenti della resa	Il n° di cariossidi è definitivo. Determinazione del peso di 1000 semi
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Alimentazione idrica. Allettamento in vegetazione. Piralide, malattie delle foglie
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile +++++ molto sensibile

STADI FENOLOGICI

MATURAZIONE CEROSA (R₄)

Si ha accumulo di amido nella granella. Cariosside che si intacca con la pressione dell'unghia. 25 gg dopo R₃.

Stadio fisiologico	La piante si avvia alla senescenza e la migrazione di sintetati diminuisce fino a concludersi
Componenti della resa	Peso di 1000 semi e peso hL
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Disponibilità idrica. Allettamento in vegetazione. Piralide, malattie delle foglie, allettamento parassitario
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile +++++ molto sensibile

STADI FENOLOGICI

FORMAZIONE DEL DENTE DELLA CARIOSIDE (R₅)

MATURAZIONE FISIOLÓGICA (R₆)

Comparsa del punto nero. Non si ha più trasferimento dei fotosintetati

Stadio fisiologico	La piante si avvia alla senescenza e la migrazione di sintetati diminuisce fino a concludersi
Componenti della resa	Peso di 1000 semi e peso hL
Principali fattori limitanti che possono intervenire	Disponibilità idrica. Allettamento in vegetazione. Piralide, malattie delle foglie, allettamento parassitario
Periodi di grande sensibilità *	++++

* + poco sensibile +++++ molto sensibile

DENTATO E VITREO

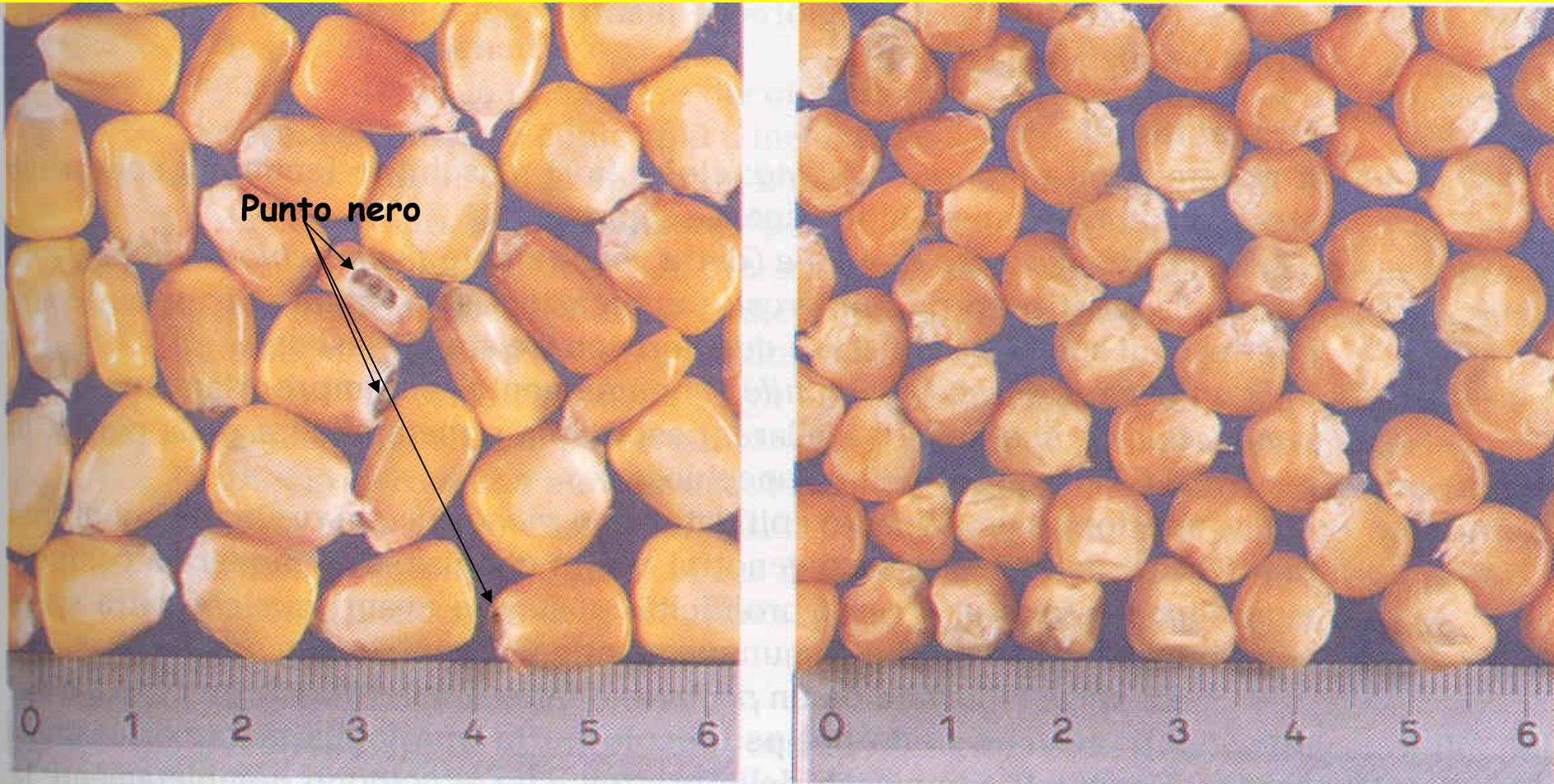


Fig. 1.48. Granella di mais dentato (a sinistra) e vitreo. Nella foto di sinistra si noti lo "strato nero" visibile sulle due cariossidi al centro.

Tab. 1.20. Valori indicativi delle componenti della produzione del mais.

Fasi	Espressione	Valori	
Semina	Semi per m ²	A	7-8
Emergenza	% di emergenza	B	85-90
	Piante per m²	AxB	6-8
Formaz. Spighe	Spighe per pianta	C	1
	Spighe per m²	AxBxC	6-8
Formazione spighe	Fiori per spiga	D	500-800
Fioritura	% di allegagione	E	50-90
	Cariossidi per spiga	DxE	500-700
	Cariossidi per m²	ABCxDE	3.000-5.000
Riempimento	Peso di una cariosside (mg)	F	250-350
	Produzione (g/m ²)	ABCxDExF	1.000-1.400
	Produzione (t ha⁻¹)		10-14

I numeri hanno valore puramente orientativo e si riferiscono a buone, ma normali, condizioni colturali. Si tenga presente che vi sono grandissime possibilità di compensazione tra le varie componenti.



MAIS

**FISIOLOGIA
ED
ESIGENZE**



FOTOSINTESI

PIANTA C4

1 ha → 20 t s.s.

50% GRANELLA

PER OTTENERLA:

ASSIMILA 40 t/ha di CO_2

CONSUMA 4500-6000 m³/ha di ACQUA

UTILIZZA MOLTA ENERGIA SOLARE

FOTOSINTESI E AMBIENTE

LUCE - > INTENSITA' LUMINOSA > CO₂ FISSATA

CO₂ - LE PIANTE C4 UTILIZZANO BENE LA CO₂ DELL'AMBIENTE

TEMPERATURA - IL PROCESSO SI MASSIMIZZA A TEMP. ALTE
LE PIANTE C4 SONO PIU' SENSIBILE AL FREDDO

ACQUA - MIGLIORE UTILIZZO

AZOTO - LE C4 PRODUCONO IL DOPPIO DI S.S. PER UNITA'
DI AZOTO FOGLIARE

SVILUPPO E ATTIVITA' DELLE FOGLIE

RELAZIONI



PIANTA - ARIA

FOTOSINTESI → S.S.

TRASPIRAZIONE → TRASPORTO

IL N° DI FOGLIE E' IN RELAZIONE CON LA PRECOCITA'

dipende da

durata del periodo vegetativo (8-10 o 22-24)

temperatura

fotoperiodo

SVILUPPO DELLE FOGLIE

FATTORI CHE INFLUENZANO LE DIMENSIONI FINALI

ALIMENTAZIONE MINERALE



QUELLA AZOTATA IN PARTICOLARE

SUPERFICIE FOGLIARE

DI UNA PIANTA
le foglie erette
consentono un
maggiore investimento

DELLA COLTURA

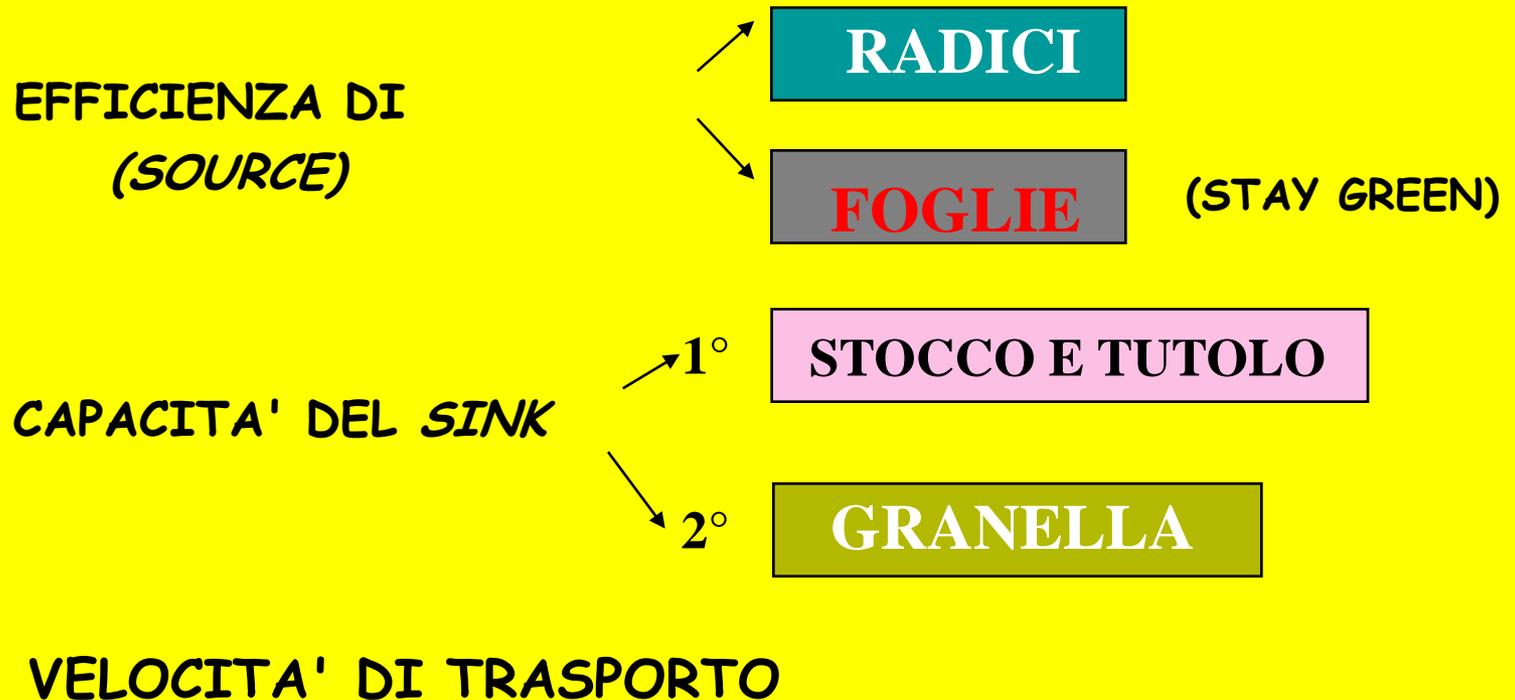


OMBREGGIAMENTO

RIDUZIONE RADIAZIONI

FIORITURA - MATURAZIONE

IN QUESTO PERIODO



FORMAZIONE DELLA CARIOSSIDE MATURAZIONE

ORE DOPO LA FECONDAZIONE

10-12 PRIMA DIVISIONE CELLULARE DELL'ENDOSPERMA

GIORNI DOPO LA FECONDAZIONE

9-12 ASSE EMBRIONALE E SCUTELLO
21 EMBRIONE COMPLETO - **MATURAZIONE LATTEA (R₃)**
45-50 **MATURAZIONE CEROSA (R₄)**
60-70 **MATURAZIONE FISIOLOGICA (R₆)** (30-35% umidità,
punto nero)

MATURAZIONE FISIOLOGICA

= ARRESTO DELLA MIGRAZIONE DI ZUCCHERI
DOPO PERDITA DI UMIDITA' DELLA GRANELLA

PRIMI 15-18 gg ACCRESCIMENTO LENTO; DOPO E' LINEARE.

DURATA GRANIGIONE SIMILE SIA IN TIPI PRECOCI CHE TARDIVI

IBRIDI **FAST DRY DOWN** PIU'RAPIDA GRANIGIONE

RIEMPIMENTO DELLA GRANELLA

ACCUMULO DI AMIDO

PUO' ESSERE RALLENTATO SE LA DISPONIBILITA' IDRICA
E L'ALIMENTAZIONE SONO INSUFFICIENTI

PERIODO CRITICO PER L'ACQUA: 6 SETTIMANE
3 PRIMA E 3 DOPO LA FIORITURA

ENDOSPERMA

90% AMIDO - 7% PROTEINE
piccole quantità di olio
piccole quantità di sali minerali

I FOTOSINTATI SONO TRASPORTATI COME SACCAROSIO
CHE VIENE FISSATO SUGLI AMILOPLASTI → AMIDO
VIA VIA CHE SI ACCUMULA AMIDO SPARISCONO LE PARETI
CELLULARI
L' AMIDO E' TRATTENUTO DA UN RETICOLO DI PROTEINE

SVILUPPO VEGETATIVO

- COLTURA TERMOFILA CHE CRESCE IN UNA VASTA GAMMA DI CONDIZIONI CLIMATICHE
- GRAN PARTE DELLE COLTIVAZIONI SI TROVANO NELL'EMISFERO BOREALE (35-45° PARALLELO).
- OGGI SI TROVA IN UN'AREA PIU' ESTESA
(50° LAT.N - problema temperatura- E
40°LAT.S - problema acqua)
- ELEVATA CAPACITA' DI ADATTAMENTO

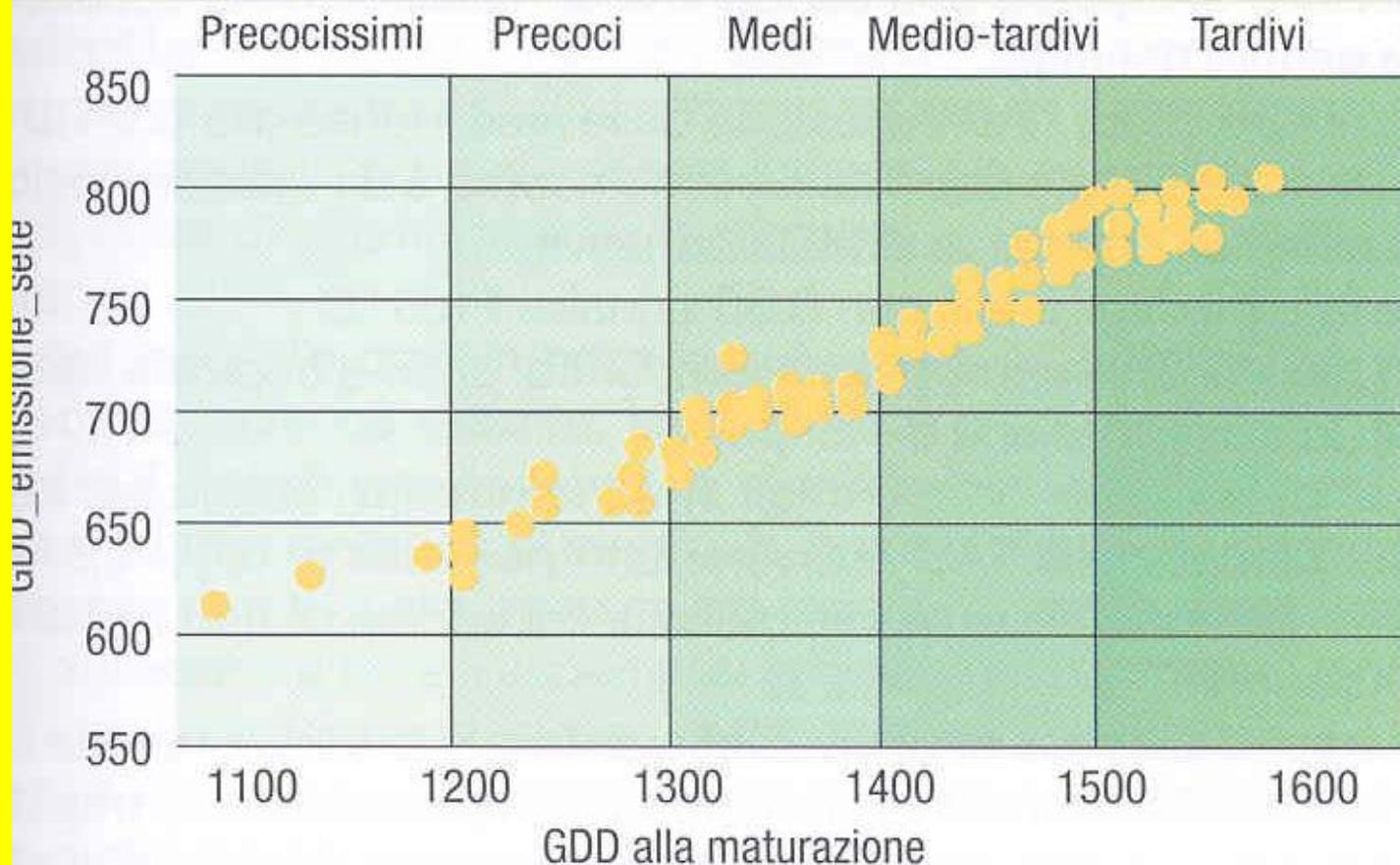
CARATTERISTICHE CLIMATICHE DEI PRINCIPALI AREALI DI COLTIVAZIONE

- Elevati livelli di radiazione solare
- Temperature medie tra 21 e 27°C
- Temperature medie notturne > a 15°C
- $GDD > 1100^{\circ}C$
Growing Degree Day = cumuli di unità termiche necessari per portare a maturazione un ibrido
- Periodo esente da gelo di 130-150 gg

$$GDD = (T_{max} + T_{min}) / 2 - 10^{\circ}C$$

< 10°C no sviluppo vegetativo

GDD dal germogliamento alla maturazione fisiologica per alcuni ibridi di mais Pioneer a precocità decrescente



Fonte: rielaborazione con dati Yang *et al.*, 2004

SVILUPPO VEGETATIVO

TEMPERATURA

> 10-13 °C per fase eterotrofa
> 15 °C per fase autotrofa

ACQUA

Sensibile alla carenza anche per un breve periodo

NUTRIENTI

Fornitura equilibrata e non eccessiva.

**BUONA STRUTTURA FISICA
DEL SUOLO**

No costipamento
No crosta

TEMPERATURA

Il **mais** **esige temperature elevate** per tutto il suo ciclo vitale, durante il quale manifesta esigenze via via crescenti.

Il **mais non germina e non si sviluppa** (zero di vegetazione) se le temperature sono inferiori a 10 °C; in pratica per avere nascite non troppo lente e aleatorie si consiglia di iniziare a seminare quando la temperatura del terreno ha raggiunto stabilmente i 12 °C.

Abbassamenti di temperatura anche solo vicini a 0°C (4-5 °C) possono uccidere le piante o le lasciano irrimediabilmente stressate.

Il **mais in fase di granigione** cessa di crescere sotto i 17 °C: è questa la soglia termica che segna il termine della stagione vegetativa del mais (II e III decade di settembre, in Italia).

Anche **eccessi termici** possono rivelarsi dannosi per la produttività del mais. Forti calori sono particolarmente dannosi durante la fioritura: temperature superiori a 32-33 °C accompagnate da bassa umidità relativa dell'aria e, conseguentemente, anche da stress idrici per sbilancio evapotraspiratorio, possono provocare cattiva allegagione e gravi fallanze di cariossidi sulla spiga.

Le conseguenze sono frequentemente visibili come incompleta granigione delle spighe, specialmente nella parte apicale, che è l'ultima a fiorire.

ESIGENZE TERMICHE

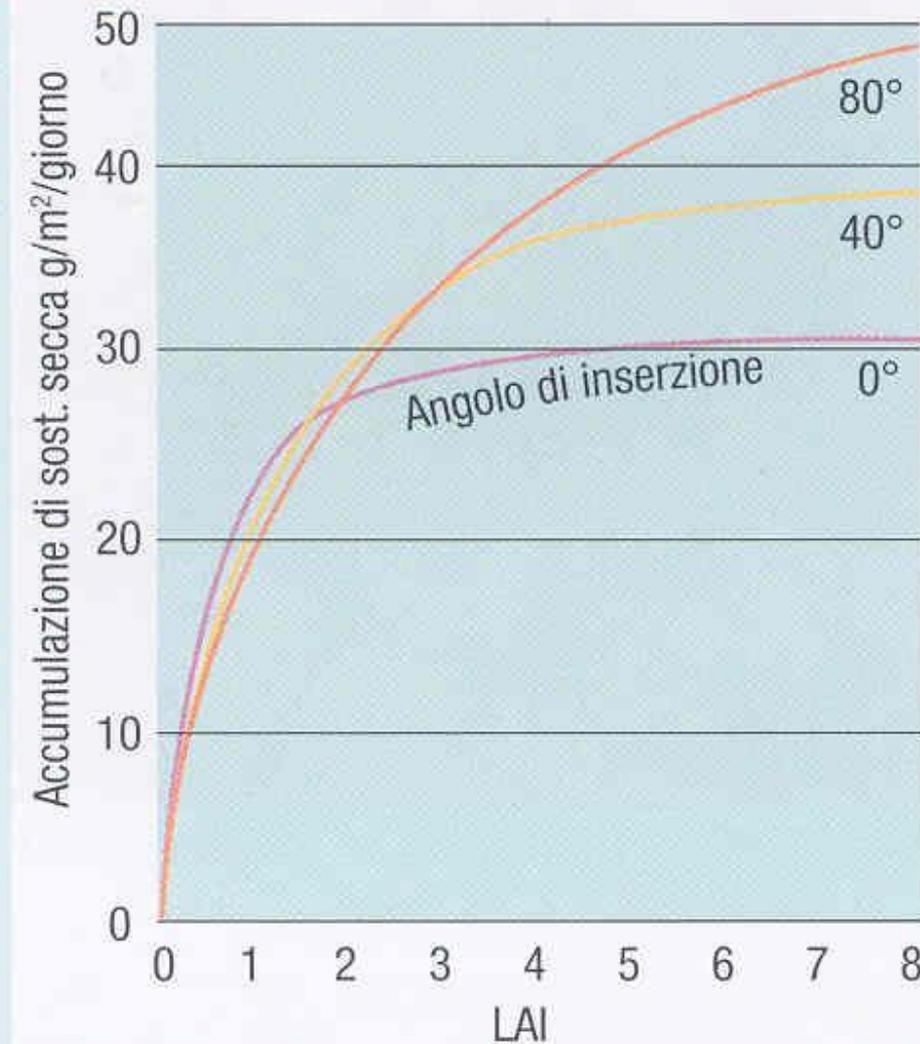
- **TEMPERATURE OTTIMALI**
 - levata 22-23°C
 - fioritura 24-25°C
 - granigione 23-24°C
- **TEMPERATURE > 32-33°C**
sono dannose (>respirazione)
- **TEMPERATURE < 10°C**
arresto vegetativo

ESIGENZE LUMINOSE

- In origine il mais era specie brevidiurna, ora è fotoindifferente
- L'ombreggiamento della *canopy* limita il livello produttivo (preferire foglie erette)



(foglie erette)



Relazione tra indice di area fogliare (*Leaf Area Index* o LAI) e produzione di sostanza secca a diversi angoli di inserzione sull'orizzontale della foglia di mais

ACQUA

Le regioni più adatte al mais (le cosiddette «corn belts» o fasce da mais) sono quelle dove **in estate le piogge sono frequenti e regolari.**

In Italia solo le regioni nord-orientali hanno una pluviometria abbastanza favorevole che a volte può rendere l'irrigazione non necessaria; ma nel resto del paese il regime pluviometrico è di tipo mediterraneo (piogge estive scarse e irregolari o assenti) per cui il mais qui fornisce produzioni che, senza l'ausilio dell'irrigazione, sono basse e aleatorie.

Peraltro con l'irrigazione sotto ogni clima si può supplire alla deficienza delle piogge, purché l'acqua necessaria sia disponibile a costi contenuti e non abbia utilizzazione su colture più redditizie.

ACQUA

- Consumo idrico medio 4500-6000 m³/ha
- In pianura padana 6000-8000 m³/ha
- In luglio (fioritura) con 25-26°C consumo giornaliero di 70-80 m³/ha; mensile 2000m³/ha
- Pioggia < 150 mm coltivazione impossibile
- In Italia la coltura è possibile con
 - 200-300 mm in terreni con buona capacità idrica
 - 300-400 mm in terreni sciolti o nel Sud

TERRENO

Il mais è un ottimo esempio di adattabilità alle più varie condizioni di suolo. Con clima favorevole e una buona tecnica colturale tutti i terreni possono diventare sede di un'eccellente maiscoltura: da quelli sabbiosi agli argillosi, da quelli sub-acidi ai sub-alcalini (purché non si verificano deficienze di microelementi), dalle terre grigie, alle brune, alle rosse, alle torbose. Condizioni indispensabili perché il mais possa dare i migliori risultati sono: **ampie disponibilità di elementi nutritivi assimilabili e buona aerazione della rizosfera.**

- **Ideale:**

profondo, franco, ricco di s.o., ben drenante, buona capacità di ritenuta idrica, profilo profondo e moderatamente permeabile. pH 6,5-7 e capacità di scambio cationico 15-20 meq/100g terreno

- **Non gradisce terreni**

- Superficiali
- Compatti o molto limosi
- Umidi e freddi

Tollerante verso quelli leggermente salini

leggermente acidi, pH 6

leggermente basici, pH 8

Un terreno da mais deve essere fertile, soprattutto ricco di azoto e con una buona disponibilità di acqua



MAIS

**MIGLIORAMENTO
GENETICO**



MIGLIORAMENTO GENETICO DEL MAIS

PROCESSO EVOLUTIVO come **NECESSITÀ BIOLOGICA** del VIVENTE

MIGLIORAMENTO GENETICO = PROCESSO EVOLUTIVO delle PIANTE COLTIVATE

RESA (prod/ha) come **MISURA** del procedere dell'**EVOLUZIONE** del mais



- + efficienza fotosintetica
- + tolleranza **stress**
- Risorse naturali (**terra**)
- **costi unitari** di produzione



Sequenza storica dei più comuni metodi di miglioramento del mais

Selezione massale

In 6000 anni dall'addomesticamento l'incremento delle dimensioni della spiga esprime bene l'intento di aumentare la produttività, attuato coscientemente dedicando alla produzione gli individui ritenuti migliori all'interno della popolazione coltivata.

Si creano popolazioni con nomi in funzione del colore o tipo di seme o della località di selezione

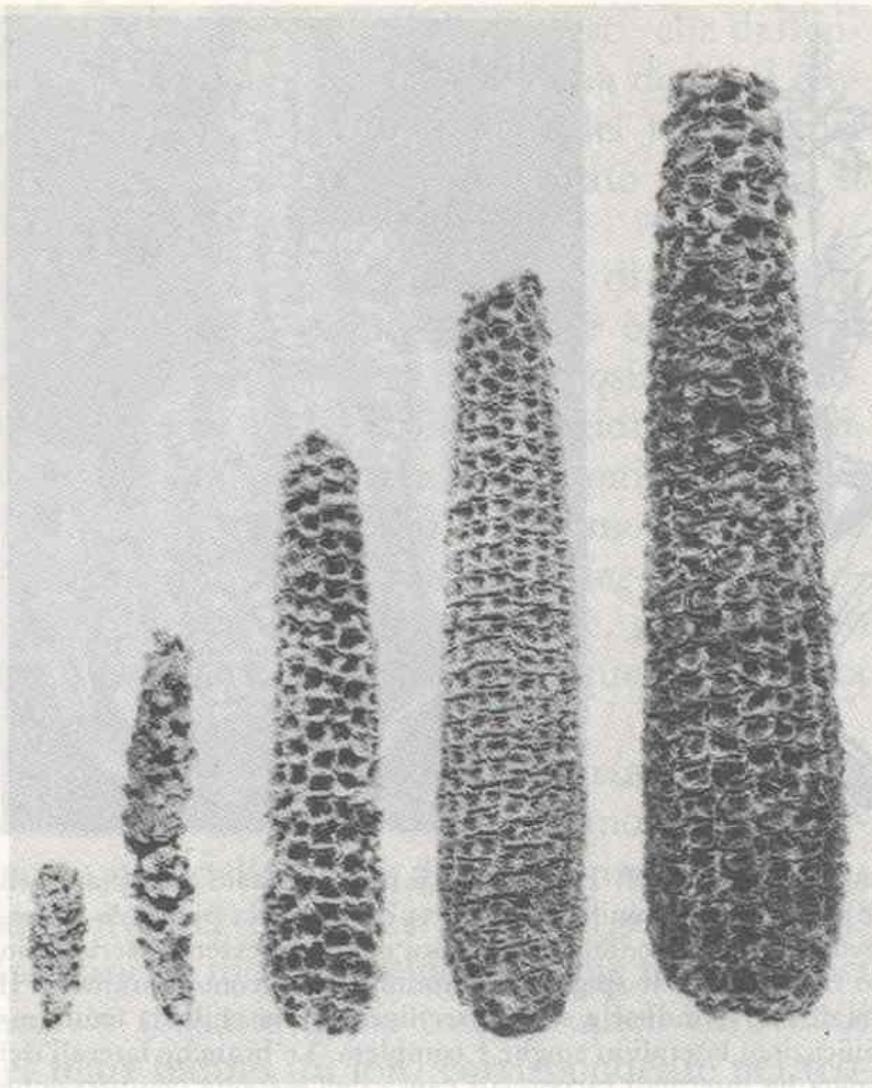
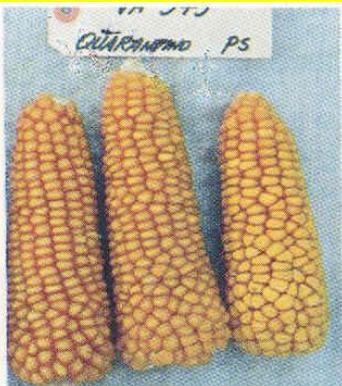


Fig. 12.3 - Tutoli di mais che illustrano una sequenza evolutiva da circa il 5000a.C. al 1500 d.C. Da sinistra a destra; cava San Marco, fase Coxcatlan, mais non addomesticato (?); cava San Marco, fase Abejas, primo coltivato; cava San Marco, fase Palo Blanco, razza Chapalote; cava Coxcatlan fase Venta Salada, razza Chapalote; cava Coxcatlan, fase Venta Salada, razza Conico (grandezza 1/2 dell'originale). Da MANGELSDORF (1974).



A



B



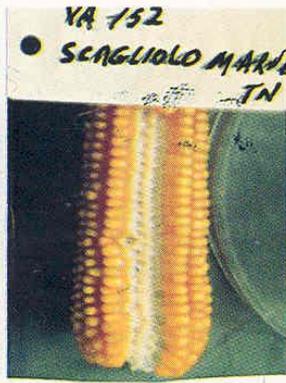
C



D



E



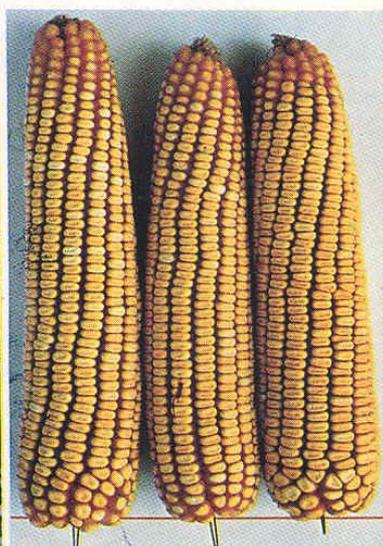
F



G



H





Regione Lombardia
Agricoltura



Istituto Sperimentale
per la Cerealicoltura

Mais in Lombardia: varietà tradizionali



QUADERNI DELLA RICERCA
Maggio 2002

Varietà del passato maggiormente coltivate

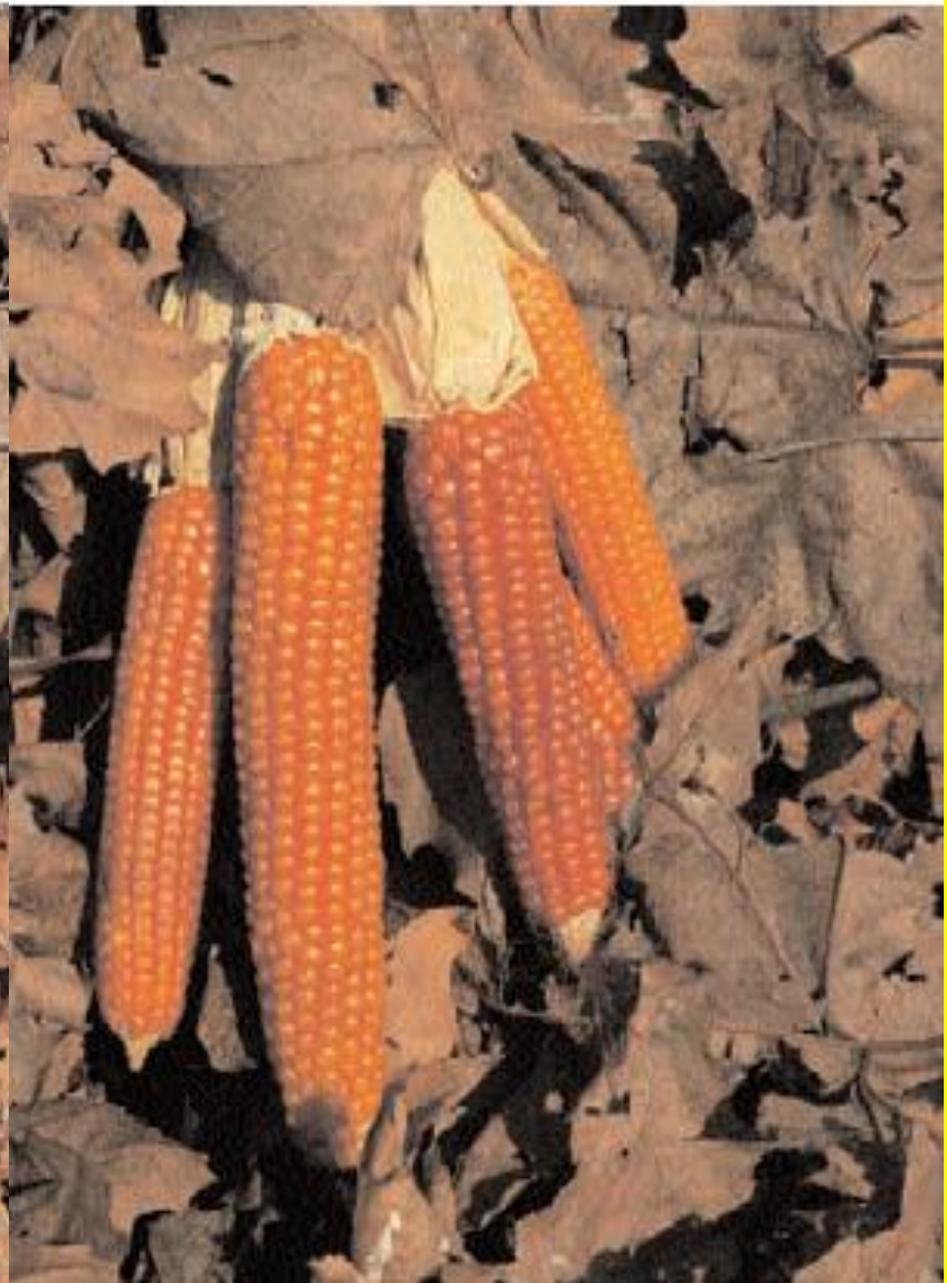
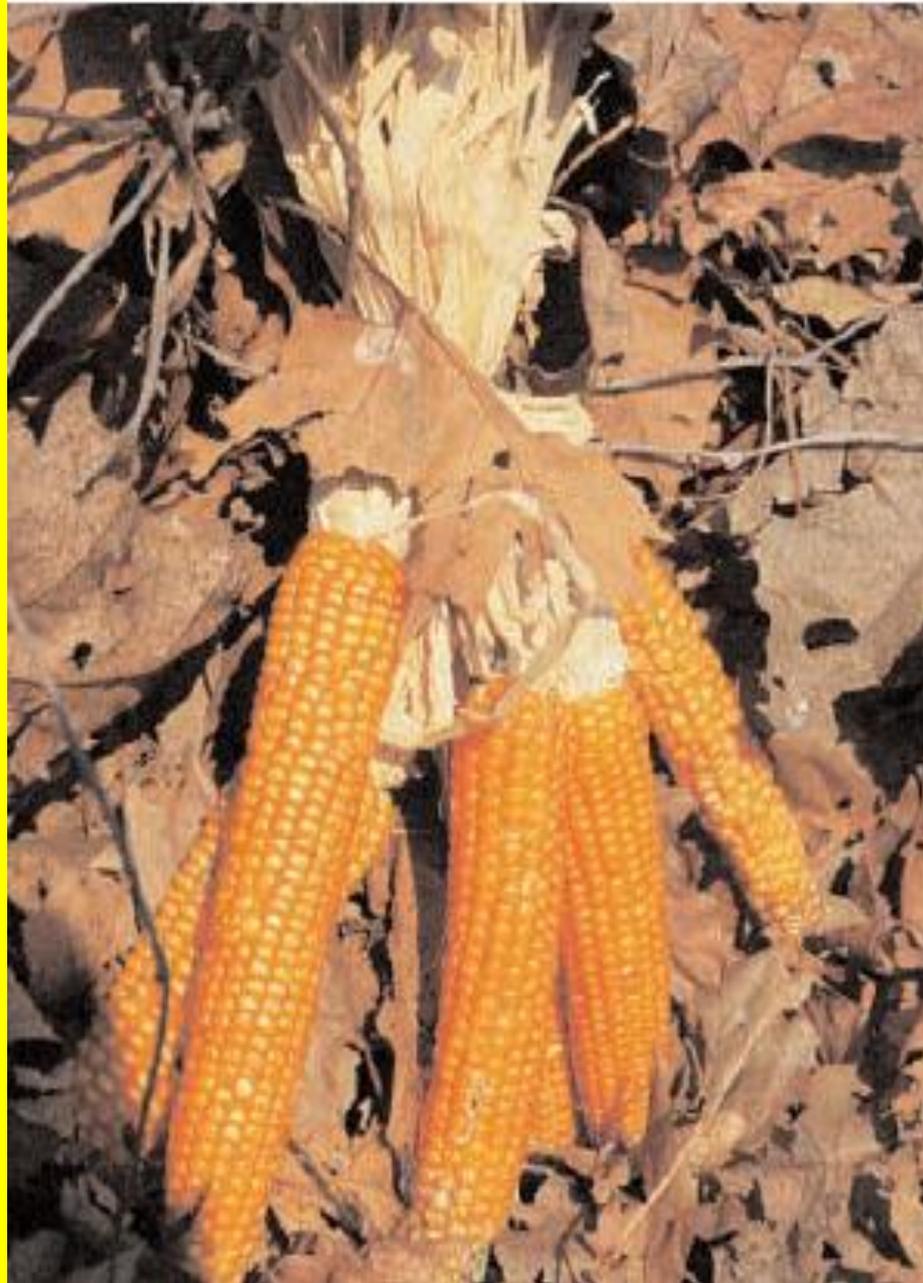
Nostrano dell'Isola
Scagliolo 23A
S. Pancrazio

Marano
Rostrato Cajo Duilio
Taiolone

Prima della comparsa dei mais ibridi, le varietà-popolazioni di mais italiane venivano classificate nelle seguenti cinque categorie di precocità crescenti: **maggenghi, agostani, agostanelli, cinquantini, quarantini.**

NOSTRANO DELL'ISOLA

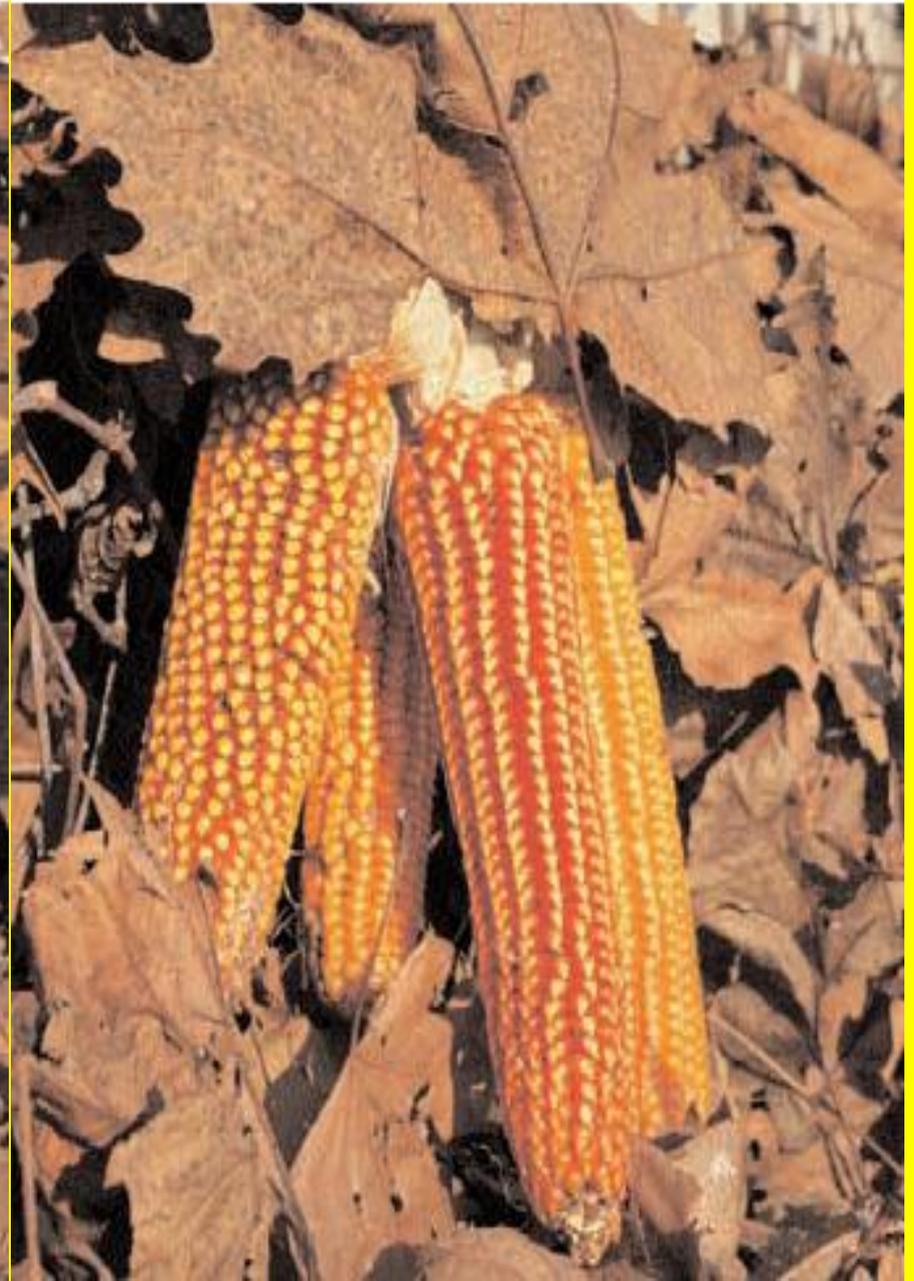
MARANO

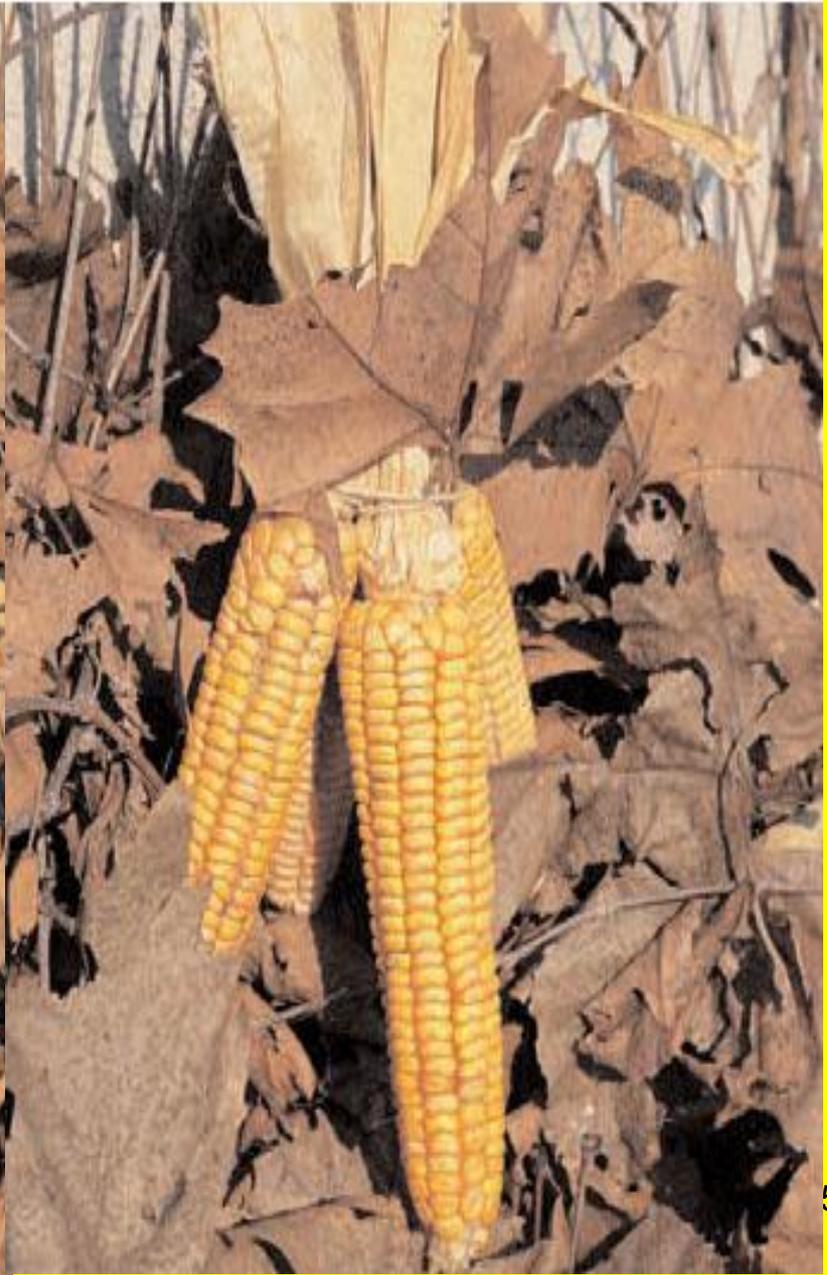


SCAGLIOLO 23A



ROSTRATO CAJO DUILIO





Ibridazione varietale

Viene applicata da agricoltori avveduti nella seconda metà del XIX secolo nel Corn Belt.

La scelta dei progenitori si basava su materiali dotati di elevata variabilità ereditaria, facilitando così l'utilizzo di quella utile.

Su tale metodo sono state costituite le basi per i mais di alta produttività oggi diffusi in tutti i climi temperati.

Northern Flint x Southern Dent



Dentato del Corn Belt

Selezione fila spiga

Rappresenta una modifica della selezione massale nel senso che la progenie della singola spiga è allevata individualmente, consentendo una più precisa valutazione del materiale scelto.

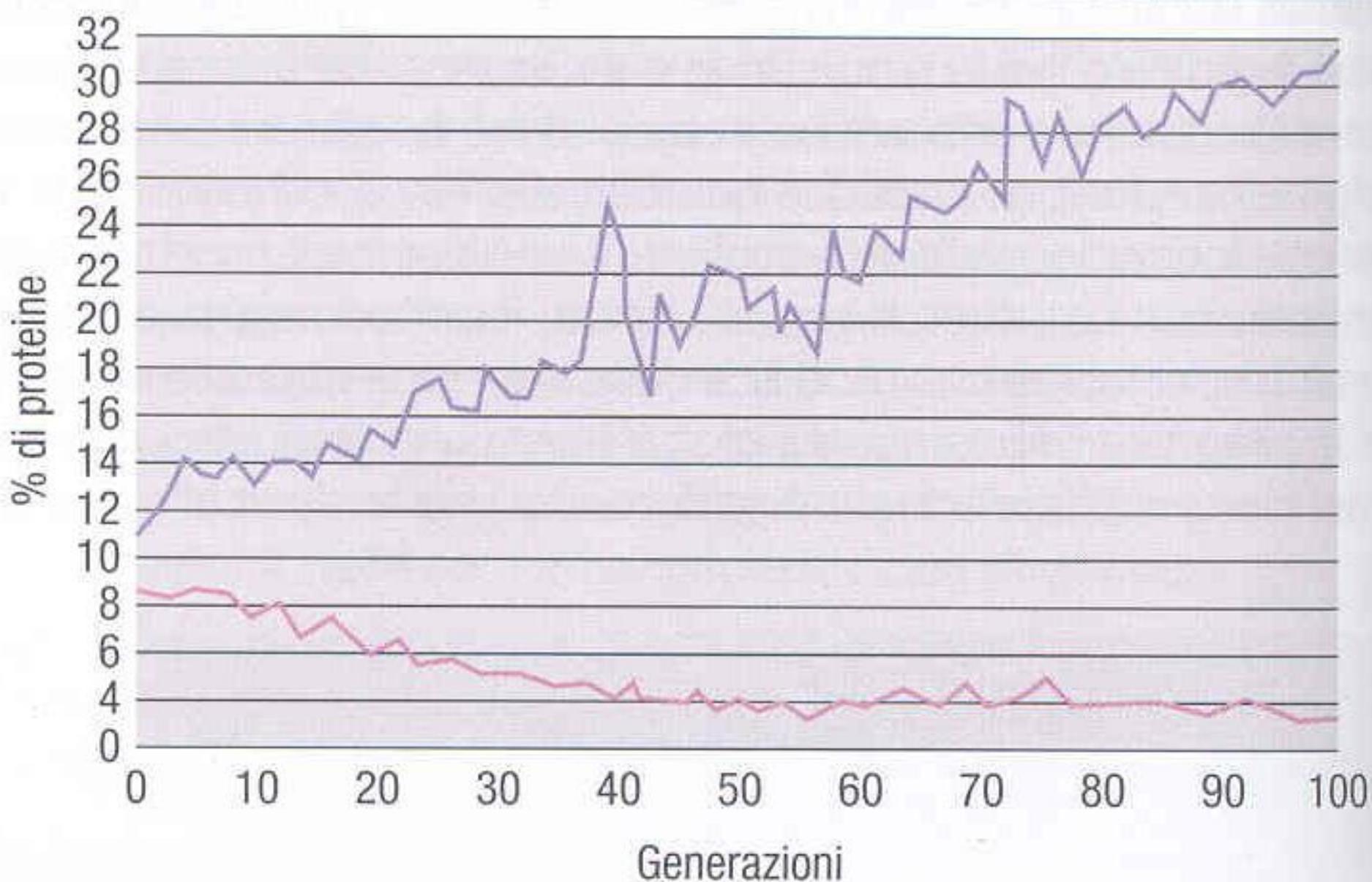
La procedura dimostrò un'efficacia modesta, ma attirò l'attenzione sull'importanza di spostare la valutazione dall'individuo alla sua discendenza,

Selezione entro e tra linee

specialmente se la discendenza arriva da autofecondazione, che permette di evidenziare gli eventuali effetti negativi degli alleli recessivi.

Vedi esempio successivo

Variazioni del contenuto di proteina della cariossiede in una popolazione selezionata per valori divergenti (alto e basso)



Avvento degli ibridi

Uno spettacolare salto di qualità nel miglioramento genetico del mais fu realizzato con l'introduzione del concetto di **ibrido**. L'era dei mais ibridi è cominciata nel 1909 con la contemporanea e indipendente pubblicazione dei lavori di Shull e East, genetisti americani, che dettarono i principi generali della costituzione degli ibridi di mais che qui di seguito sono esposti.

1. Le piante di una popolazione naturale di mais sono ibridi complessi di genealogia ignota: nulla è possibile dedurre sul loro genotipo in base al fenotipo.

2. Queste piante sottoposte forzatamente ad autofecondazione ripetuta tendono allo stato omozigote, per cui durante questo processo, detto di *inbreeding*, caratteri recessivi prima nascosti compaiono e possono essere eliminati con la selezione.

3. Durante l'*inbreeding* le discendenze perdono progressivamente vigore e produttività, ma tendono ad uniformizzarsi costituendo linee *inbred* (impropriamente dette anche linee pure), praticamente omozigoti.

4. L'incrocio di due *inbred* opportunamente scelte dà luogo a spettacolari manifestazioni del fenomeno dell'**eterosi**: la generazione ibrida (F_1) è costituita da individui eterozigoti, vigorosissimi e tutti uguali.

Eterosi: maggior vigore vegetativo e riproduttivo (lussureggiamento) degli ibridi rispetto alle linee ottenute per incrocio e selezione

5-10 generazioni di autofecondazione per ottenere una Linea inbred



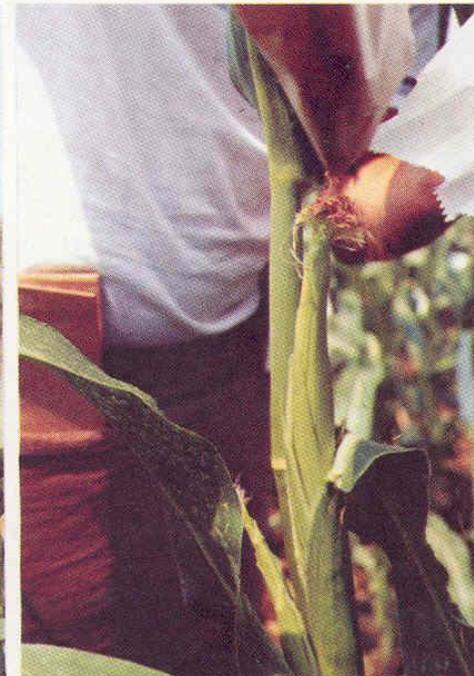
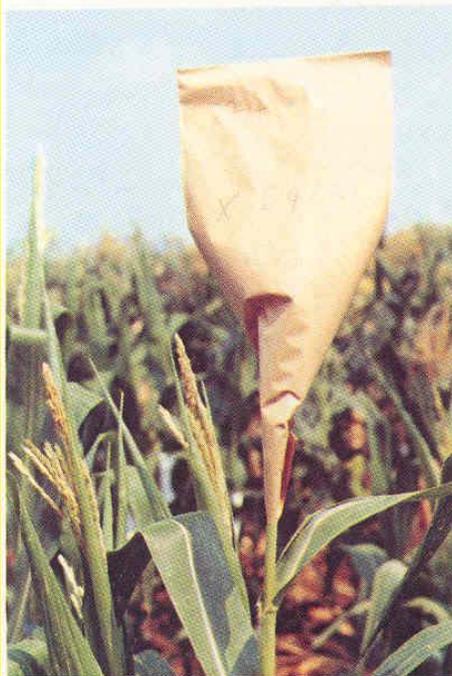
A



B



C



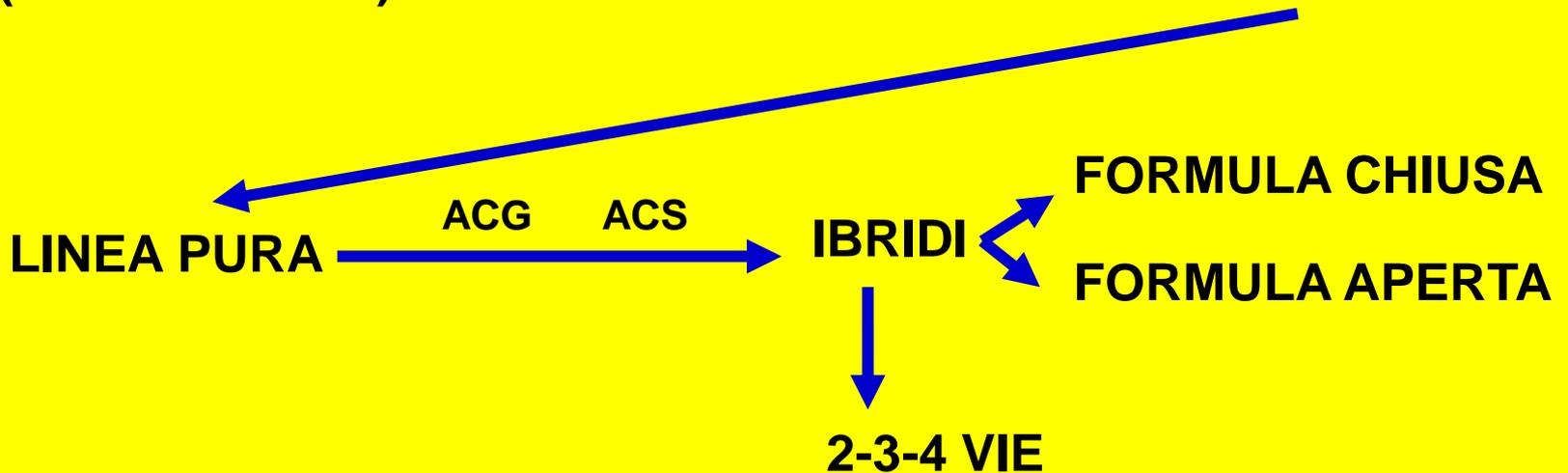


Effetto dell'eterosi e della depressione da inincrocio nel mais. L'eterosi si manifesta nella F1 dell'incrocio tra due linee pure (P1 e P2) ed è seguita da depressione da inincrocio nelle successive generazioni derivante da autofecondazione (da F2 a F8)

MIGLIORAMENTO GENETICO

POPOLAZIONI LOCALI
(O SINTETICHE)

-----> SELEZIONE -----> AUTO FEC.



MIGLIORAMENTI: morfologici; fisiologici; resistenza;
qualità della granella (prot., aminoacidi, amido)
qualità del trinciato integrale (fibre, prot.)

IBRIDI

- Importanza della scelta dei genitori.
- Se un genitore trasmette la resistenza a una malattia fungina e l'altro apporta la robustezza del culmo, si ottiene una popolazione F_1 resistente al fungo e poco soggetta allo stroncamento del culmo.
- Ruolo dell'attitudine combinatoria generale (acg) e specifica (acs)

Attitudine combinatoria generale

- a) Una linea *inbred* A viene incrociata con diverse linee *inbred* 1,2,3,4,.....,10,..
Si ottengono gli ibridi A1,A2,A3,.....,A10, ...
- b) Valutazione in campo per caratteristiche agronomiche e qualitative.
- c) Identificazione dei migliori ibridi: es. A2, A5, A7, A10, A13
- d) Selezione degli *inbred* 2,5,7,10,13

Attitudine combinatoria specifica

- a) Le linee *inbred* 2,5,7,10,13 vengono incrociate tra loro secondo una schema diallelico:
2x5,2x7,2x10,2x13,5x7,5x10,5x13,7x10,7x13,10x13
- b) Valutazione in campo dei 10 ibridi per caratteristiche agronomiche e qualitative
- c) identificazione del/dei miglior ibrido
- d) moltiplicazione e diffusione degli ibridi

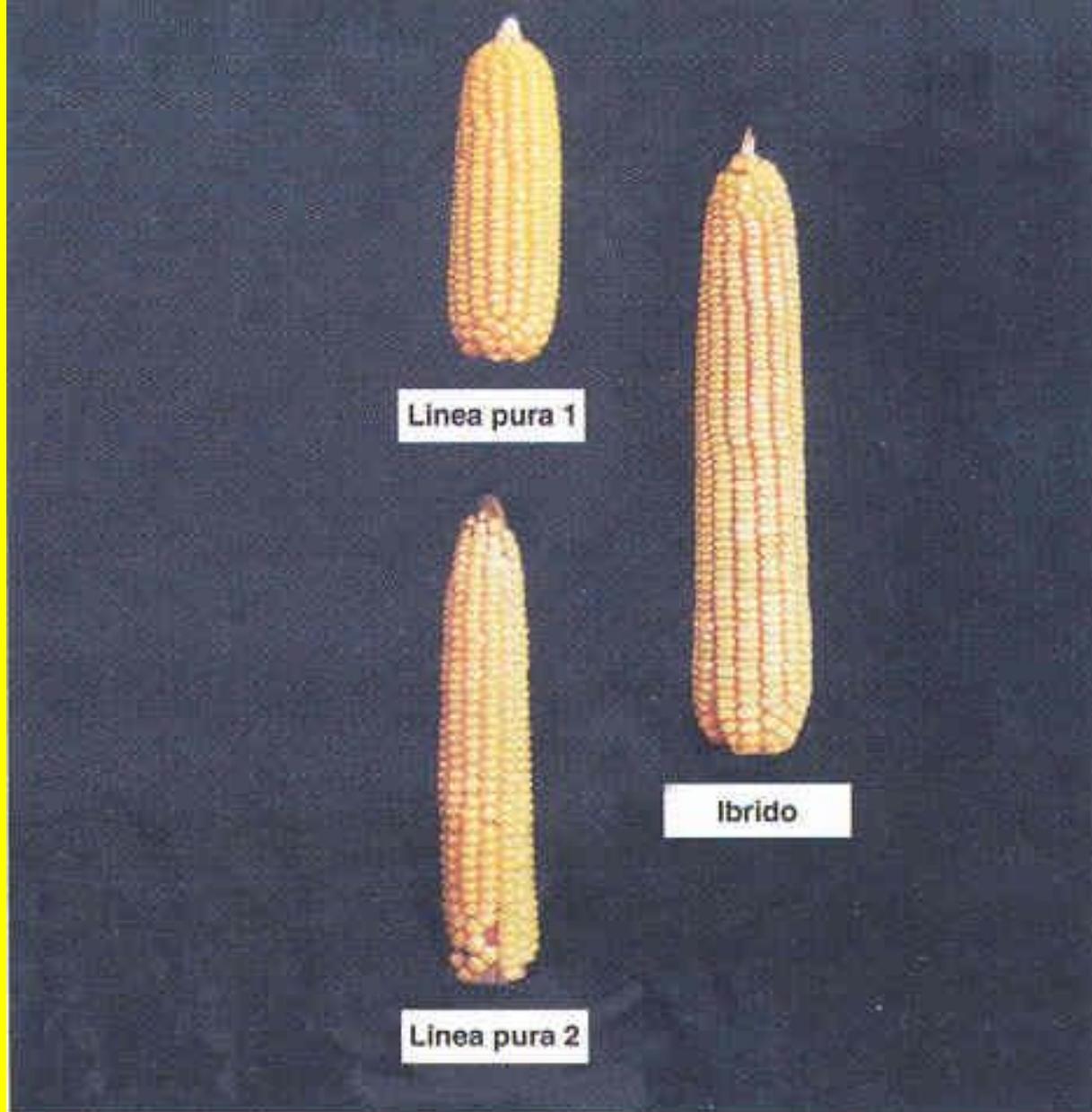
Ibridi a due vie

Un mais ibrido quindi è la prima generazione di un incrocio tra linee *inbred* con elevata acs. È evidente che ad ogni generazione la combinazione genetica dell'ibrido va ricostituita e che il seme va rinnovato ogni anno.

Gli ibridi semplici o a due vie risultano costosi per i seguenti motivi:

- a. rapporto (1:1) tra piante impollinanti e piante portaseme che porta a raccogliere seme ibrido solo sulla metà della superficie coltivata;
- b. bassissima produttività delle piante portaseme, che essendo *inbred* sono estremamente deboli.

In passato questo alto costo di produzione degli ibridi semplici ne ha limitato l'impiego; attualmente si è riusciti ad abbassarne sensibilmente il prezzo ricorrendo a speciali tecniche di produzione.



Spighe di linee pure (a sinistra) e loro ibrido (a destra)

Ibridi a 4 o 3 vie

Per abbassare il costo della semente, senza rinunciare ai vantaggi degli ibridi, si è ricorsi agli **ibridi doppi o a quattro vie**, i quali risultano dalla ibridazione di due diversi incroci semplici.

Si deve cioè disporre di 4 linee *inbred* (es. A, B, C e D) che abbiano tra loro una buona acs. Esse vengono combinate a 2 a 2, a costituire due ibridi semplici (AxB) e (CxD).

La produzione dell'ibrido doppio si fa seminando l'ibrido impollinante e quello portaseme in un rapporto di 1:3, dato che le piante impollinanti sono ibride e hanno un'abbondante produttività di polline.

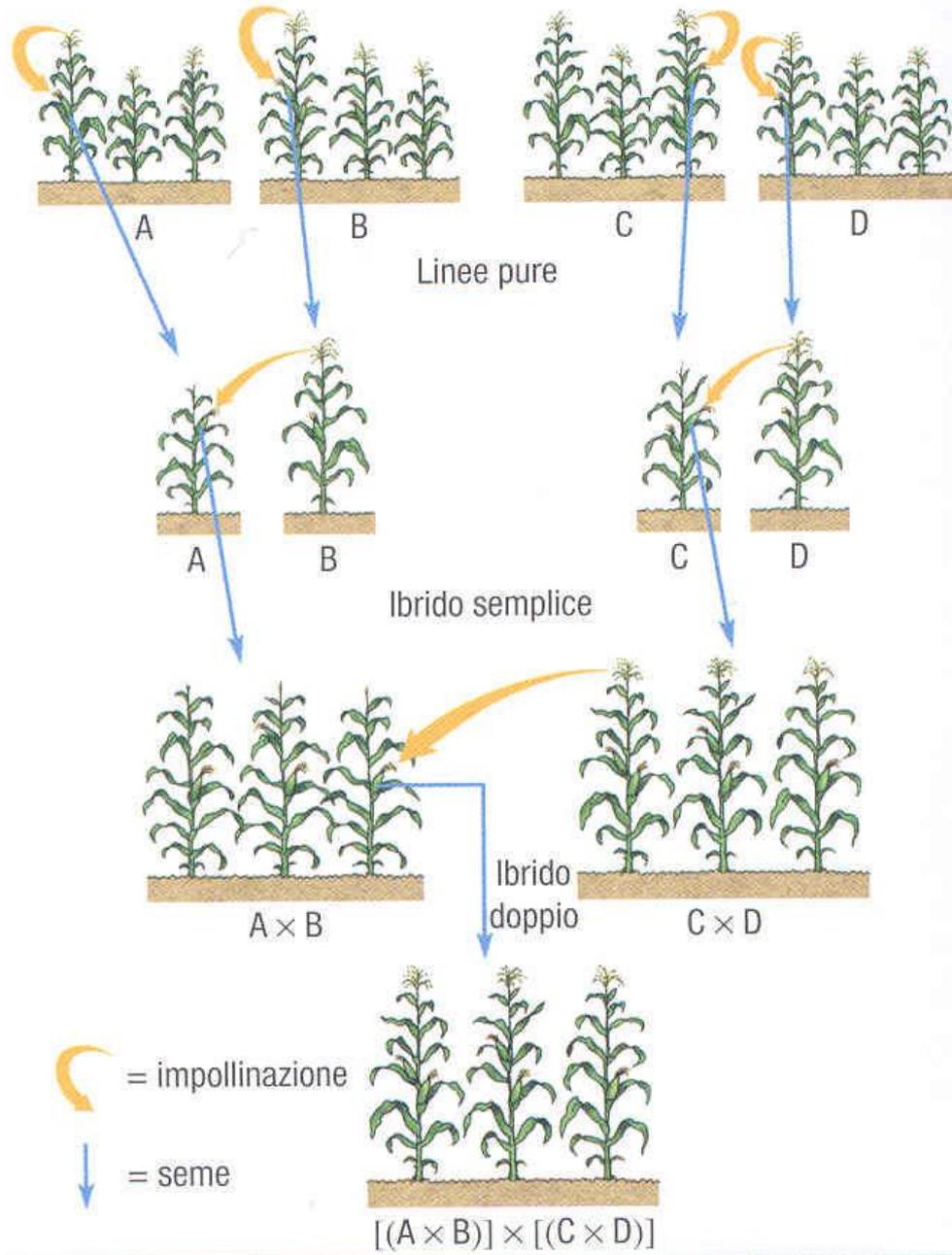
Il costo di produzione degli ibridi doppi è inferiore a quello degli ibridi semplici perché il seme ibrido viene raccolto sui 3/4 della superficie coltivata e su piante portaseme che, essendo ibride, danno un'alta resa.

Gli ibridi doppi sono meno uniformi e vigorosi di quelli semplici, ma avendo una più larga base genetica dimostrano una maggiore capacità di adattarsi alle mutevoli condizioni di ambiente.

Una via di mezzo tra gli ibridi semplici e quelli doppi è rappresentata dagli **ibridi a 3 vie**: [(AxB)xC].

Le caratteristiche di elasticità adattativa e il costo degli ibridi a 3 vie sono intermedi tra quelli degli ibridi a 2 e a 4 vie.

Per la potenzialità produttiva si considera pari a 100 quella degli ibridi a due vie, 90 quella degli ibridi a tre vie, 80 quella degli ibridi a 4 vie.



Preparazione del seme ibrido di mais. Il prodotto commerciale può essere l'ibrido semplice (per esempio A x B) oppure l'ibrido doppio [(A x B) x (C x D)]

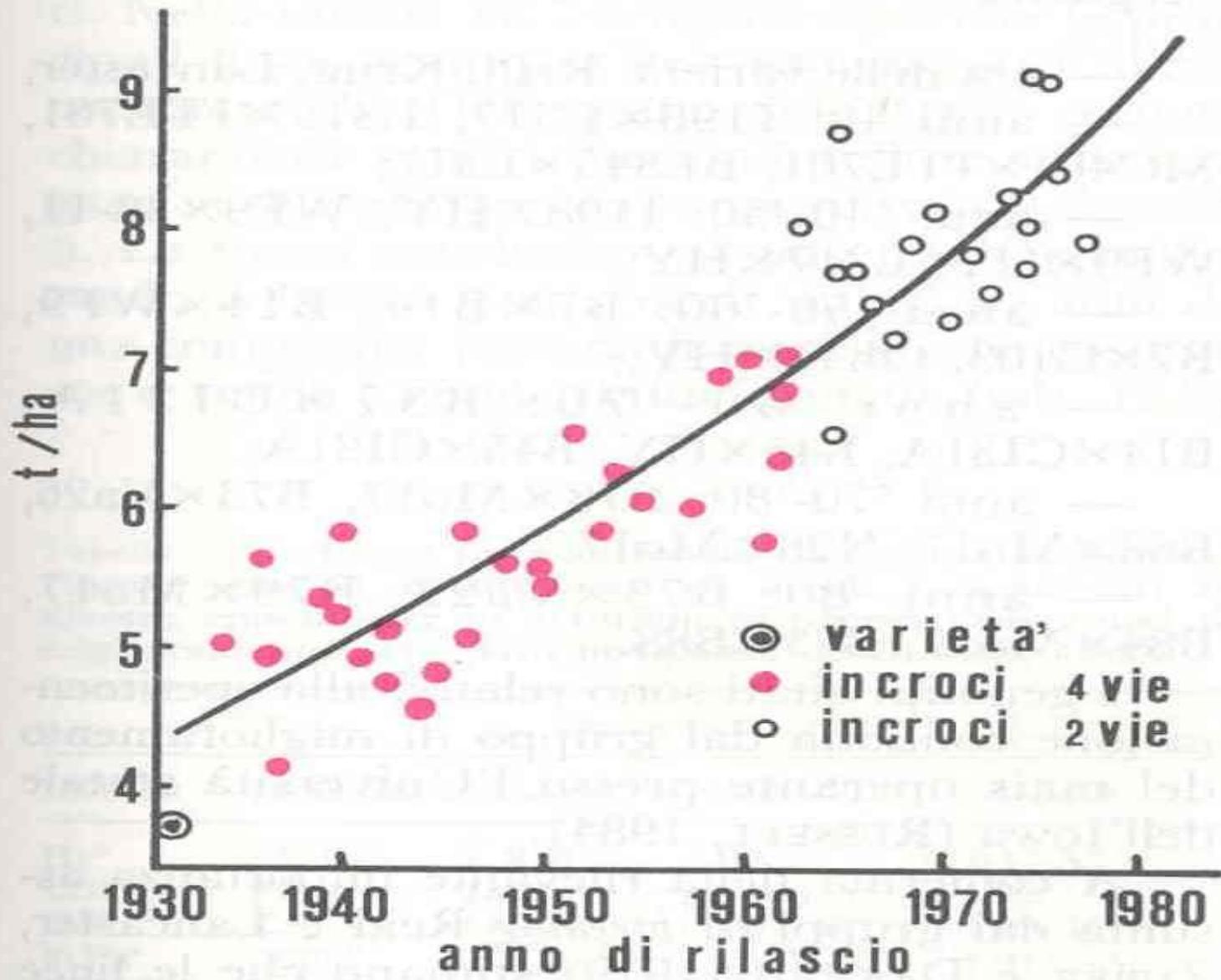
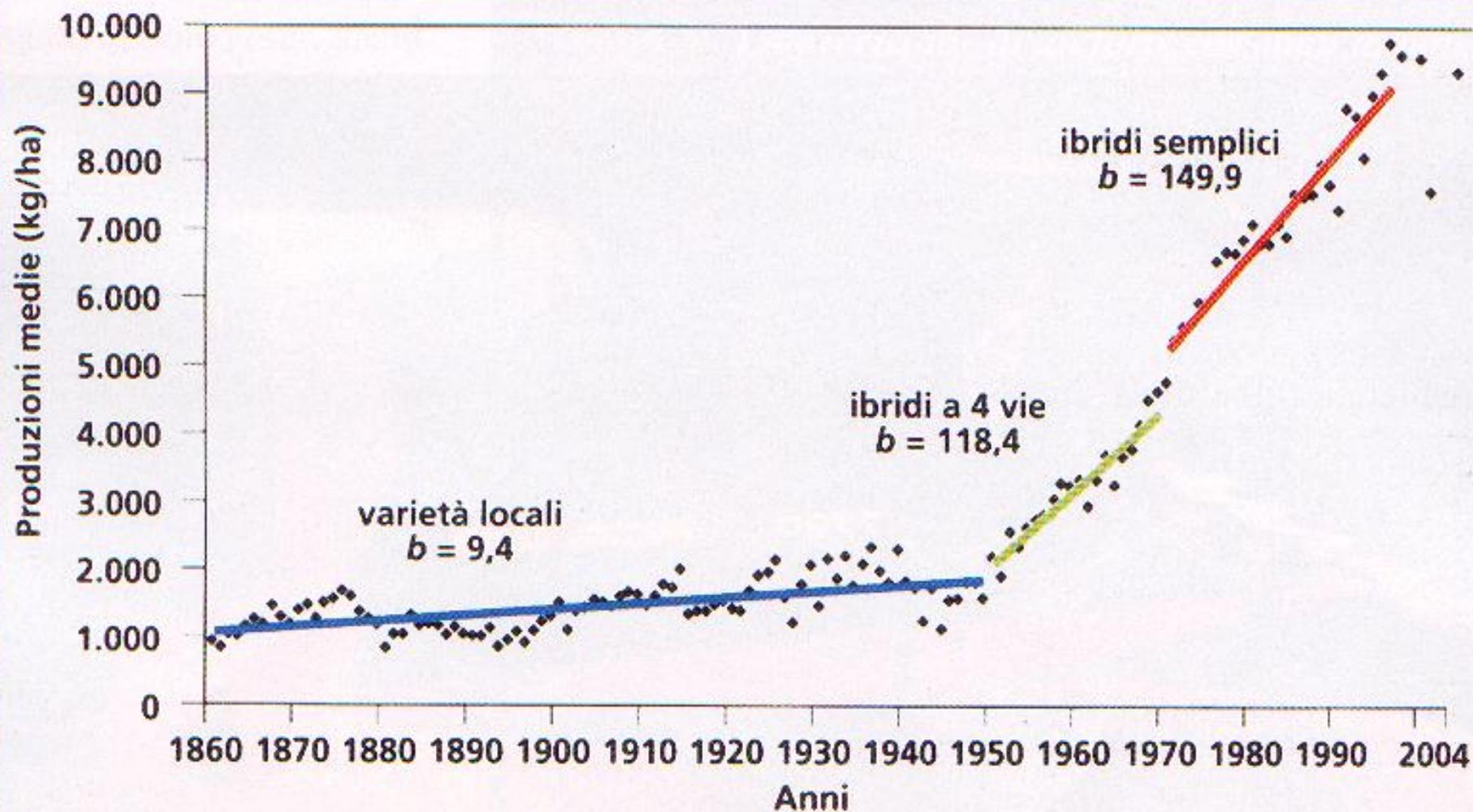


Fig. 12.7 - Produzione media degli ibridi considerati nell'esperimento di Duvick (1985). Dal grafico si può notare, oltre alla loro superiorità, la tendenza degli ibridi moderni a dare risposte selettive via via sempre più elevate.



Dal grafico si può notare, oltre alla loro superiorità, la tendenza degli ibridi moderni a dare risposte produttive via via più elevate e la distribuzione nei vari periodi di varietà locali, ibridi a 4 vie e ibridi semplici; i valori di b (coefficienti di regressione) indicano il progresso medio per anno.

Fig. 1 ▶ *Evoluzione delle rese/ha della maiscoltura italiana negli ultimi 150 anni.*

PRODUZIONE DEL MAIS IBRIDO DA SEME MEDIANTE STERILITA' GENETICA

cms-S	poco affidabile
cms-T	più affidabile ma suscettibile ad <i>Helminthosporium maydis</i> *
cms-C	attualmente in uso

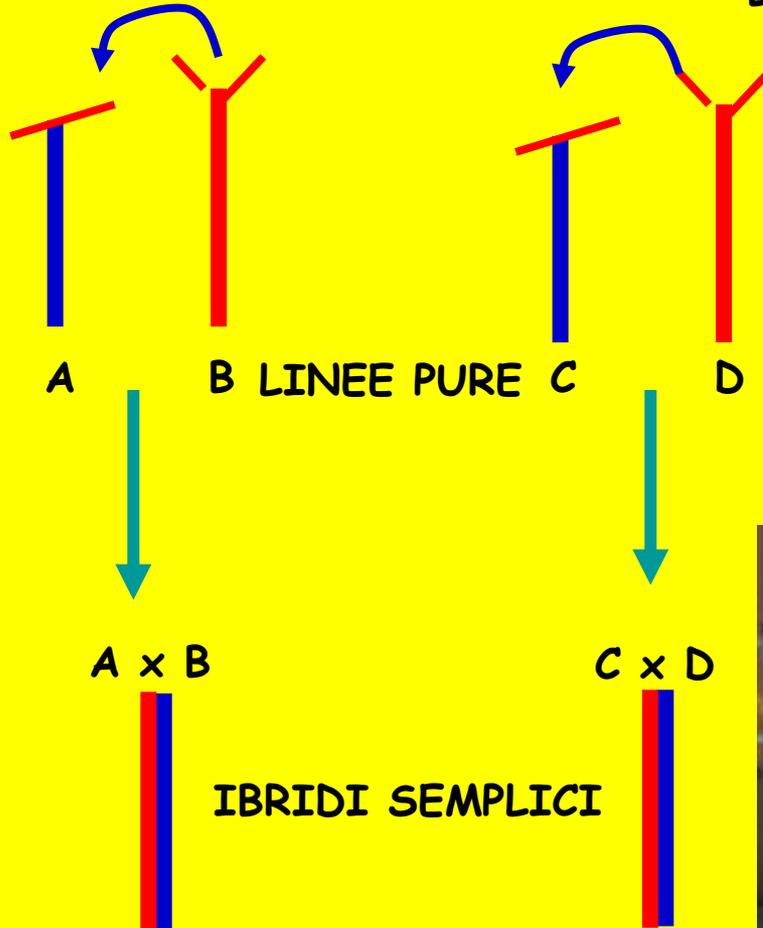
Ristoratore della fertilità geni *Rf* e *Rf2*

*Epidemia che provocò gravi danni alla maiscoltura meridionale degli USA negli anni 1969-70

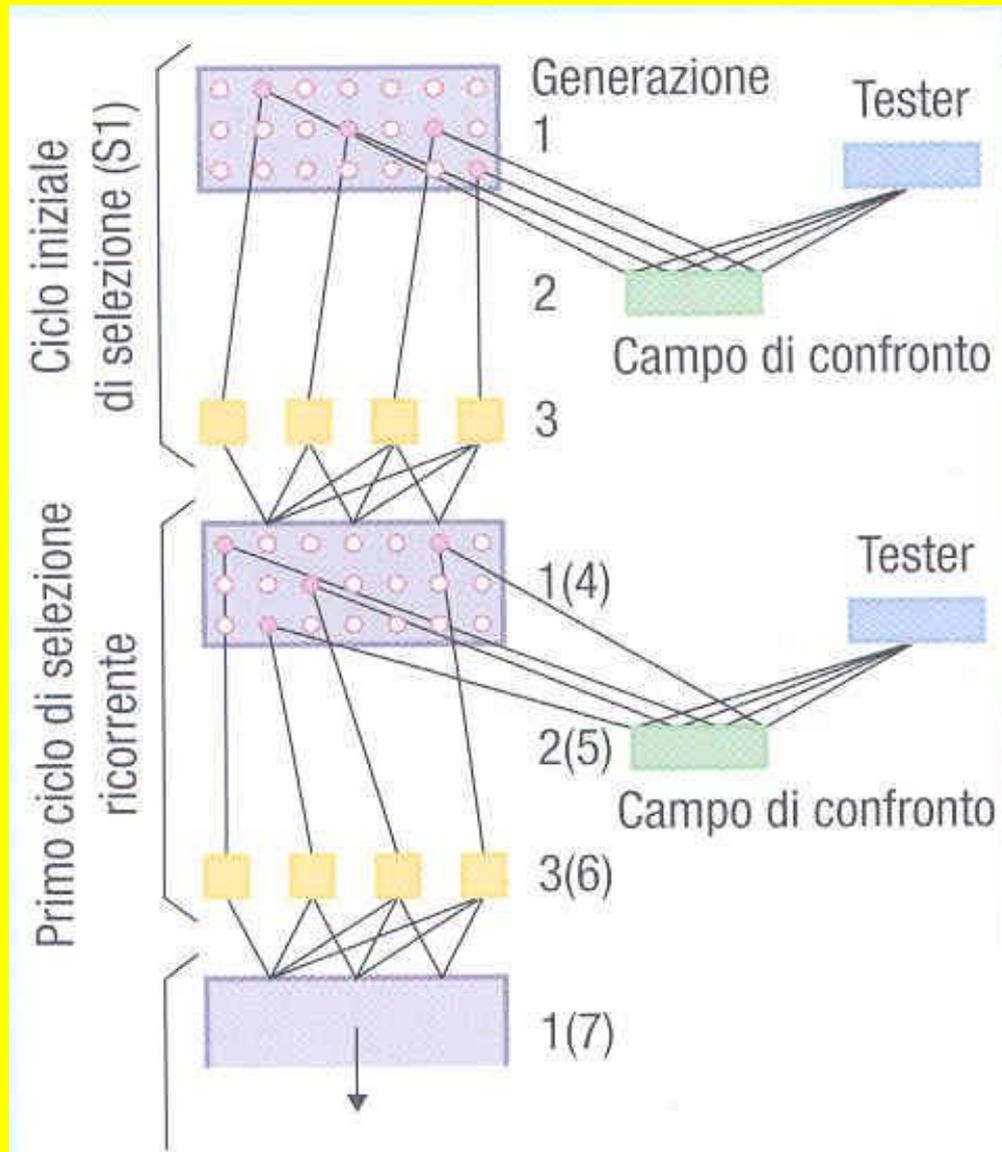
PRODUZIONE DEL MAIS DA SEME MEDIANTE EMASCULAZIONE

A E C PORTASEME

B E D IMPOLLINANTI



Selezione ricorrente per attitudine combinatoria



VARIETA' SINTETICHE

In ambienti molto sfavorevoli dal punto di vista ambientale, dove non esista un'efficiente industria sementiera o dove le condizioni socio-economiche non consentono l'acquisto di seme tutti gli anni (come è necessario fare con gli ibridi), una soluzione realistica del problema del miglioramento genetico del mais è la costituzione di varietà sintetiche.

Si tratta di poliibridi risultanti dall'incrocio di numerose (8-16) linee *inbred*.

Queste sintetiche hanno una base genetica molto larga e quindi una notevole capacità di adattamento ai variabili andamenti stagionali, inoltre possono essere riseminate per più anni di seguito conservando molti dei loro caratteri positivi.

Obiettivi del miglioramento genetico

La **produttività** di granella è stato ed è l'obiettivo principale di ogni programma di miglioramento genetico. Il carattere dipende da tanti altri caratteri morfologici, fisiologici e di adattamento. Per la produzione di granella è importante sia la potenzialità di assimilazione (*source*) sia quella di immagazzinamento (*sink*).

Si è potenziato con successo il *sink*, selezionando soprattutto per caratteri morfologici come la **lunghezza e il numero dei ranghi della spiga e la lunghezza delle cariossidi**.

Ulteriori progressi potrebbero forse essere ottenuti anche con piante potenzialmente polispiga, anziché monospiga come le attuali.

Oggi c'è l'orientamento a innalzare il limite della produttività cercando di selezionare altri caratteri legati all'attività di assimilazione (*source*).

Il **portamento eretto delle lamine fogliari**, ad esempio, riduce la competizione per la luce perché le foglie superiori ombreggiano meno quelle inferiori rispetto alle foglie con portamento reclinato. In questo modo si può aumentare utilmente l'estensione dell'apparato fogliare mediante l'aumento della fittezza di allevamento.

Ibridi *stay green*.

Resistenza avversità biotiche e abiotiche

Obiettivi del miglioramento genetico

Altre caratteristiche di adattamento ai fini della produttività sono:

Giusta precocità. Determinante della produttività di un mais è la lunghezza del suo ciclo e in particolare dei sottoperiodi nei quali il ciclo può essere diviso. Sembra conveniente che il mais sia **precoce nella fioritura**, abbia **lunga la fase di riempimento della granella**, ma **rapida l'essiccazione** di questa dopo la maturazione fisiologica. I nuovi ibridi a rapida maturazione (**fast dry down**) soddisfano quest'ultima condizione.

Resistenza al freddo. Ibridi capaci di germinare o di resistere senza danno a temperature relativamente basse sono utilissimi nelle zone marginali, in quanto consentono di **anticipare di qualche giorno la semina e quindi di allungare la stagione di crescita.**

Resistenza alle malattie fogliari. La più temibile tra queste è in Italia l'**elminosporiosi**, per la quale peraltro già si conoscono geni di resistenza.

Resistenza ai marciumi. È importante che il mais posseda spiccati caratteri di resistenza agli agenti dei marciumi e, in genere, alla caduta delle spighe perché se ne possa **ritardare la raccolta** senza temere perdite di prodotto. Il miglioramento genetico per la resistenza a questi agenti è un mezzo efficace e già praticato.

Resistenza alla piralide, principale responsabile della caduta delle spighe e dei marciumi.

Obiettivi del miglioramento genetico

Miglioramento della qualità.

Il miglioramento genetico punta a migliorare la qualità delle proteine endospermiche (zeina), modificandone la composizione aminoacidica. La zeina contiene poca lisina, e ciò ne rende basso il valore biologico per gli animali monogastrici.

Sono stati scoperti geni capaci di modificare in senso favorevole la sintesi proteica nell'endosperma, inducendo una maggior quota di lisina. Il mutante più considerato è stato l'**opaque-2** (O_2).

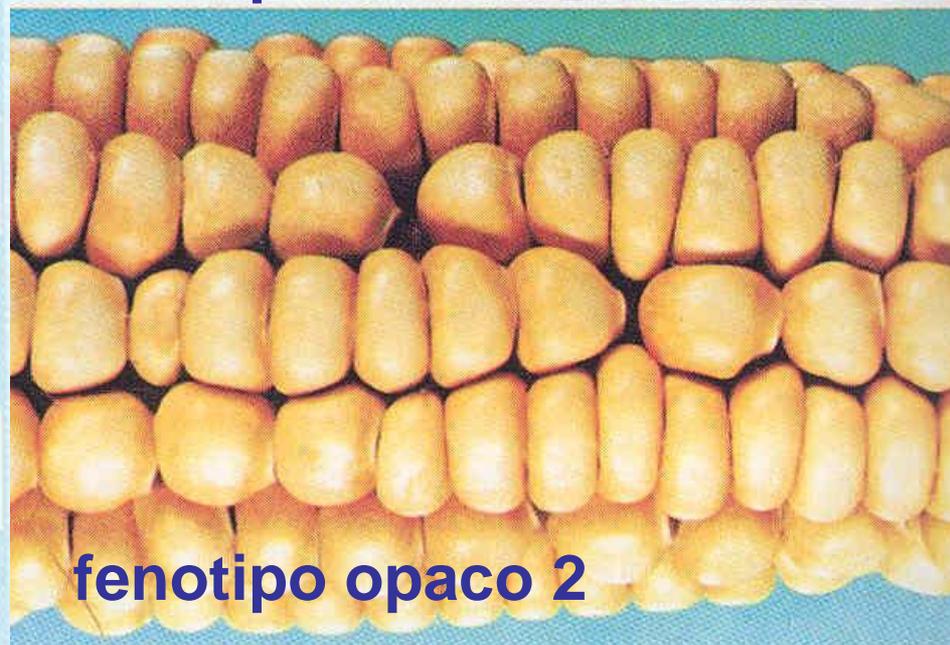
Purtroppo ci sono ostacoli alla diffusione dei mais opaque: bassa produttività, granella farinosissima comportante cattivi caratteri organolettici, elevata umidità alla raccolta, suscettibilità della spiga alle malattie e delle cariossidi a essere lesionate durante la raccolta.

Frazioni proteiche, proteina e aminoacidi essenziali nelle farine di mais normali e *opaco-2*

Frazioni (mg per 100 mg di proteine)	Normale	<i>Opaco-2</i>
Prolamina	46	18
Albumina e globulina	20	39
Glutelina	34	43
Proteine (%)	9,0	10,5
Aminoacidi (mg per 100 mg di proteine)		
Lisina	3,0	5,0
Triptofano	0,7	1,3



fenotipo normale



fenotipo opaco 2

Obiettivi del miglioramento genetico

Uso dei mutanti che modificano l'accumulo di carboidrati nella granella (m. amilosico, m. cereo, m. zuccherino).

Amido proveniente da mais:	Amilosio
Normale	29
Mutante	
<i>amylose-extender (ae)</i>	33
<i>dull (du)</i>	55
<i>sugary (su)</i>	65
<i>waxy (wx)</i>	0
<i>ae du</i>	47
<i>du su</i>	70

La ricchezza della granella di mais in **xantofilla** è molto apprezzata per l'alimentazione del pollame le cui uova devono avere un colore giallo: i più ricchi in xantofilla sono i mais a granella vitrea e di colore giallo intenso.

Il colore bianco della granella è, invece, apprezzato per motivi di tradizione alimentare in certi paesi o regioni, e per certi usi industriali.

Percentuale di amilosio nell'amido di diversi tipi di mais

Amido proveniente da mais:

Amilosio

Normale

29

Mutante

amylose-extender (ae)

33

dull (du)

55

sugary (su)

65

waxy (wx)

0

ae du

47

du su

70

Evoluzione delle caratteristiche essenziali della pianta di mais in ibridi di diverse epoche

Epoca	Piante erette %	Resistenza a piralide*	Angolo fogliare*	Vitalità foglie*
1930	63	2,5	2,2	4,4
1940	64	2,2	2,1	4,1
1950	71	2,9	2,2	4,6
1960	74	4,3	3,5	5,3
1970	77	4,2	5,1	5,5
1980	82	4,5	7,7	6,1
d.m.s. 5%	6	0,7	0,6	0,4

* Punteggi crescenti indicano comportamenti più favorevoli

Caratteristiche dei nuovi ibridi

- La maggiore produzione non è data da spighe più grandi o da granella più pesante ma da:
 - pianta in grado di sopportare la coltura fitta, con maggior numero di piante e di spighe raccolte per unità di superficie
 - pianta più attrezzata per affrontare i limiti ambientali
 - pianta in grado di rispondere molto efficacemente a pratiche colturali accurate, ma anche in situazioni relativamente limitanti

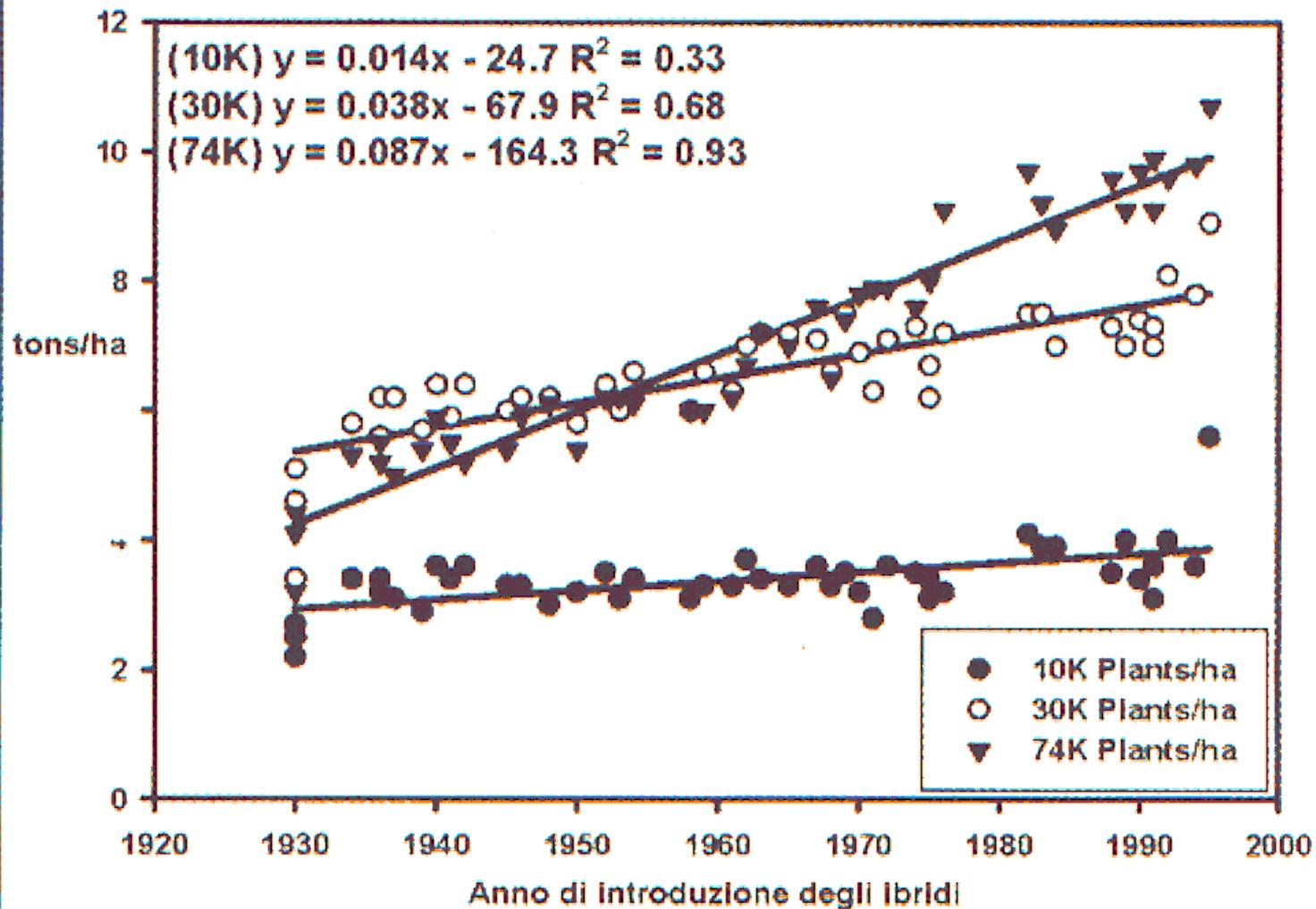
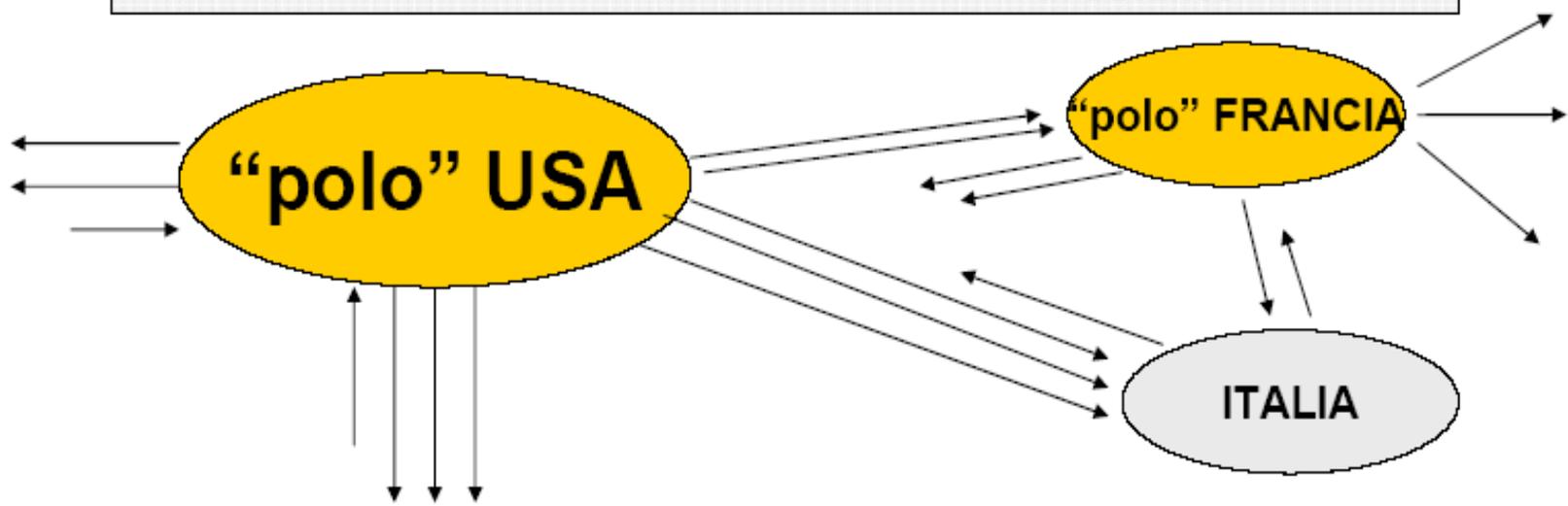
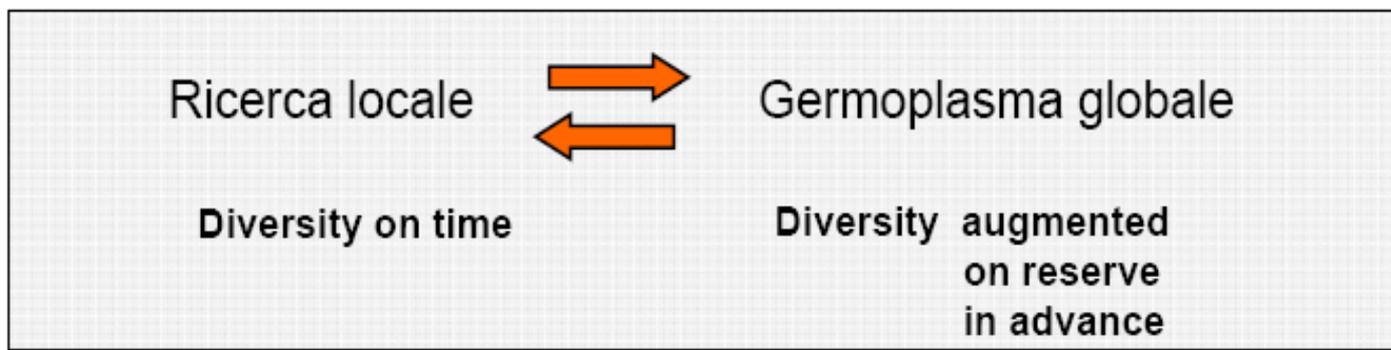


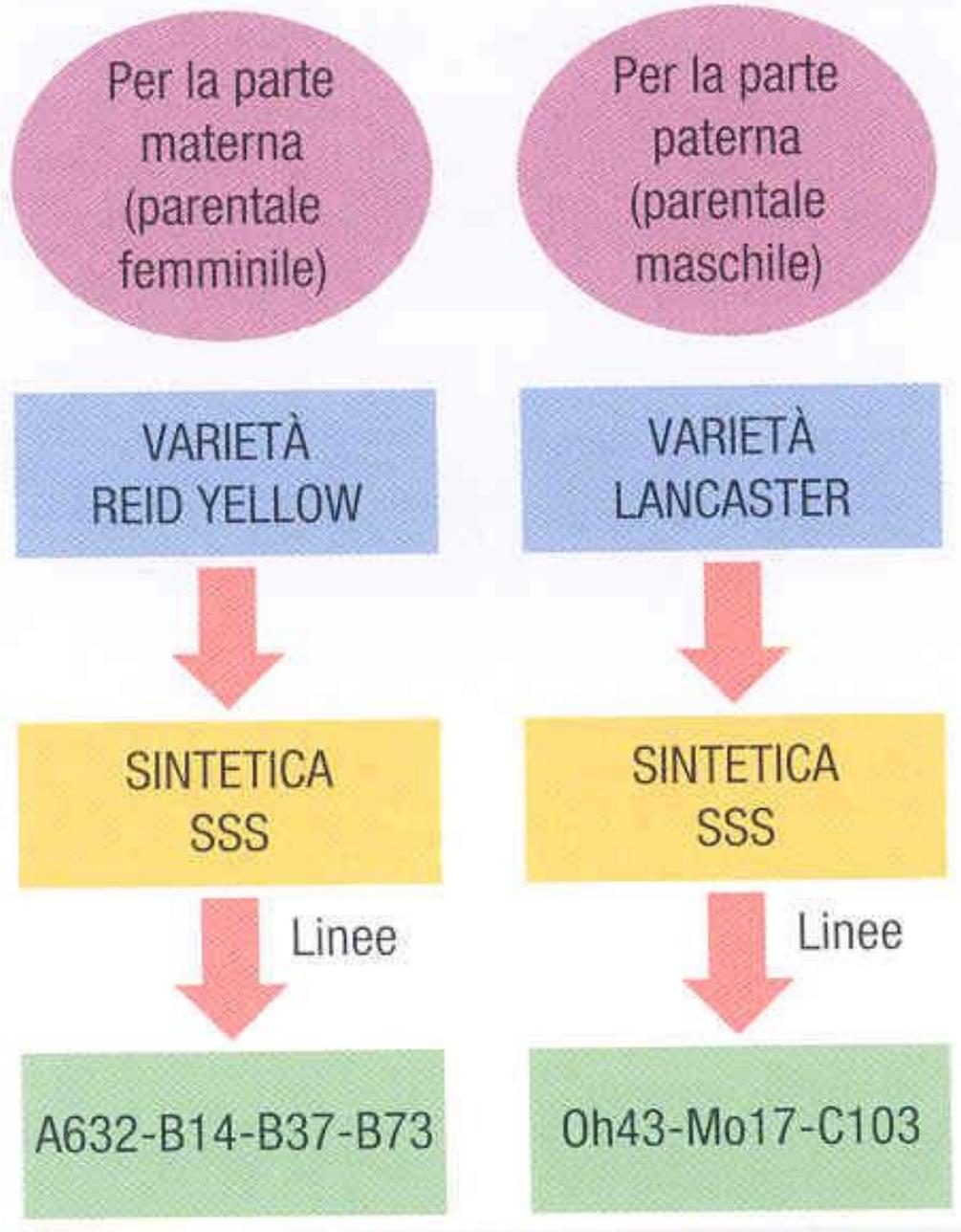
Fig. 2 ▶ *Con i moderni ibridi di mais è possibile aumentare il numero di piante per ettaro e migliorare le rese (D. N. Duvick, ASTA 2004).*

1 pre-rivoluzione verde PLANT BREEDING "LOCAL"

2 rivoluzione verde PLANT BREEDING "GLOCAL"

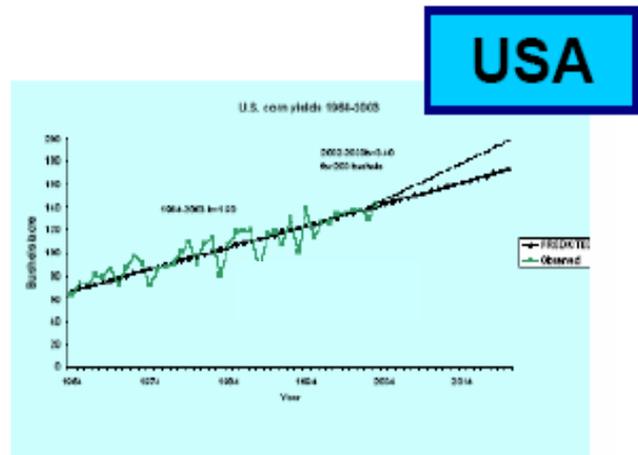


Polo USA

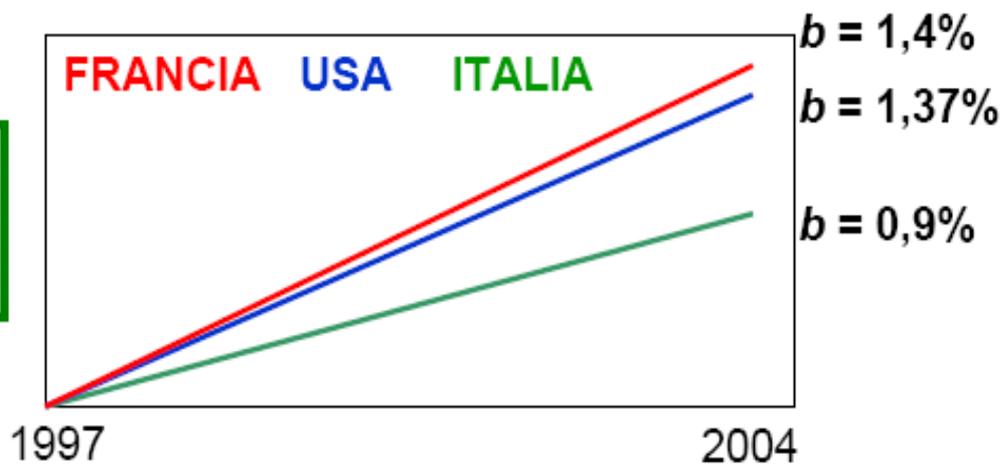


Hanno contribuito anche le linee Iodent I159, I198, I205 e MBS847, le quali hanno introdotto nel pool genetico maschile la capacità di perdere umidità della granella a maturazione fisiologica

ANDAMENTO RESE NEL LUNGO PERIODO



**ITALIA vs USA
FRANCIA**



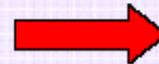
NUOVE TECNOLOGIE

3

post-rivoluzione verde

BREEDING FORTEMENTE INTEGRATO da altre tecnologie

Breeding tradizionale GxE



GERMOPLASMA

operativo

Transgenosi



EVENTO

operativo

Genomica strutturale



FINGERPRINTING, QTL

in progress

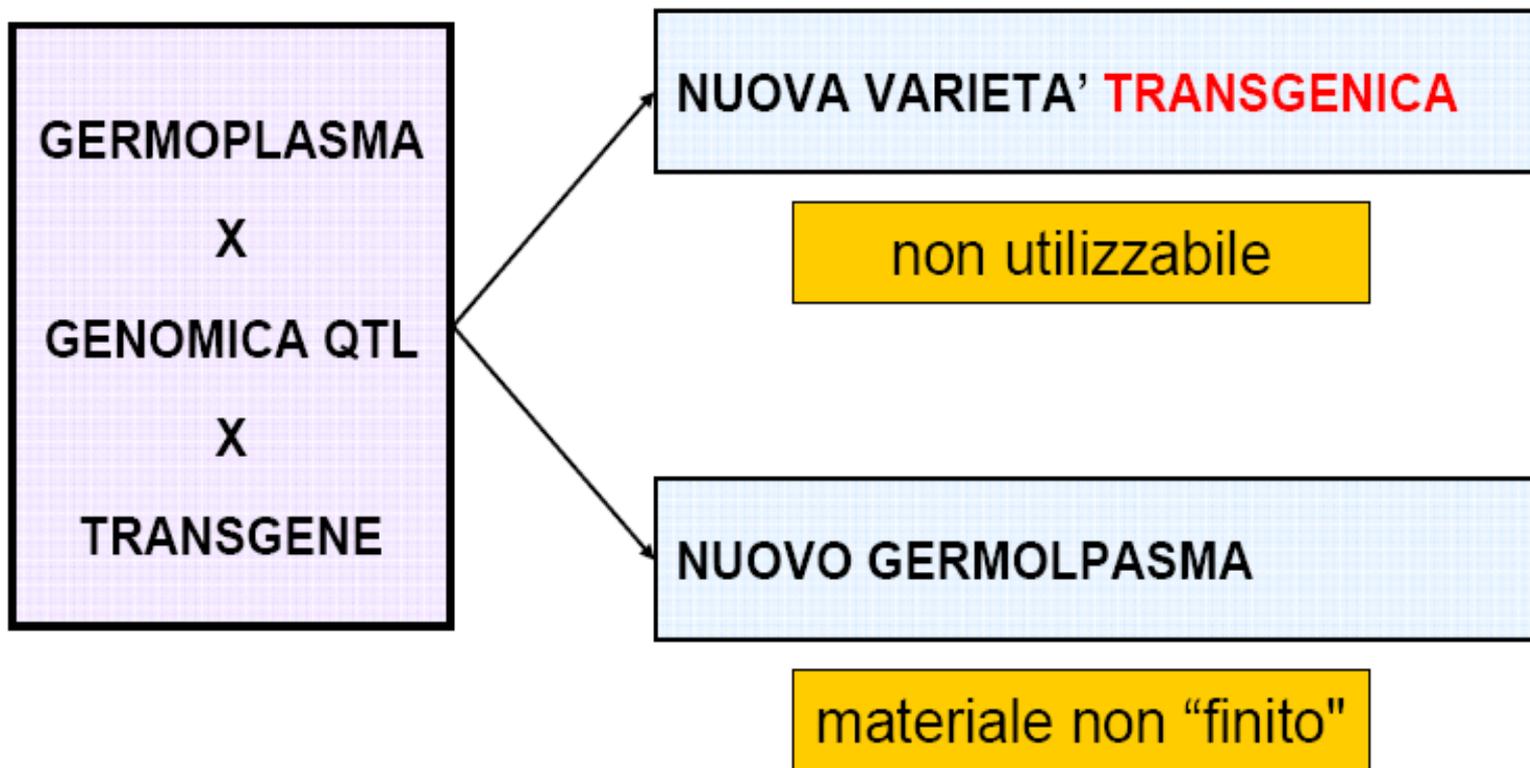
Genomica funzionale
trascrittomica
proteomica
metabolomica



10,000 geni=49,995,000
interazioni a due vie
(J. Dudley, 2003)

nel futuro

NUOVE TECNOLOGIE 2



Selezione assistita

Attraverso **marcatori molecolari** (AFLP, RFLP, ecc.) che per particolari caratteristiche rendono possibile seguire la sorte del gene di interesse attraverso il riconoscimento di un segmento di DNA a esso concatenato

QTL (Quantitative trait locus), regione di DNA associata ad un carattere quantitativo (es. resa, qualità). Il QTL è associato ad un gene che determina il carattere in questione. Un carattere quantitativo è di solito determinato dalla somma dell'azione di più geni. Di conseguenza più QTL sono associati a un singolo carattere. Il n° di QTL coinvolti fornisce informazioni sull'architettura genetica di un carattere quantitativo.

MAIS TRANSGENICI

Il mais è stato recentemente oggetto di un intenso lavoro di miglioramento con le tecniche dell'ingegneria genetica che si è tradotto nella realizzazione di ibridi OGM.

Attualmente due sono i caratteri ingegnerizzati e commercializzati: la **resistenza alla piralide** e la **resistenza al glifosate**.

Nel primo caso la resistenza del mais al fitofago è stata realizzata introducendo nel genoma del mais un gene (**Bt**) del *Bacillus thuringiensis*, parassita delle larve di piralide; con questo inserimento il mais OGM produce nei suoi tessuti la tossina batterica che uccide le larve che lo attaccano.

Tolleranza a insetti	Lepidotteri	cry1Ac, cry2Ab, cry9c, cry1Ab	<i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>kurstaki</i>
		cry1F	<i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>aizawai</i>
	Coleotteri	cry3A	<i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>tenebrionis</i>
		cry3Bb1	<i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>kumamotoensis</i>

Tossina Bt

endotossina prodotta da *Bacillus thuringiensis*

- Il pesticida "biologico" più ampiamente utilizzato da circa 50 anni
- 2% del mercato globale degli insetticidi nel 1995
- "nemico naturale" di molti insetti
- Usato ampiamente contro zanzare e mosche

Problemi

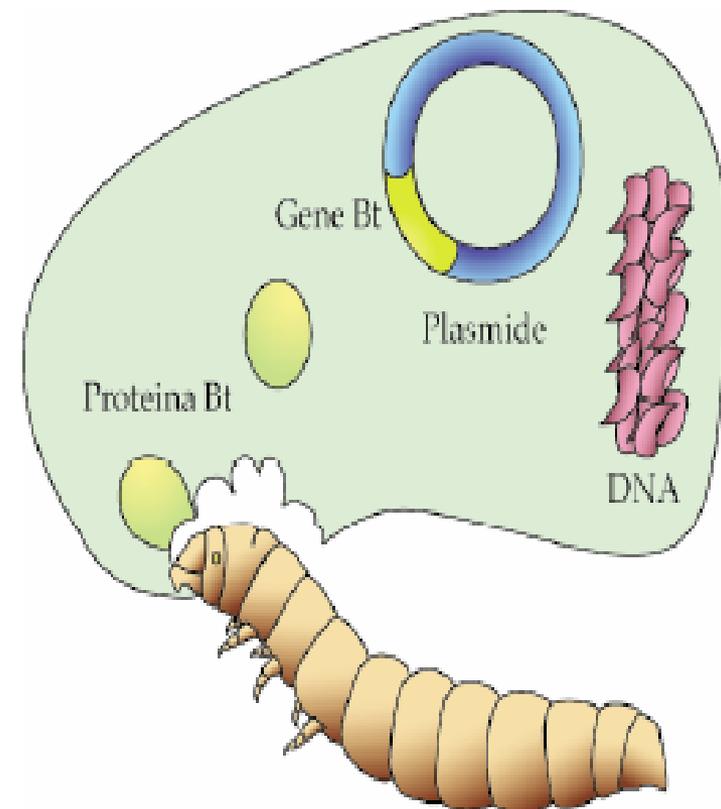
- Mancanza di stabilità
- Bassa permeabilità nei tessuti vegetali



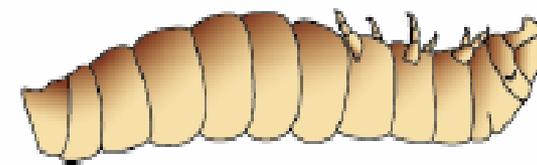
Courtesy USDA

Modo di azione delle tossine di *Bacillus thuringiensis*

- La tossina si inserisce nella membrana delle cellule epiteliali dell'intestino creando un canale ionico
- Ciò determina un'alterazione dei flussi ionici e quindi la lisi delle cellule epiteliali
- L'insetto smette di mangiare, si disidrata e muore



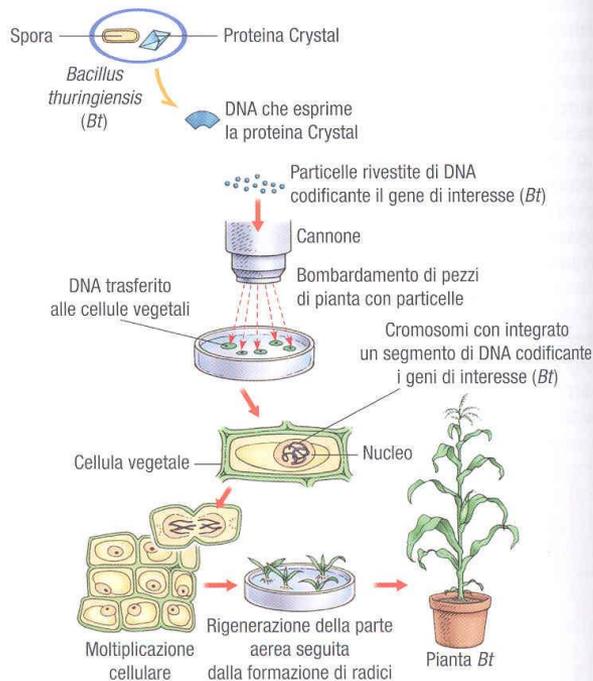
Larva ECB



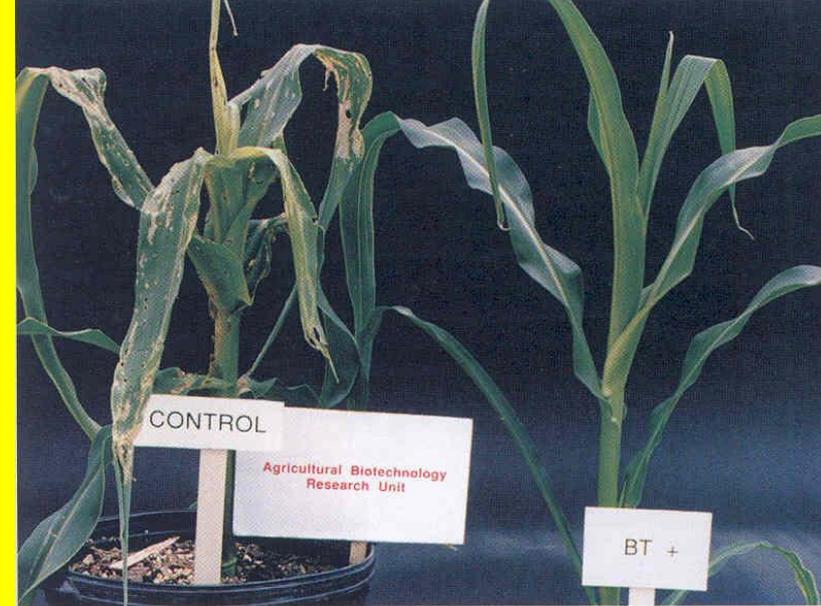
STRATEGIA

Inserire il gene per la proteina Bt in piante di mais in modo che la pianta sia costantemente protetta dall'attacco degli insetti

Ciò permette di ridurre drasticamente l'impiego di pesticidi chimici



Procedura di trasformazione del mais per resistenza alla piralide mediante il metodo biolistico (bombardamento)



Danno da piralide su varietà normale a confronto con pianta Bt resistente



Monsanto



mais Bt



MAIS TRANSGENICI

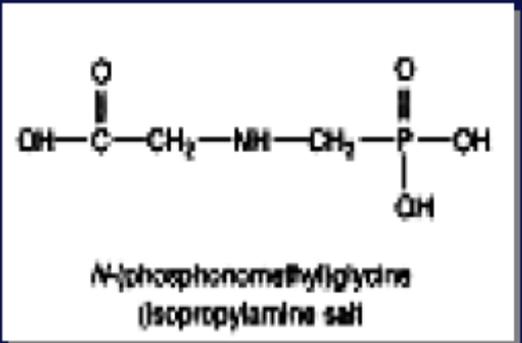
Nel secondo caso l'ingegneria genetica ha inserito nel patrimonio genetico del mais un gene che detossifica un diserbante totale, il glifosate o il glufosinate.

Si è così ottenuto un mais OGM sul quale il diserbante è assolutamente innocuo, mentre è letale per qualsiasi altra pianta infestante. È evidente la semplificazione che questa innovazione porta al controllo della flora infestante, finora basata su diserbanti selettivi.

Tolleranza a erbicidi	Glifosate	5-enolpiruvilscikimato-3-fosfato sintasi (EPSPS) e/o glifosato ossidasi (GOX)	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> e/o <i>Ochrobactrum anthropi</i>
	Glufosinate	PPT-acetiltransferasi (PAT)	<i>Streptomyces viridochromogenes</i> o <i>S. hygrosopicus</i>

Oggi si usa prevalentemente

GLYPHOSATE (= Roundup®)



- Ad azione totale → Impiego solo in assenza di coltura
- Ad assorbimento fogliare → Controlla solo piante emerse, senza azione antigerminello
- Ad azione sistemica → Ottima efficacia contro le perenni (es. *Sorghum halepense*)
- Alta efficacia graminicida → OK prima di colture cerealicole
- Ad azione relativamente lenta → Semina solo 7-10 d dopo il diserbo
- Rapida degradazione microbica → Nessun effetto residuo, innocuità ambientale

Oggi usato anche come

Diserbo di postemergenza su Ibridi di mais OGM (RR = Roundup Ready)
con resistenza ottenuta mediante biotecnologie

**Brevetti relativi a mais
geneticamente modificati (2006)**

Evento	Obiettivo
176, MON 801, MON 810	Resistenza a piralide
3751IR	Tolleranza a diserbanti
676, 678, 680	Maschiosterilità e tolleranza erbicidi
ACS-ZM x MON-00810-6, BT11, CBH-351, DAS 01507 MON 00603, DBT 418, MON x MON (5 diversi)	Resistenza a insetti ed erbicidi
B16	Resistenza a glufosinate ammonio
DAS-06275	Resistenza a lepidotteri e tolle- ranza a glufosinate ammonio
DAS-59122, MON 863	Resistenza a <i>Diabrotica virgifera virgifera</i>
DK 404 SR	Acetil CoA carbossilasi
EXP1910 IT, IT	Tolleranza a erbicidi imidazolinonici
GA 21	Aumento di aminoacidi aromatici
LY038	Aumento della lisina
MON 802	Resistenza a piralide ed erbicidi
MON 809	Resistenza a piralide e glifosate
MON 832	Modificazione quadro aminoacidi aromatici
MON 88017	Resistenza a <i>Diabrotica e glifosate</i>
MS3, MS6	Maschiosterilità e resistenza a erbicidi
NK603	Produzione di aminoacidi aromatici
T14, T25	Tolleranza a glufosinato
TC1507	Resistenza a insetti e glufosinato