



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENETICA

VARIABILIDAD GENÉTICA DE LA TERMOSENSIBILIDAD EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE MÉXICO: UNA APORTACIÓN AL RETO DEL CAMBIO CLIMÁTICO

FRANCISCO JAVIER SÁNCHEZ RAMÍREZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2012

La presente tesis titulada: **Variabilidad genética de la termosensibilidad en poblaciones de maíz nativo de México: Una aportación al reto del cambio climático;** realizada por el alumno: **Francisco Javier Sánchez Ramírez,** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENETICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DRA. MA. DEL CARMEN MENDOZA CASTILLO

ASESOR



DR. FERNANDO CASTILLO GONZÁLEZ

ASESOR



DR. SÉRGIO CASTRO NAVA

Montecillo, Texcoco, Estado de México Mayo de 2012

VARIABILIDAD GENÉTICA DE LA TERMOSENSIBILIDAD EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE MÉXICO: UNA APORTACIÓN AL RETO DEL CAMBIO CLIMÁTICO

Francisco Javier Sánchez Ramírez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2012

El presente estudio se realizó para conocer la variabilidad genética del maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical) para responder ante condiciones de temperatura alta, principalmente; considerando esta como uno de los principales escenarios provocados por el cambio climático que actualmente amenaza a la diversidad del maíz nativo. La valoración del efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación mostró que afectaron la duración del proceso más no la germinación total. La dinámica de acumulación de biomasa en la plántula (BP), mediante la cuantificación de la biomasa en la parte aérea (BP_a), en la raíz (BR_a), en el mesocótilo (BMe), la biomasa consumida en la respiración (BCR), el pericarpio más los restos del endospermo (P+E) y el peso seminal inicial (PSI), fue afectada de manera diferencial dependiendo del tratamiento de temperatura, encontrando que la BCR fue la característica más afectada. La estabilidad de la membrana celular evaluada mediante 1) las diferencias conductimétricas, obtenidas de la diferencia entre la conductividad del tejido expuesto a temperatura alta (50 ± 1 °C) y del que permaneció a temperatura ambiente, y 2) el daño de la membrana celular (DMC). Los resultados entre ambas metodologías mostraron cierta discrepancia principalmente entre las poblaciones que presentaron mayor variabilidad genética (frías). De acuerdo al comportamiento de las poblaciones en el resto de las evaluaciones se consideró que la DMC fue más precisa en la determinación de la termoestabilidad de las poblaciones. El ensayo de rendimiento en campo en condiciones templadas, mostró, que las poblaciones de este origen, tal como se esperaba, mostraron mayor rendimiento (RG) debido a su mejor adaptación, expresada en los componentes de rendimiento superiores con respecto a las poblaciones frías y subtropicales. El ambiente templado provocó que las poblaciones de frío presentaran un ciclo precoz, mientras que en las subtropicales fue tardío. La altura de la planta, la sanidad de las mazorcas y la susceptibilidad a enfermedades también fueron afectadas por el ambiente. De acuerdo con los resultados de las diferentes evaluaciones, se encontró que las poblaciones con mayor potencial para aportar a la base germoplásmica para el desarrollo de materiales mejorados son Hgo4, Hgo5, Hgo8, Hgo9, Hgo11 de la región fría, Poxtla y Tlapala de la región templada, Tam1 y Tam2 de la región subtropical.

Palabras clave: *Zea mays* L., poblaciones nativas, cambio climático, termosensibilidad.

GENETIC VARIABILITY OF THERMOSENSITIVITY OF NATIVE MAIZE POPULATIONS OF MEXICO: A CONTRIBUTION TO TO THE CLIMATE CHANGE CHALLENGE

Francisco Javier Sánchez Ramírez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2012

Considering that the increase of temperatures is one of the main scenarios expected as an effect induced by climate change and that this fact threatens the diversity of native maize, this research was done in order to examine the genetic variability of native maize populations from different ecological origin (cold, temperate and subtropical) and mainly observe how do they respond to high temperature conditions. An evaluation of the effects caused by different temperatures (optimal, suboptimal and supraoptimal) on germination showed that the length of this process was affected by different temperatures but the total germination rate was kept in acceptable values. The dynamic of biomass accumulation of the seedling (BP) was analyzed through the quantification of the aboveground biomass (BP_a), root biomass (BP_r), mesocotyl biomass (BMe), the biomass consumed during the breathing process (BCR), the pericarp and the remains of the endosperm (P + E) and the initial seed weight (PSI), which were affected differentially depending on the temperature treatment, finding out that the BCR was the feature more affected. The cell membrane stability was evaluated by two mechanisms: 1) Conductivity differences and 2) Cell membrane damage (DMC). The results of both methodologies showed differences, especially among the cold region populations that had the highest genetic variability. According to the performance of the populations on the other evaluations it was considered that the DMC methodology was more accurate in the determination of their thermostability. In the field, the yield test, done under template weather conditions, showed that the populations from this ecological region, as it was expected, obtained the highest yield (RG) and the superior yield components compared to the cold and subtropical populations due to the fact that they were suited to those weather conditions. The temperate weather caused that the populations from cold weather turned into an early cycle, meanwhile subtropical populations became belayed. The plant height, the health of the cobs and the susceptibility to illnesses were also affected by the environment. According to the results of the different evaluations it was found that populations with more potential to be part of the germplasm used to develop breeding materials were Hgo4, Hgo5, Hgo6, Hgo9, Hgo11 from the cold region, Poxtla and Tlapala from the temperate region and Tam1 and Tam2 from the subtropical region.

Keywords: *Zea mays* L., native populations, climate change, thermosensitivity.

A mi madre

Amparo Ramírez Canseco

A mi novia

Gaby

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por haberme brindado las facilidades económicas para realizar mi programa de estudios de Maestría en Ciencias.

Al **Colegio de Postgraduados**, por permitir mi formación en un programa de excelente calidad educativa y humana.

A la **Dra. Ma. del Carmen Mendoza Castillo**, por sus valiosos consejos en la conducción de este trabajo, pero sobre todo por su confianza, dedicación y esfuerzo para finalizar este proyecto de investigación.

Al **Dr. Fernando Castillo González**, por su incansable paciencia e inmejorables comentarios sobre este proyecto de investigación.

Al **Dr. Sergio Castro Nava**, por sus comentarios y experiencia compartida en la realización de la prueba de la estabilidad de la membrana celular.

Al **M.C. Adrián Hernández Livera** encargado del Laboratorio de Semillas del Programa de Semillas, en el Colegio de Postgraduados y al **Técnico Sr. Juan Hernández** por el facilidades y el apoyo otorgado para la realización de las pruebas de germinación en ambiente controlado.

Al **Dr. Rogelio Carrillo González** encargado del Laboratorio de Química de Suelos, del Programa de Edafología, por las facilidades mostradas para realizar la prueba de estabilidad de la membrana celular.

CONTENIDO

	Pág
ÍNDICE DE CUADROS.....	xii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xiv
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1. Objetivo General.....	4
1.1.1. Objetivos específicos.....	4
1.2. Hipótesis General.....	4
CAPÍTULO II. ESTUDIO DE LA TERMOSENSIBILIDAD EN LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE PLÁNTULA EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE DIFERENTE ORIGEN ECOLÓGICO: FRÍO, TEMPLADO Y SUBTROPICAL.....	5
2.1. Resumen.....	5
2.2. Introducción.....	6
2.2.1. Objetivo General.....	7
2.2.2. Objetivo específicos.....	7
2.2.3. Hipótesis.....	7
2.3. Revisión de Literatura.....	8
2.4. Materiales y Métodos.....	13
2.4.1. Material vegetal.....	14
2.4.2. Tratamientos de temperatura.....	16
2.4.3. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación de poblaciones de maíz nativo.....	16
2.4.4. Evaluación de la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula.....	17
2.4.5. Análisis de datos.....	18
2.5. Resultados y Discusión.....	18
2.5.1. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación de poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas.....	18

2.5.1.1. Análisis de varianza del porcentaje de germinación y plántulas anormales.....	18
2.5.1.2. Germinación de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	20
2.5.2. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas.....	34
2.5.2.1. Análisis de varianza de la distribución de la biomasa seminal.....	34
2.5.2.2. Tamaño de semilla de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	36
2.5.2.3. Distribución de la biomasa seminal en la plántula de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	41
2.5.3. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula en poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas y evaluación cualitativa del mesocótilo, raíz y parte aérea.....	50
2.5.3.1. Análisis de varianza de la distribución de la biomasa en la plántula y variables cualitativas.....	50
2.5.3.2. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la biomasa acumulada en las estructuras morfológicas de la plántula de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	52
2.5.3.3. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo, calificación de la raíz y de la parte aérea de plántulas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	63
2.5.3.3.1. Longitud del mesocótilo.....	63
2.5.3.3.2. Evaluación cualitativa de la raíz y de la parte aérea.....	66
2.6. Conclusiones.....	69
2.7. Bibliografía.....	69
CAPÍTULO III. ESTUDIO DE LA TERMOESTABILIDAD MEDIANTE LA PRUEBA DE LA ESTABILIDAD DE LA MEMBRANA CELULAR EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE DIFERENTE ORIGEN ECOLÓGICO...	72

3.1. Resumen.....	72
3.2. Introducción.....	73
3.2.1. Objetivo General.....	75
3.2.2. Objetivos específicos.....	75
3.2.3. Hipótesis.....	75
3.3. Revisión de Literatura.....	75
3.4. Materiales y Métodos.....	81
3.4.1. Material Vegetal.....	81
3.4.2. Crecimiento de las plantas.....	82
3.4.3. Toma de muestras de tejido foliar.....	84
3.4.4. Estandarización de las muestras.....	84
3.4.5. Aplicación del tratamiento de temperatura.....	84
3.4.6. Toma de datos.....	85
3.4.7. Variables estimadas para la determinación de la termoestabilidad.....	85
3.4.7.1. Variabilidad genética por diferencias conductimétricas en cada tiempo de evaluación.....	85
3.4.7.2. Determinación de variabilidad genética por daño a la membrana celular (DMC).....	87
3.4.8. Análisis de datos.....	88
3.5. Resultados y Discusión.....	89
3.5.1. Valoración de la termoestabilidad de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico mediante la prueba de conductividad eléctrica.	89
3.5.1.1. Variabilidad genética de la termoestabilidad determinada por diferencias conductimétricas en diferentes tiempos de evaluación.....	91
3.5.1.2. Termoestabilidad y diferencias conductimétricas en cada tiempo de evaluación.....	92
3.5.2. Variabilidad genética de la alteración de la membrana celular como efecto del estrés por temperatura alta.....	99
3.5.2.1. El daño de la membrana celular como índice de termoestabilidad.....	101
3.5.2.2. Efecto de la temperatura sobre la estabilidad de la membrana celular en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	108

3.6. Conclusiones.....	110
3.7. Bibliografía.....	111
CAPÍTULO IV. EVALUACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES, CARACTERÍSTICAS FENOLÓGICAS-MORFOLÓGICAS Y SANIDAD DE POBLACIONES DE MAÍZ DE DIFERENTE ORIGEN ECOLÓGICO.....	115
4.1. Resumen.....	115
4.2. Introducción.....	116
4.2.1. Objetivo General.....	116
4.2.2. Objetivos específicos.....	117
4.2.3. Hipótesis.....	117
4.3. Revisión de Literatura.....	117
4.4. Materiales y Métodos.....	121
4.4.1. Material Vegetal.....	121
4.4.2. Variables de rendimiento de grano y sus componentes.....	124
4.4.3. Variables fenológicas.....	124
4.4.4. Variables de sanidad y calidad de la mazorca y la planta.....	125
4.4.5. Análisis de datos.	125
4.5. Resultados y Discusión.....	126
4.5.1. Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones nativas de diferente origen ecológico.....	126
4.5.2. Comportamiento de la floración en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	133
4.5.3. Altura de la planta y de la mazorca e índice de posición de la mazorca en poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico.....	138
4.5.4. Susceptibilidad a enfermedades, uniformidad y sanidad de mazorca de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico	142
4.6. Conclusiones	144
4.7. Bibliografía.....	144
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL.....	147
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES.....	156

CAPÍTULO VII. BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN Y DISCUSIÓN	
GENERAL.....	157
APÉNDICE.....	159

ÍNDICE DE CUADROS

	Título	Pág
Cuadro 1.	Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.....	15
Cuadro 2.	Cuadrados medios del análisis de varianza para porcentajes de germinación en tres diferentes tiempos de evaluación, en el total y el porcentaje de plántulas anormales en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	20
Cuadro 3.	Cuadrados medios del análisis de varianza para la evaluación de la distribución de la biomasa seminal durante la germinación y crecimiento de la plántula.....	35
Cuadro 4.	Cuadrados medios del análisis de varianza en la evaluación de la distribución de la biomasa en la plántula, longitud del mesocótilo y calificación de raíz y parte aérea.....	51
Cuadro 5.	Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.....	83
Cuadro 6.	Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación del análisis de varianza para las diferencias conductimétricas	92
Cuadro 7.	Valores medios de las diferencias conductimétricas entre el tejido foliar de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, expuesto a temperatura alta y el mantenido a temperatura ambiente, en tres tiempos de evaluación.....	96
Cuadro 8.	Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación del análisis de varianza del daño a la membrana celular de tejido foliar de poblaciones de maíz nativo en tres tiempos de evaluación.....	100
Cuadro 9.	Daño a la membrana celular por efecto de temperatura alta (50 ± 1 °C) en tejido foliar de la cuarta hoja ligulada de plantas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	106

Cuadro 10.	Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.....	123
Cuadro 11.	Cuadrados medios y significancia estadística en la evaluación del rendimiento y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	127
Cuadro 12.	Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico establecidas en condiciones ambientales templadas.....	130
Cuadro 13.	Cuadrados medios y niveles de significancia de características fenológicas de las poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico.....	134
Cuadro 14.	Características fenológicas de las poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico.....	137
Cuadro 15.	Cuadrados medios de la altura de la planta, de la mazorca y de la relación entre estas en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	139
Cuadro 16.	Altura de la planta, de la mazorca y su relación entre estas dos variables en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	140
Cuadro 17.	Cuadrados medios y significancia en la evaluación de la sanidad de las mazorcas, uniformidad y susceptibilidad a enfermedades en las plantas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	142
Cuadro 18.	Sanidad de la mazorca, uniformidad y susceptibilidad a las enfermedades en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.....	143

ÍNDICE DE FIGURAS

	Título	Pág
Figura 1.	Eventos físicos y metabólicos que ocurren durante el proceso de germinación (Fase I y II) y crecimiento inicial de la plántula (Fase III)	10
Figura 2.	Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío (Germ 48 h, Germ 96 y Germ 144h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente).....	26
Figura 3.	Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico templado (Germ 48 h, Germ 96 y Germ 144h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente).	29
Figura 4.	Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico subtropical (Germ 48 h, Germ 96 h y Germ 144 h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente).	32
Figura 5.	Efecto de temperaturas contrastantes (A=15, B=25 °C; C=35 °C y D=40 °C) sobre la distribución de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial).....	37

- Figura 6.** Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B=25 °C, C=35°C y D=40 °C) sobre el uso de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico templado. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial)..... 39
- Figura 7.** Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B=25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el uso de la biomasa seminal durante la germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz de origen ecológico subtropical. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial)..... 40
- Figura 8.** Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40° C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa de la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula. 56
- Figura 9.** Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A:15 °C; B:25 °C; C:35 °C; D: 40 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa de la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula. 60

Figura 10. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A: 15 °C; B:25 °C; C:35 °C; D: 40 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa en la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula..... 62

Figura 11. Estimación del daño a la membrana celular (DMC) mediante la adaptación de la expresión de Sullivan (1972): a) DMCTotal= Daño de la membrana celular total; DMCLetal =Daño de la membrana celular letal; DMC24h=Daño de la membrana celular a las 24 h de aplicado el tratamiento, en tejido foliar de la cuarta hoja ligulada de plántulas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico..... 88

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

México es uno de los países más diversos del mundo; su ubicación geográfica y características orográficas, con grandes cadenas montañosas, amplias superficies abiertas a dos océanos le confieren una gran multiplicidad de condiciones ecológicas, en las que prosperan muy distintos ecosistemas, ricos en especies de flora y fauna; esta mega diversidad, que a través de miles de años en interacción con los grupos humanos establecidos en diferentes regiones del país dio origen a una variedad de técnicas para el aprovechamiento de los recursos, generó diversos sistemas agrícolas, en su mayoría vinculados con el cultivo del maíz (Esteva y Marielle, 2003).

El maíz (*Zea mays* L.) se originó y domesticó en México; es especie única dada la gran diversidad genética de la planta, de la mazorca y del grano; por su adaptación a una complejidad de ambientes; por su resistencia a plagas y enfermedades; por su tolerancia a distintos estreses ambientales, por sus múltiples usos como alimento humano, animal e industrial (Paliwal, 2001). El maíz es el cultivo nacional ya que se siembra en los estados, los climas y en todas las altitudes; es el cultivo principal tanto por la superficie que se siembra como por el volumen de producción que se obtiene (Polanco y Flores, 2008); representa cerca de la mitad del volumen total de alimentos que anualmente se consumen en el país (Dowswell *et al.* 1996) y proporciona a la población mexicana aproximadamente la mitad de las calorías requeridas, y desde 1996 se mantiene el consumo anual *per cápita* de maíz cercano a 140 kg (Small, 2007), demostrando también su importancia dentro de la alimentación mexicana.

El maíz se siembra a través del año bajo las más diversas condiciones agroclimáticas, en riego y temporal (Márquez *et al.* 2007); la producción de maíz de temporal es la actividad agrícola más importante para la mayoría de los productores de subsistencia (campesinos) en México (Liverman, 1990); estos productores son quienes han mejorado y conservado la gran diversidad del maíz; sin embargo, son también los productores más olvidados del sector agrícola y aquellos que principalmente sufren las condiciones climáticas erráticas que se presentan anualmente; pese a todo, son los

maíces nativos los que poseen adaptación a las múltiples condiciones ambientales y agronómicas que existen en la agricultura tradicional (Esteve y Marielle, 2003).

Actualmente, en amplias áreas del país la diversidad nativa del maíz se considera en serio riesgo y algunas poblaciones en peligro de extinción, como consecuencia de estrategias agrícolas gubernamentales mal planeadas y a problemas sociales, a la migración de la sociedad rural hacia las zonas urbanas o hacia Estados Unidos, así como al evidente cambio climático vivido en la actualidad.

En México y en el mundo, el cambio climático se ha convertido en un factor que amenaza la diversidad biológica (Ceccarelli *et al.*, 2010; GIPB, 2010). Estudios sobre los efectos del cambio climático en México (Conde *et al.*, 2004; Gay y Estrada, 2008; Landa *et al.*, 2008) señalan que los impactos negativos sobre la agricultura, actividad que también ha contribuido al acrecentamiento del fenómeno, se deberán básicamente a incrementos sustantivos en la temperatura y reducción en la disponibilidad del agua, que afectarán principalmente a la región del norte, y en menor magnitud, a todo el territorio nacional. Se prevé que los impactos del fenómeno causen efectos adversos sobre la producción de alimentos y la calidad de los mismos, afectando principalmente a los productores pequeños y en los países más pobres (Ceccarelli *et al.*, 2010; GIPB, 2010), que principalmente son quienes cuidan de la diversidad genética que algunos monopolios explotan para la creación de imperios capitalistas.

Conde *et al.* (2006), en su estudio sobre la producción de maíz de temporal en México, concluyeron que esta actividad es sumamente vulnerable al cambio climático; debido principalmente a la disminución en la disponibilidad de agua y al incremento en la temperatura; esta última considerada como uno de las principales problemas agrícolas, no solo en México sino en el mundo entero, debido a que provoca cambios morfológico-anatómicos, fisiológicos y bioquímicos que afectan el desarrollo y crecimiento de las plantas y que se traducen finalmente en afectaciones en el rendimiento de grano.

Castro *et al.* (2009) y Castro *et al.* (2010) encontraron en maíz que las temperaturas altas durante la floración redujeron 28 % el rendimiento de grano, como resultado de un

efecto significativo sobre el tamaño de grano; remarcan la necesidad de estudiar el efecto de las temperaturas altas sobre la producción, así como el desarrollo de nuevas variedades de maíz tolerantes a temperaturas altas, utilizando germoplasma nativo.

Como se menciona en el GIPB (2010) una de las más efectivas formas para que la producción se incremente o al menos se mantenga estable bajo nuevos retos del cambio climático es a través de la mejora de variedades desarrolladas mediante mejoramiento genético, siendo la diversidad genética de las plantas cultivadas la base para el desarrollo sustentable de nuevas variedades, para los retos presentes y futuros; de esta manera los recursos de los campesinos, usados inteligentemente durante siglos, para el desarrollo de variedades adaptadas a sus propias condiciones de estrés ambiental pueden ser la base para el desarrollo de nuevas variedades en la mitigación del impacto del cambio climático en México.

Con base en el panorama anterior, en México se hace referencia a la importancia del maíz nativo como fuente de variabilidad genética y base de la sociedad mexicana, principalmente la rural, y a los efectos de la temperatura alta, uno de los principales escenarios del cambio climático sobre la producción del cultivo.

Se considera de importancia científica y social valorar el efecto de la temperatura alta sobre las poblaciones de maíz nativo, que permita hacer aportaciones al conocimiento, útil para el entendimiento del efecto del fenómeno climático actual sobre la diversidad del maíz; para lo cual se colectaron algunas poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical) que fueron sometidas a diferentes pruebas, lo que permitió identificar la variabilidad genética de las poblaciones; la capacidad de sobrevivencia de cada una al ser expuesta a condiciones térmicas contrastantes, en diferentes etapas fenológicas del cultivo; además de la identificación y selección de aquéllas sobresalientes que pudieran ser fuente de germoplasma en la formación de genotipos útiles para la mitigación y/o adaptación al cambio climático.

1.1. Objetivo general

Valorar la variabilidad genética de la termoestabilidad de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico y el comportamiento de ésta ante condiciones térmicas contrastantes, que permitan conocer el posible impacto del cambio climático sobre la diversidad del maíz nativo en México, así como la identificación de poblaciones que puedan aportar características sobresalientes a la base germoplásmica para el desarrollo de materiales mejorados que ayuden a mitigar el fenómeno.

1.1.1. Objetivos específicos

Valorar diferentes métodos que permitan la identificación de la variabilidad genética de la termoestabilidad en poblaciones de maíz nativo en México.

Valorar la variabilidad genética en diferentes poblaciones de maíz nativo, que permita la identificación de poblaciones sobresalientes que puedan ser incluidas en la base germoplásmica de un programa de mejoramiento genético para termotolerancia.

Valorar el efecto de un ambiente contrastante sobre el rendimiento, fenología y morfología de poblaciones de maíz nativo de diferentes origen ecológico.

1.2. Hipótesis

La variabilidad genética del maíz nativo en México, evaluada a través del comportamiento de la germinación, la acumulación de biomasa de la plántula, la termoestabilidad de la membrana celular y el ensayo de rendimiento en campo, permitirá la expresión diferencial de la termoestabilidad entre poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, concediendo la posibilidad de identificar poblaciones sobresalientes.

CAPÍTULO II
ESTUDIO DE LA TERMOSENSIBILIDAD EN LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO
DE PLÁNTULA EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE DIFERENTE ORIGEN
ECOLÓGICO: FRÍO, TEMPLADO Y SUBTROPICAL

2.1. RESUMEN

Se evaluó la germinación y la acumulación de biomasa en la plántula, en condiciones de temperaturas contrastantes [subóptima (15 °C), óptima (25 °C) y supraóptimas (35 y 40 °C)] en 24 poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical). La evaluación de la germinación a diferentes tiempos (48, 96 y 144 h), mostró que el efecto térmico no causó diferencias en el porcentaje de germinación total, pero sí modificó la duración del proceso; la temperatura subóptima ocasionó que la germinación fuera lenta; en el resto de los tratamientos, no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en la germinación, la cual ocurrió durante las primeras 48 h, entre las poblaciones de las diferentes regiones de origen. La evaluación de la acumulación de biomasa en la plántula mostró el mejor comportamiento a temperatura óptima, donde la BP (107 mg) fue mayor que en el resto de los tratamientos de temperatura, utilizando la misma cantidad de BCR (110 mg) y absorbiendo de la semilla el 60 % del PSI. El efecto de la temperatura subóptima, limitó a la mitad la BP (57 mg) y la BCR (43 mg), comparada con la temperatura óptima. A temperatura supraóptima, la BP (69 mg) fue limitada y la BCR (164 mg) se incrementó significativamente en todas las poblaciones, aunque en las poblaciones templadas el efecto fue mayor. A temperatura supraóptima extrema la BP fue fuertemente limitada y la BCR fue parecida a la de 25 °C en las poblaciones templadas y subtropicales, mientras que en las frías fue mayor. La acumulación de biomasa en diferentes partes de la planta, mostro que, el mesocótilo siguió la misma tendencia que la BP en las diferentes temperaturas; en la cuantificación de la BPa y la BRa, a temperatura subóptima la BPa fue menor y aproximadamente el 50 % de la BRa; en el resto de los tratamientos de temperatura la BPa y BRa fueron similares, salvo en las poblaciones de origen subtropical, donde a 35 °C, la BPa fue mayor que la BRa.

Palabras clave: Germinación, temperaturas contrastantes, biomasa de la plántula

2.2. INTRODUCCIÓN

Los fenómenos climáticos atípicos presenciados actualmente en el país y en el resto del mundo son una clara evidencia del efecto del cambio climático; las modificaciones en el clima por causas principalmente antropocéntricas, han provocado severas afectaciones a las actividades humanas, lo cual ha conducido a la necesidad de no sólo modificar la conducta humana sino también de mitigar dichos efectos negativos.

La agricultura, considerada uno de los principales factores que ha provocado estos fenómenos, a su vez ha sido afectada por ellos (Hoogenboom, 2006), debido a la modificación de dos de los principales componentes climáticos determinantes para la producción agrícola: la precipitación y la temperatura.

En México, estudios como el de Liverman y O'Brien (1991) señalan que habrá un incremento en la temperatura, principalmente al norte del país, así como la disminución en la disponibilidad del agua y la humedad del suelo, con severas consecuencias sobre la agricultura tanto de riego como la de temporal.

Frente a este panorama climático, es de gran importancia conocer los efectos de estos cambios sobre el desarrollo y la producción de los cultivos agrícolas, principalmente de aquellos cultivos básicos, indispensables para la alimentación de la sociedad mexicana.

Se predice que el maíz, el cultivo más ampliamente establecido en todo el territorio nacional y alimento base de la sociedad, sufrirá alteraciones fenológicas y fisiológicas frente al impacto de las temperaturas altas. Ramos *et al.* (2010) mencionan que una alternativa de adaptación es la utilización del germoplasma nativo para la formación de variedades tolerantes a dichas condiciones que permita mitigar el impacto de este fenómeno, creando con esto la necesidad de estudiar la termosensibilidad en maíces nativos; definiéndose a ésta como la respuesta de la planta al efecto de la temperatura alta sobre el crecimiento y desarrollo de la misma.

Bajo estas consideraciones, el presente trabajo de investigación se planteó conocer la termosensibilidad de algunas poblaciones de maíz nativo provenientes de diferentes regiones ecológicas de México (región fría, templada y subtropical) mediante la

evaluación de su comportamiento en pruebas de germinación y la dinámica de acumulación de biomasa durante el estadio de plántula en tratamientos de temperaturas contrastantes (óptima, subóptima y supraóptimas) lo cual permitiría valorar el efecto de las temperaturas altas (uno de los principales aspectos del cambio climático) sobre las poblaciones de maíz nativo de México, así como la posibilidad de seleccionar a aquéllas que por su comportamiento sobresaliente puedan dar origen a materiales mejorados que ayuden en la mitigación del cambio climático sobre el cultivo de maíz.

2.2.1. Objetivo General

Valorar la termosensibilidad de poblaciones de maíz nativo de diferentes orígenes ecológicos de México (región fría, templada y subtropical) mediante tratamientos de temperatura contrastantes (subóptima, óptima y supraóptimas) durante la fase de germinación y crecimiento de la plántula.

2.2.2. Objetivos Específicos

Valorar el efecto de temperaturas contrastantes (subóptima: 15 °C, óptima: 25 °C y supraóptimas: 35 y 40 °C) sobre la germinación y el crecimiento de la plántula en poblaciones nativas de México de diferentes regiones ecológicas.

Identificar y seleccionar poblaciones de maíz nativo con respuestas favorables a temperaturas altas (termotolerantes), que permitan el desarrollo de variedades mejoradas para esta condición térmica.

2.2.3. Hipótesis

La variabilidad genética presente en las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico permitirá, mediante la evaluación del proceso de germinación y la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula en diferentes tratamientos de temperatura (subóptima, óptima y supraóptima), la valoración de la termosensibilidad entre regiones ecológicas y en cada población, permitiendo la identificación de poblaciones sobresalientes.

2.3. REVISIÓN DE LITERATURA

La semilla contiene al embrión, éste es considerado una nueva planta en miniatura, equipada estructural y fisiológicamente para fungir como la unidad de dispersión y está provista con reservas nutrimentales para mantener el crecimiento de la plántula hasta que esté establecida y sea completamente autosuficiente (Bewley, 1997).

Una semilla en la cual ningún proceso relacionado con la germinación se está llevando a cabo es una semilla latente; para que el proceso de germinación ocurra es necesaria únicamente la hidratación bajo condiciones ambientales favorables que estimulen la reactivación del metabolismo. El éxito con el cual una nueva planta se desarrolla a partir de la germinación así como su respuesta frente a las condiciones ambientales está ampliamente determinada por las características fisiológicas y bioquímicas de la semilla (Bewley y Black, 1994).

La germinación es un proceso bioquímico complejo durante el cual las semillas deben recuperarse rápidamente a partir de la deshidratación posterior a la maduración, reanudar una intensidad sostenida del metabolismo, completar eventos celulares que permitan la emergencia del embrión y prepararse para el subsecuente desarrollo de la plántula (Nonogaki *et al.*, 2010).

El proceso de germinación de la semilla inicia con la absorción de agua (imbibición) y finaliza con el alargamiento del eje embrionario; siendo la radícula en la mayoría de las especies, la estructura que emerge primero (Bewley y Black, 1994; Bewley, 1997); aunque en estudios de análisis de semillas, la germinación se considera como la emergencia y el desarrollo del embrión hasta formar las estructuras esenciales para producir una planta normal bajo condiciones ambientales favorables. La germinación incluye procesos tanto anabólicos como catabólicos tales como la respiración, la síntesis de proteínas y la actividad enzimática (Desai *et al.*, 1997). Eventos subsecuentes, incluyendo la movilización de las reservas almacenadas, se asocian con el crecimiento de la plántula (Bewley, 1997).

Al igual que en cualquier proceso biológico, la influencia ambiental es sumamente importante; para que ocurra una buena germinación es necesario que las condiciones ambientales sean óptimas o al menos favorables. Los requerimientos para que el proceso de germinación se lleve a cabo pueden variar dependiendo de la especie, edad de la semilla, cantidad de agua, temperatura, concentración de oxígeno e intensidad lumínica, entre otros (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975).

El suficiente suministro de agua es el prerrequisito más importante para que el proceso de germinación se inicie (Chong *et al.*, 2001), siendo la cantidad total de agua absorbida dos o tres veces el peso seco de la semilla (Bewley y Black, 1994).

La absorción de agua por la semilla es trifásica; estas tres fases permiten describir el proceso de germinación tal y como se ilustra en la Figura 1. La fase I o imbibición consiste de una alta absorción de agua lo que favorece la reactivación del metabolismo que permitirá que la germinación se lleve a cabo. Durante la fase II, la absorción de agua es limitada; sin embargo, ocurre la mayor actividad metabólica preparándose para la emergencia de la radícula. La fase III sólo se presenta en semillas viables y coincide con el alargamiento de la radícula. En esta fase, el incremento en la absorción de agua se atribuye a los cambios en las células de la radícula en crecimiento, y subsecuentemente al crecimiento del resto de la plántula, el cual ocurre a través de divisiones mitóticas y a la expansión celular (Bewley y Black, 1994).

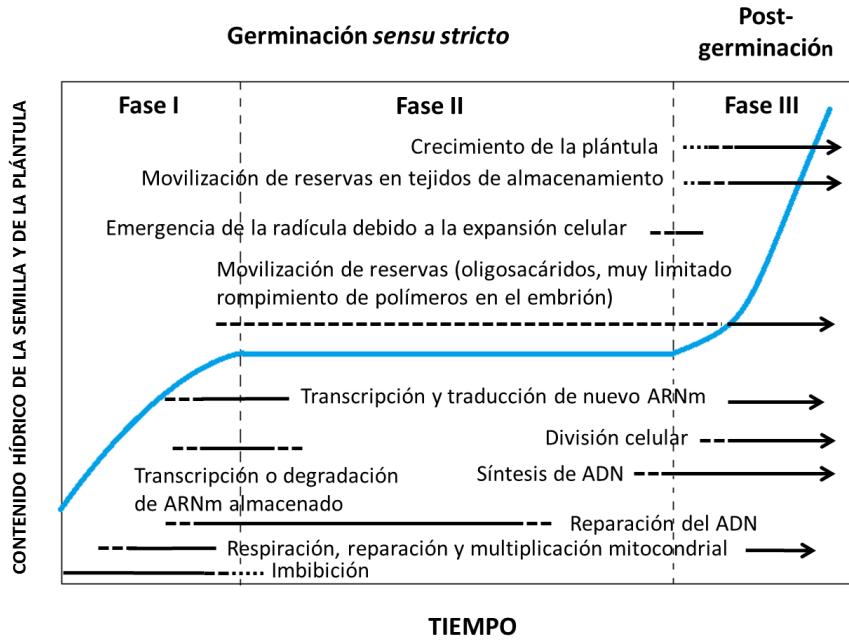


Figura 1. Eventos físicos y metabólicos que ocurren durante el proceso de germinación (Fase I y II) y crecimiento inicial de la plántula (Fase III). El tiempo requerido para que ocurran estos eventos varía entre especies y condiciones ambientales. Adaptado de Nonogaki *et al.* (2010).

Cuando no hay limitaciones de humedad, el siguiente requerimiento para la germinación es la temperatura (Chong *et al.*, 2001). La mayoría de las semillas que no presentan latencia muestran un intervalo de temperatura óptima entre 15 y 30 °C, pero con drásticas reducciones en el porcentaje de germinación cuando la temperatura es mayor o menor a este intervalo. Tanto altas como bajas temperaturas están relacionadas con reducciones severas en la germinación, debido a causas comunes como la inhabilidad de la membrana celular para funcionar eficientemente como una membrana semipermeable (Murphy y Noland, 1982). También, el efecto de la temperatura por encima de 30 °C, afecta el ciclo biológico de las plantas, provocando daños a nivel fisiológico, bioquímico y molecular (Essemine *et al.*, 2010). Las temperaturas moderadamente altas provocan daños e inclusive la muerte total de la planta, después de una exposición prolongada de tiempo; los daños directos por la alta temperatura incluyen la desnaturalización de proteínas y el incremento de la fluidez de los lípidos de la membrana celular. Los daños indirectos o daños menores pueden ser la inactivación de las enzimas dentro del cloroplasto y la mitocondria (Howarth, 2005),

inhibición de la síntesis de proteínas y disminución de la actividad enzimática (Riley, 1981b).

Durante el proceso de germinación las altas temperaturas también afectan la velocidad de imbibición, así como la de procesos metabólicos tales como la translocación de nutrimentos y de hormonas, la división y alargamiento celular (Bewley y Black, 1994).

En maíz la respuesta a la temperatura varía de acuerdo con la variedad, además de que esas respuestas están ampliamente definidas en términos de temperatura base, óptima y máxima (Birch *et al.*, 1998). Riley (1981a) menciona que la temperatura óptima para la germinación, determinada en un gran número de variedades de maíz de diferentes áreas geográficas, fue de 26-29 °C, en la mayoría de los casos. Birch *et al.* (1998) agregan que las temperaturas base para maíz van de 5-8 °C, las óptimas de 26-30 °C y la máxima de 40 °C.

Riley (1981a) en su estudio sobre el efecto de las altas temperaturas sobre la germinación de maíz, encontró que la germinación de algunas variedades tardó más tiempo en temperaturas mayores a 35 °C y se inhibió a 39 °C, aún con genotipos adaptados y seleccionados para condiciones tropicales. Concluyó que la pobre emergencia de plántulas de maíz crecidas a altas temperaturas del suelo (> 37 °C) se debía a la termosensibilidad del embrión, manifestándose desde estadios tempranos de la germinación, lo cual indica que no hay relación entre algún efecto de la temperatura sobre la movilización de las reservas del endospermo.

Los procesos metabólicos sobre los cuales se ha enfocado la mayoría de los estudios sobre el efecto de la temperatura en la germinación han sido la respiración, la movilización de reservas de la semilla, la síntesis de proteínas, la síntesis de ARN y la actividad enzimática.

La respiración es uno de los más importantes procesos bioquímicos que acontecen durante la germinación (Desai *et al.*, 1997); su función es proveer la energía necesaria para llevar a cabo la biosíntesis, el mantenimiento celular y el transporte activo en las plantas (Desai *et al.*, 1997; Azcon-Bieto *et al.*, 2000; Atkin y Tjoelker, 2003).

Durante la germinación uno de los primeros eventos en la imbibición es un abrupto incremento en la tasa de respiración, atribuido en parte a la hidratación y a la activación de enzimas mitocondriales (Nonogaki *et al.*, 2010). Después, la respiración disminuye notoriamente y vuelve a incrementarse hasta que la radícula emerge a través de las estructuras seminales que rodean al embrión (Bewley, 1997). Azcon-Bieto *et al.* (2000) mencionan que los incrementos en la temperatura provocan incrementos exponenciales en la respiración. Sin embargo, Riley (1981a) descartó que el efecto de las altas temperaturas sobre la germinación se deba a la afectación de la respiración o a la obstaculización e insuficiente energía metabólica.

Sikder *et al.* (2009) indican que la variación de la movilización de las reservas en la semilla durante el proceso de germinación también puede variar dependiendo de la variabilidad genética de las poblaciones. Essemine *et al.* (2010) encontraron que la movilización de las reservas en semillas de trigo se reduce por altas temperaturas (35 y 45 °C) ya que se afectan las enzimas implicadas en el desdoblamiento del almidón, lo que impide la llegada de los nutrientes al embrión; además encontraron que tanto altas (45°C) como bajas temperaturas (5°C) afectaron la movilización de reservas hacia el embrión, como consecuencia de la reducción de la actividad enzimática involucrada en dichas reacciones metabólicas.

Riley (1981a) encontró que la síntesis de proteínas es también un importante prerrequisito para la emergencia de la radícula en semillas de maíz, y ésta comienza casi tan pronto como el embrión imbibido agua; también encontró que la reducción de la tasa de síntesis de proteínas en el embrión de varios híbridos tropicales de maíz imbibidos a altas temperaturas, está correlacionada con la termosensibilidad y determinó que la síntesis de proteínas en el embrión de maíz es un proceso especialmente sensible a la temperatura durante el proceso de germinación, considerándolo como el principal factor de inhibición de la germinación de las semillas de maíz expuestas a temperaturas altas. Dubey (1999) encontró resultados similares sobre la síntesis de proteínas en plantas desarrolladas bajo condiciones de estrés.

Riley (1984) encontró que durante la germinación de maíz en temperaturas altas, la actividad del ARNm es el factor que regula la tasa de síntesis de proteínas; encontrando además que la inhibición de la síntesis de ARN en temperaturas altas está relacionado con el estado condensado de la cromatina. Además, señala que a 28 °C la cromatina nuclear se encontró completamente dispersa, pero a temperaturas altas (41 °C) la cromatina sufrió aglomeraciones y en estas regiones se sintetizó menos ARN que en regiones dispersas, por lo tanto, concluyó que la deficiente dispersión de la cromatina a altas temperaturas inhibe la transcripción de nuevos poli(A) ARN y esto provoca la inhibición de la germinación.

La actividad enzimática también se afecta por las altas temperaturas, dado que se reduce la actividad específica de varias enzimas importantes. La actividad enzimática involucrada en la movilización de las reservas del embrión, la síntesis de nuevos materiales celulares y la tasa de síntesis de proteínas se incrementan durante la imbibición a 28 °C y se reduce en semillas imbibidas a 41 °C, pudiendo ser otra de las razones de la inhibición de la germinación a alta temperatura (Riley, 1981a).

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio de la termosensibilidad en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico a través de pruebas de germinación y de la evaluación de la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula, se realizó en la primavera-verano de 2010. El experimento se llevó a cabo en el laboratorio de semillas del Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Semillas ubicado en el edificio de Genética, en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados.

Para el desarrollo del experimento se utilizó una cámara de incubación modelo MPG1000 SEEDBURE EQUIPMENT con luz fluorescente las 24 horas, la cual fue calibrada a las temperaturas determinadas 48 horas previo al establecimiento de los tratamientos.

2.4.1. Material vegetal

La evaluación se realizó en 24 poblaciones nativas de maíz originarias de tres regiones ecológicas de México: región fría, templada y subtropical.

Las poblaciones de origen frío (Cuadro 1) fueron colectadas en cinco comunidades de cuatro municipios del estado de Hidalgo, donde la variación altitudinal fue de 2745 a 2910 msnm, cuya temperatura media anual varía entre 12.1 °C y 19 °C, respectivamente, con una precipitación pluvial de 450 a 951 mm. Las poblaciones colectadas, de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951) incluyeron a las razas Cónico, Cacahuacintle, la subraza Elotes cónicos y mezclas de Cónico-Arocillo y Cónico-Cacahuacintle, entre las cuales se presentó variación en el color de grano, siendo predominantemente blanco, aunque también hubo mazorca con grano azul, amarillo y pinto (blanco y azul).

De las poblaciones de origen templado (Cuadro 1), cinco fueron de cuatro municipios del estado de México, y una del municipio de Calpulalpan, estado de Tlaxcala; la variación en altura presentó un intervalo de 2260 a 2700 msnm, con una temperatura media anual entre 13.2 y 15.6 °C, con una precipitación pluvial de 645 a 850 mm. El origen, según Wellhausen *et al.* (1951) fue predominante de la raza Chalqueño, aunque también hubo Cónico y mezclas de Chalqueño-Cónico, incluyendo poblaciones de grano blanco y azul.

Las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 1) fueron colectadas en tres municipios del estado de Tamaulipas, en localidades ubicadas a alturas entre 321 y 400 msnm, con temperatura media anual de 22.5 a 23.9 °C y precipitación pluvial de 700 a 800 mm, siendo de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951) de la raza Tuxpeño (Tuxpeño norteño según Ortega *et al.*, 1991) y todas de grano blanco.

Cuadro 1. Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.

Región Ecológica	Población	Localidad de origen	Alt (msnm)	T° (°C)	PP (mm)	Raza	Color del grano
Fría	Hgo1	Nopalillo, Epazoyucan, Hgo.	2842	17	450	Cónico	Blanco
	Hgo2	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.	2858	14	650	Cónico	Azul
	Hgo3	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo4	El Susto, Singuilucan, Hgo.	2806			Elotes cónicos	Azul
	Hgo5	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo6	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo7	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cacahuacintle	Blanco
	Hgo8	La Presa, Tecozautla, Hgo.	2745			17	517
	Hgo9	La Presa, Tecozautla, Hgo.		Cónico-Arrocillo	Amarillo		
	Hgo10	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.	2910	12.1	951	Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo11	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Arrocillo	Blanco
	Hgo12	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo13	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Elotes cónicos	Azul
	Hgo14	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Pinto
	Hgo15	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Azul
Templada	StaCatA	Sta. Catarina del Monte, México				2700	13.2
	StaCatB	Sta. Catarina del Monte, México	Chalqueño-cónico	Azul			
	Calpul	Calpulalpan, Tlaxcala	2580	14.0	645	Cónico	Blanco
	Tequex	Tequexquináhuac, México	2480	14.2	715	Chalqueño	Azul
	Poxtla	Ayapango, México	2550	15.6	850	Chalqueño	Azul
	Tlapala	Tlapala, Chalco, México	2260	15	850	Chalqueño	Blanco
Subtrópica	Tam1	Cd. Hidalgo, Tamaulipas	400	22.5	700	Tuxpeño norteño	Blanco
	Tam2	Cd. Victoria, Tamaulipas	321	23.9	750	Tuxpeño norteño	Blanco
	Tam3	Cd. Ocampo, Tamaulipas	340	23	800	Tuxpeño norteño	Blanco

Alt = Altitud; **msnm** = metros sobre el nivel del mar; **T°** = Temperatura media anual en grados Celsius; **PP**= precipitación media anual en milímetros.

2.4.2. Tratamientos de temperatura

Para la determinación de la termosensibilidad en las poblaciones de maíz nativo, se utilizaron dos tratamientos de temperatura supraóptima: 35 y 40 °C, una subóptima: 15 °C y la óptima: 25 °C. Estas temperaturas fueron constantes durante el desarrollo de la prueba, con variación máxima de ± 1 °C; todas las pruebas fueron realizadas bajo iluminación fluorescente constante.

2.4.3. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación de poblaciones de maíz nativo

La prueba de germinación se estableció utilizando el método “entre papel” recomendado por el ISTA (1985). El método consiste en extender dos toallas de papel previamente humedecidas con agua destilada sobre una superficie plana, sobre ellas se colocan las semillas distribuidas equidistantemente; posteriormente se cubren con otras dos toallas húmedas y se enrollan en forma de “taco” o “churro”, se etiquetan y se colocan verticalmente dentro de la cámara de crecimiento.

Cada población estuvo representada por 10 repeticiones (tacos) con 5 semillas cada una. Las semillas utilizadas fueron seleccionadas visualmente como “plano grande”, sanas, libres de daños físicos y mecánicos, fueron registradas y pesadas en grupos de 50 semillas para cada temperatura. Con los cuatro grupos de 50 semillas se estandarizó el valor promedio del peso de la semilla de cada población.

Durante el periodo de evaluación, la irrigación se realizó con base en los niveles de la temperatura evaluada y el estado hídrico de los tacos.

En cada temperatura el tratamiento tuvo una duración de 6 días a partir de la fecha de establecimiento, lo cual estuvo definido por la capacidad de resistencia de las plántulas en crecimiento a 40 °C, las cuales (aunque no todas), después de este período sufrieron degradación de los tejidos provocado por el daño a las membranas celulares y finalmente, el colapso total del tejido; esto ocasionó que la biomasa no pudiera ser cuantificada en periodos posteriores.

Durante el desarrollo de la prueba, con la finalidad de tener una mejor capacidad en la obtención de los datos en cada muestreo y exponer lo menos posible las plántulas a la temperatura ambiente, se obtuvieron imágenes fotográficas con una cámara digital semiprofesional cada 48 h. Durante el registro fotográfico, los tacos se extendieron completamente y en cada uno de ellos se colocó una escala graduada con precisión de milímetros, posteriormente el taco se volvió a colocar en la cámara de incubación.

Con ayuda de las imágenes fotográficas, previamente editadas, se obtuvieron datos de las variables porcentaje de germinación a 48 h, 96 h y 144 h (PG48h, PG96h y PG144h, respectivamente), porcentaje de plántulas anormales (PPA), calificación de la parte aérea (CalPa), calificación de la raíz (CalRa) y longitud del mesocótilo (LMe). El porcentaje de germinación total (PGT) se obtuvo de la sumatoria de los PG48h, PG96h y PG144h.

Las plántulas anormales, de acuerdo con Don (2003), fueron cuantificadas como tales cuando se observó que no mostraban el potencial para continuar su desarrollo, dada la presencia de alguna anomalía en sus estructuras morfológicas, aunque cabe mencionar que sí se consideraron como semillas germinadas.

La CalPa y la CalRa se obtuvieron utilizando un intervalo de calificación de 1 (buen crecimiento) a 5 (crecimiento deficiente). En esta calificación se integraron características relacionadas con el vigor de las plántulas como la longitud tanto de la parte aérea como de las raíces, la coloración de las hojas, el número de hojas y de raíces y la sanidad de las plántulas.

2.4.4. Evaluación de la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula

Al sexto día (144 h) y después del último registro fotográfico, cada una de las plántulas fue disecada en cuatro estructuras básicas: el pericarpio más los residuos del endospermo, la raíz, el mesocótilo y la parte aérea; las partes disecadas fueron colocadas en un sobre de papel y deshidratadas en la estufa de secado a 70 °C durante tres días, hasta alcanzar el peso constante.

Con ayuda de una balanza analítica de la marca OHAUS con una aproximación a diezmilésimas, se cuantificó la biomasa de las estructuras de la plántula mencionadas y la sumatoria dio origen a la biomasa de la planta (BP).

La biomasa consumida en respiración (BCR) durante el proceso de germinación y desarrollo de la plántula se estimó de la siguiente manera: $BCR = PSI - BP - (P+E)$, donde: PIS = Peso seminal inicial, BP = Acumulación de biomasa en la plántula; P+E = Biomasa del pericarpio más los residuos del endospermo.

2.4.5. Análisis de datos

Con los datos obtenidos de las diferentes variables se realizó el análisis de varianza y prueba de medias de Tukey ($p \leq 0.05$). Con los resultados de la germinación y la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula bajo las diferentes temperaturas se valoró la termosensibilidad de las poblaciones, permitiendo la clasificación y selección de éstas.

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación de poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas

2.5.1.1. Análisis de varianza del porcentaje de germinación y plántulas anormales

El ANAVA (Cuadro 2) mostró diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre los factores temperatura, poblaciones, regiones, poblaciones anidadas dentro de regiones para todos los tiempos de evaluación del porcentaje de germinación (48 h, 96 h y 144 h), con excepción en las regiones de origen en donde el porcentaje de germinación a las 144 h (PG144h) no fue significativo, lo cual se debió a que la germinación, aún bajo los diferentes tratamientos de temperatura, ocurrió principalmente durante las primeras 48 h y 96 h, por lo tanto, a las 144 h las semillas no germinadas eran pocas y en la mayoría de los casos fueron nulas, lo cual evidentemente provocó un drástico incremento del coeficiente de variación.

En el porcentaje de germinación total (PGT), así como en el porcentaje de plántulas anormales (PPA), hubo diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre los factores de temperatura, poblaciones, en las regiones de origen y en las poblaciones anidadas dentro de regiones.

Las interacciones (Cuadro 2) tratamientos de temperatura x poblaciones y tratamientos de temperatura x poblaciones anidadas dentro de regiones fueron altamente significativas ($p \leq 0.01$) para el PG48h y el PG96h, y estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) para el PG144h, el PGT y el PPA y no hubo interacción estadística significativa en tratamientos de temperatura x regiones en el PG144h ni en el PGT.

Dado que la interacción fue significativa entre los tratamientos de temperaturas x poblaciones anidadas dentro de las regiones de origen, el análisis se realizó entre las poblaciones de cada origen ecológico en cada nivel de temperatura.

En el PG144h, así como en el PPA, el coeficiente de variación fue muy alto, por encima de 100 %, debido a que en la mayoría de los resultados, en ambas variables, la respuesta fue igual a cero (en la germinación a las 144 h porque ya no había más semillas que germinaran y en las plántulas anormales, porque como se esperaba, fueron mínimas o nulas), lo cual originó una media muy baja y por lo tanto, un coeficiente de variación muy elevado.

Los coeficientes de variación en el PG48h y en el PGT fueron bajos (18.2 y 9.3 %, respectivamente) y mostraron menor variación que el PG96h (60.7 %); esto dado que la respuesta de la germinación ante los tratamientos de temperatura fue muy similar entre las poblaciones a las 48 h y en el PGT, mientras que en la evaluación a las 96 h se observó el efecto de la temperatura (principalmente la temperatura baja) sobre la duración del proceso de germinación.

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza para porcentajes de germinación en tres diferentes tiempos de evaluación, en el total y el porcentaje de plántulas anormales en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

Factor de variación	GL	Porcentaje de germinación (%)				PPA (%)
		Tiempos de evaluación			PGT	
		PG48h	PG96h	PG144h		
Temperatura	3	312837 **	29136 **	905.9 **	872.7 **	616.6 **
Poblaciones	23	2212 **	809.2 **	123.4 **	1282.8 **	805.7 **
Regiones	2	1223 **	3574.6 **	63.6 ns	1035.0 **	1052.0 **
Poblaciones(Región)	21	2306 **	545.9 **	129.1 **	1306.4 **	782.0 **
Temp x Poblaciones	69	1010 **	845.2 **	63.9 *	114.5 *	130.0 *
Temp x Regiones	6	5379 **	4479.1 **	44.9 ns	106.1 ns	188.3 *
Temp x Pob(Regiones)	63	593.9 **	499.1 **	65.7*	115.3*	124.4 *
Error	864	186.8	132.2	44.3	79.9	78.7
C.V.		18.2	60.7	415.36	9.37	193.6

GL = Grados de libertad; **PG48h** = Porcentaje de germinación a las 48 h; **PG96h** = Porcentaje de germinación a las 96 h; **PG144h** = Porcentaje de germinación a las 144 h; **PGT** = Porcentaje de germinación total; **PPA** = Porcentaje de plántulas anormales; **CV** = Coeficiente de variación; ** = Altamente significativo ($\alpha=0.01$); * = significativo ($\alpha=0.05$); ns = No significativo.

2.5.1.2. Germinación de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

El objetivo de evaluar la germinación radica en conocer la capacidad de las semillas de un determinado genotipo para producir plántulas normales, además, como es el caso, los porcentajes de germinación en los diferentes tiempos de evaluación y el PGT, permitieron hacer comparaciones del potencial germinativo y de la duración del proceso de germinación entre las diferentes poblaciones en cada región de origen ante tratamientos de temperatura contrastantes (Figura 2, Figura 3 y Figura 4; Cuadro A-1, Cuadro A-2 y Cuadro A-3).

El efecto de las temperaturas contrastantes sobre las poblaciones evaluadas fue negativo al provocar afectaciones en el proceso de germinación; los daños se observaron principalmente a temperatura subóptima (15 °C), aunque no fueron tan graves como para afectar el PGT, cuyos valores promedio oscilaron entre 91 y 98 %, siendo las poblaciones de origen frío expuestas a 40°C las más afectadas; no obstante, en general el PGT fue aceptable, ya que comúnmente una semilla de calidad debe tener un porcentaje de germinación mayor a 80 %.

En general, se observó que entre las poblaciones de las tres regiones de origen, la temperatura subóptima fue el tratamiento que provocó el daño más severo en el proceso de germinación, ya que ocasionó que éste ocurriera lentamente y por lo tanto en un periodo de tiempo más largo (96 h; Figura 2 A, Figura 3 A y Figura 4 A) que el requerido cuando la prueba se estableció bajo condiciones de temperatura óptima, en donde el PG48h tuvo un intervalo de 92 a 99 %, indicando que cuando las semillas de maíz se establecen en condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo (principalmente de temperatura y humedad), idealmente la germinación ocurre durante las primeras 48 h después de la siembra.

Cuando la prueba se estableció a 15 °C se observó que en la región fría, a diferencia de las otras dos regiones, todas las poblaciones fueron capaces de hacer frente al efecto de la temperatura baja en las primeras 48 h (Figura 2 A, Figura 3 A y Figura 4 A), teniendo PG48h desde 4 hasta 56 %, siendo sobresalientes aquellas poblaciones con porcentajes superiores a 50 %; sin embargo, pese a la dificultad de las poblaciones templadas y subtropicales para germinar en las primeras 48 h a una temperatura supraóptima (valor promedio del PG48h 9 y 2 %, respectivamente), se observó que al llegar a las 96 h después del establecimiento de la prueba, éstas lograron germinar exitosamente, no afectando el PGT, que incluso, en las poblaciones subtropicales que a las 48 h prácticamente no habían germinado, tuvo un valor promedio de 99 % (Cuadro A-3). Aunque se ha reportado que la temperatura óptima para que el maíz germine oscila entre 15 y 30 °C, se piensa que las poblaciones subtropicales y templadas evaluadas están adaptadas a temperaturas más altas para que este proceso inicie de manera más rápida; sin embargo, tienen la capacidad de responder ante un estímulo de estrés como lo es la baja temperatura, que si bien no fue una temperatura óptima para que ocurriera este proceso, al menos fue favorable pues le permitió desencadenar reacciones en su metabolismo para su reactivación. En el último tiempo de evaluación (144 h) se observó que entre regiones no hubo diferencias estadísticas, aunque la región templada presentó el valor medio más alto (6 %), indicando que la germinación de las poblaciones de origen templado podría ser más lenta que en el resto de las regiones, lo cual además de estar relacionado con la sensibilidad a la temperatura, se asoció con el mayor tamaño de la semilla (Cuadro A-5), donde de

acuerdo con López *et al.* (2004), las semillas más grandes necesitan más agua y más tiempo para absorberla antes de iniciar el proceso de germinación.

En las temperaturas supraóptimas (35 y 40 °C) todas las poblaciones mostraron el mismo comportamiento, ya que el proceso de germinación ocurrió durante las primeras 48 h después de establecida la prueba (Figura 2 C y 2 D, Figura 3 C y 3 D, Figura 4 C y 4 D) como ocurrió en todas las poblaciones a temperatura óptima (Figura 2 B, Figura 3 B y Figura 4 B); sin embargo, se considera que la rapidez con que ocurre este proceso cuando la temperatura es alta, se debe a la necesidad de la semilla de confrontar el estrés que ésta le ocasiona, ya que en un intento por subsistir, la semilla se ve obligada a acelerar su metabolismo, especialmente en las poblaciones de regiones frías y templadas.

En las mismas condiciones de temperatura supraóptima, a las 96 h se observó que sólo 6 y 13 poblaciones del total evaluado a 35 y 40 °C, respectivamente, siguieron germinando; del mismo modo lo hicieron 5 y 3 poblaciones a las 144 h, lo anterior indica que aquellas poblaciones que no pudieron acelerar su metabolismo y germinar en el primer tiempo de evaluación, sí pudieron reactivarse y/o acelerarse para culminar la germinación, se considera que dicho fenómeno se intensifica cuando la temperatura es más alta (40 °C).

Se observó que a 35 °C, el PG48h fue de 93, 95 y 97 % en la región templada, fría y subtropical, respectivamente (no hubo diferencias estadísticas entre regiones) y en el tratamiento de 40 °C, en el cual hubo diferencias estadísticas entre regiones, los valores promedio del PG48h fueron de 88 % (región fría), 93 % (región templada) y 98 % (región subtropical). En ambas temperaturas supraóptimas, las poblaciones de la región ecológica subtropical tuvieron los promedios más altos en el PG48h y en el PGT, lo cual muestra que probablemente esta respuesta sobresaliente de dichas poblaciones por encima de las de las otras regiones, se debe a que desde su origen han crecido y sido seleccionadas en esas condiciones ambientales, aunque no necesariamente esto les confiere el carácter de termotolerancia.

A pesar de los resultados sobresalientes de algunas poblaciones en la prueba de germinación a temperaturas contrastantes, éstos no deben ser concluyentes en la selección y determinación de las poblaciones sobresalientes, ya que como lo señaló Reimer (2010) también es necesario evaluar el comportamiento de la plántula, de la planta en estado vegetativo, reproductivo y de su respuesta en campo, puesto que el efecto de las temperaturas adversas no es tan evidente en la germinación como en la etapa reproductiva y en el rendimiento aunque si refleja el efecto sobre el establecimiento del cultivo.

La evaluación de las poblaciones en diferentes tratamientos de temperatura permitió conocer y mostrar el potencial existente en las poblaciones de maíces nativos, las cuales presentaron respuestas sobresalientes, esto considerando que en la mayoría de los estudios (Rojas, 1988; Hernández y Carballo, 1997; López *et al.*, 2004; Sikder *et al.* 2009; Essemine *et al.* 2010; Reimer, 2010; Sikder y Paul, 2010) sobre el efecto de las temperaturas subóptima y supraóptimas sobre la germinación coinciden con resultados detrimentales; sin embargo, aunque no hubo diferencias en los PGT, salvo en las poblaciones de origen frío a 40 °C, eso no significa, que en etapas fenológicas posteriores no haya efectos negativos, por tal motivo se evaluó como parte complementaria del estudio la utilización de la biomasa seminal y el crecimiento de la plántula, mediante la dinámica de acumulación de biomasa.

Poblaciones de maíz nativo de la región fría

El efecto de los diferentes tratamientos de temperatura sobre las poblaciones de origen frío (Figura 2), de acuerdo al valor promedio, no produjeron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) sobre el PGT (Cuadro A-1); sin embargo, sí hubo diferencias en los tiempos evaluados, donde la temperatura subóptima provocó cambios en la duración del proceso de germinación ya que la mayoría de las semillas germinaron a las 96 h (62 %), a diferencia de los tratamientos de temperatura óptima y supraóptimas donde ocurrió durante las primeras 48 h (91.6 %, valor promedio), después de establecida la prueba.

Aunque el efecto de los diferentes tratamientos de temperatura haya sido estadísticamente el mismo sobre el PGT, esto no significa que las plantas pudieran emerger con el mismo vigor en las diferentes condiciones térmicas, tal como lo reflejó el efecto de la temperatura subóptima, donde la germinación ocurrió lentamente en comparación con el resto de los tratamientos de temperatura (Figura 2), también, la temperatura supraóptima extrema provocó el deterioro y colapso del tejido de la plántula después de 144 h, lo que limitó el periodo de la prueba a sólo 6 días de evaluación.

En la temperatura óptima (25 °C), donde el proceso de germinación muestra el comportamiento ideal y referencial respecto al resto, se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en el PGT, las cuales se debieron a la baja germinación total de las poblaciones Hgo7 y Hgo15 (78 y 84 %, respectivamente), que también en los otros tratamientos de temperatura presentaron bajos PGT (desde 52 hasta 86 %), por lo que se considera que dichas poblaciones tuvieron problemas de viabilidad. En el resto de las poblaciones la germinación ocurrió durante las primeras 48 h, y terminó prácticamente en el periodo de evaluación siguiente (96 h), donde los porcentajes, sin ser estadísticamente diferentes variaron de 0 a 10 %. En el PG144h, la mayoría de las poblaciones ya no mostró germinación, aunque Hgo4, Hgo6 y Hgo10, tuvieron porcentajes de germinación de 8, 6 y 2 %, sin ser estadísticamente significativos.

En el tratamiento con temperatura subóptima (15 °C, Figura 2 A), durante las primeras 48 h germinó 29 % de las semillas, 62 % en el siguiente tiempo de evaluación (96 h) y sólo 4 % a las 144 h; de acuerdo con Essemine *et al.* (2010) la lentitud de la germinación a temperatura baja se debe a que no hay movilización de reservas hacia el embrión, lo cual es provocado por la disminución de la actividad enzimática.

Las poblaciones más afectadas por la temperatura subóptima, al retardar su germinación, fueron Hgo5, Hgo6, Hgo7, Hgo8 y Hgo15 (Figura 2), las cuales mostraron los PG48h estadísticamente más bajos (Cuadro A-1) durante la evaluación a las 48 h (con valores de 6 a 14 %); el resto germinó en un intervalo de variación de 22 a 56 %, sobresaliendo las poblaciones Hgo2, Hgo3 y Hgo4, con PG48h superiores a 50 %. En

el PG96h, también hubo diferencias estadísticas, donde las poblaciones más afectadas inicialmente a las 48 h, mostraron una mayor germinación y viceversa; en el PG144h, el intervalo de variación, sin haber diferencias estadísticas (Cuadro A-1), fue de 0 a 10 %. Finalmente, el PGT mostró que sólo la población Hgo7 fue inferior al resto, lo cual no pudo atribuirse al efecto de la temperatura, sino a problemas *per se* de la población, dado que ésta presentó porcentajes de germinación inferiores al resto en las diferentes condiciones térmicas evaluadas.

Las diferencias termosensibles de las poblaciones de origen frío en condiciones de temperatura baja, fueron explicadas por su origen microambiental (Cuadro 1); aunque, en general, todas las poblaciones de la región fría se afectaron retardando su proceso de germinación; las poblaciones Hgo2, Hgo3 y Hgo4, crecieron bajo condiciones de temperatura similares a las de su origen (14 °C de temperatura media anual), y por lo tanto, mostraron mejor respuesta frente al tratamiento de temperatura aplicado (15 °C).

Entre los tratamientos de temperatura supraóptimas (Figura 2 C y 2 D, Cuadro A-1), el proceso de germinación fue muy similar; la mayoría de las semillas (91 %, en promedio) de todas las poblaciones germinó durante las primeras 48 h, mientras que en el resto de las evaluaciones (96 h y 144 h), la germinación fue muy baja, presentando un intervalo de variación de 0 a 4 %; en el PGT, a 35 °C, dos poblaciones (Hgo7 y Hgo15) fueron inferiores, mientras que a 40 °C, fueron cuatro las poblaciones (Hgo2, Hgo6, Hgo7 y Hgo15), estadísticamente afectadas (Cuadro A-1); esto indicó, dado que Hgo7 y Hgo15 presentaron menor germinación *per se*, que las poblaciones de origen frío más sensible a la temperatura alta extrema fueron Hgo2 y Hgo6, mientras que Hgo11 y Hgo14 presentaron el máximo PGT (100%).

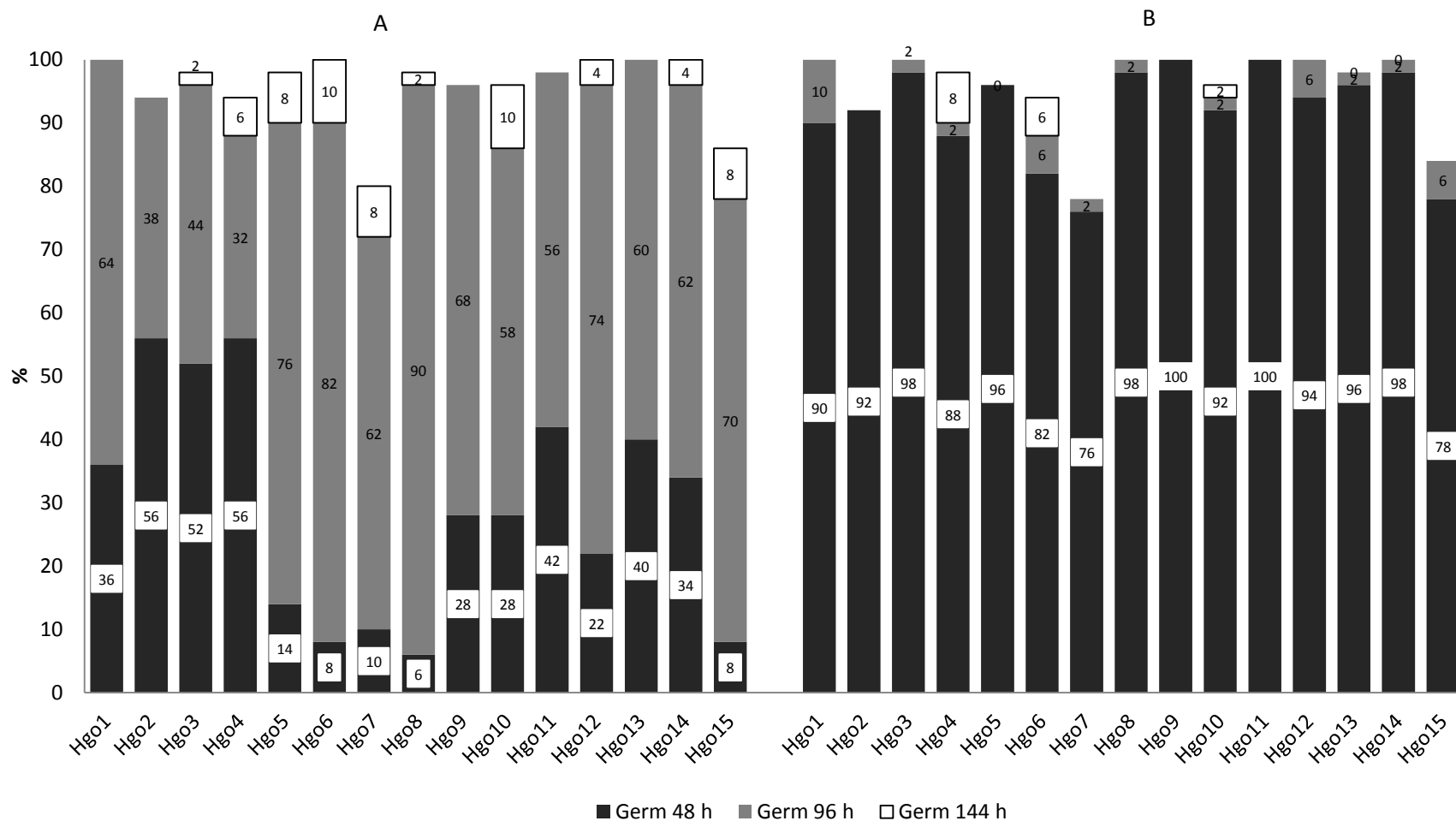


Figura 2. Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C y B= 25 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío (Germ 48 h, Germ 96 y Germ 144h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente). Los números ubicados dentro de las barras indican el porcentaje de germinación correspondiente al tiempo de evaluación, mientras que la longitud total de la barra, indica el PGT.

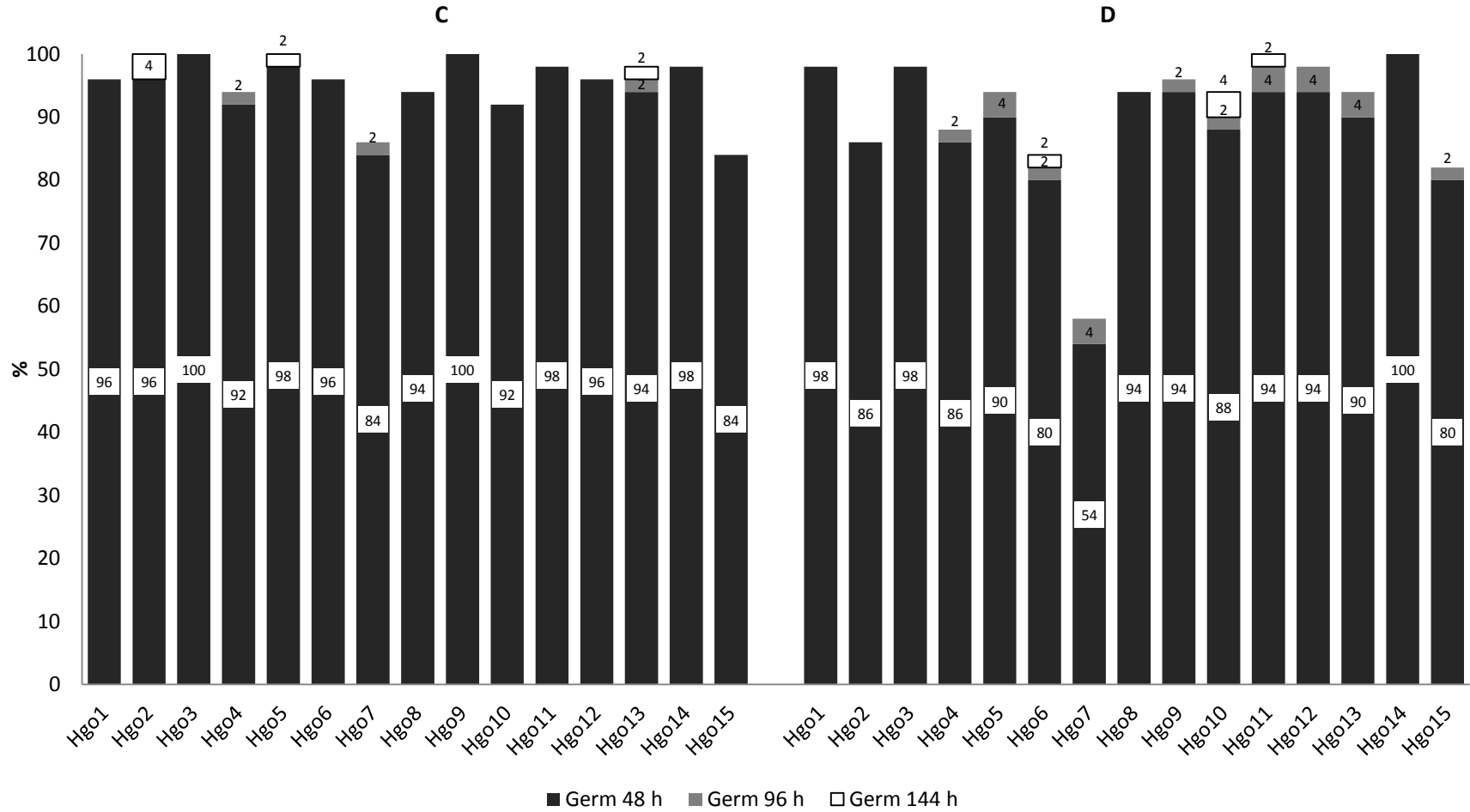


Figura 2, continuación. Efecto de temperaturas contrastantes (C= 35 °C y D= 40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío (Germ 48 h, Germ 96 y Germ 144h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente). Los números ubicados dentro de las barras indican el porcentaje de germinación correspondiente al tiempo de evaluación, mientras que la longitud total de la barra, indica el PGT.

Como se observa en el Cuadro A-1, aunque no hubo diferencias significativas entre tratamientos, a 25 °C la mayoría de las poblaciones presentaron la germinación total a las 96 h, mientras que en las temperaturas supraóptimas, la germinación ocurrió en las primeras 48 h, por lo tanto, se consideró que la germinación expuesta a temperatura alta ocurre más rápidamente, tal como lo encontró Rojas (1988) puesto que se acelera la actividad metabólica, lo cual no es completamente deseado, ya que pueden ocurrir acortamientos en las etapas fenológicas posteriores.

Poblaciones de maíz nativo de la región templada

Al igual que en las poblaciones de origen frío, las poblaciones de la región templada no mostraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el PGT entre los diferentes tratamientos de temperatura (Cuadro A-2); también, la temperatura subóptima modificó el proceso de germinación, en la cual la semilla germinó 9 % a las 48 h, 82 % a las 96 h y 6 % a las 144 h; por lo tanto, el efecto negativo de la temperatura subóptima fue mayor en las poblaciones templadas que en las frías, habiendo una diferencia de 20 % en el PG48h. En el resto de los tratamientos de temperatura (óptima y supraóptimas), la germinación siguió la misma tendencia que en la región fría, ocurrió principalmente (> 90%) durante las primeras 48 h.

En la temperatura subóptima (Figura 3 B), en la evaluación del PG48h, las poblaciones Tequex y Poxtla mostraron el mayor porcentaje de germinación (24 y 18 %, respectivamente); por lo tanto, fueron las poblaciones menos sensibles a la temperatura baja; en el caso inverso, StaCatA y Calpul fueron las poblaciones más sensibles de la región ya que su PG48h fue cero. A las 96 h, todas las poblaciones mostraron la mayor germinación entre los tiempos evaluados, sin haber diferencias significativas entre ellas (Cuadro A-2), aunque presentaron un intervalo de variación de 74 a 92 %; a las 144 h, StaCatA y StaCatB fueron las poblaciones que germinaron en ese periodo, teniendo PG114h de 16 y 14 %, respectivamente, por lo anterior, fueron consideradas junto con Calpul las poblaciones más sensibles a la temperatura baja.

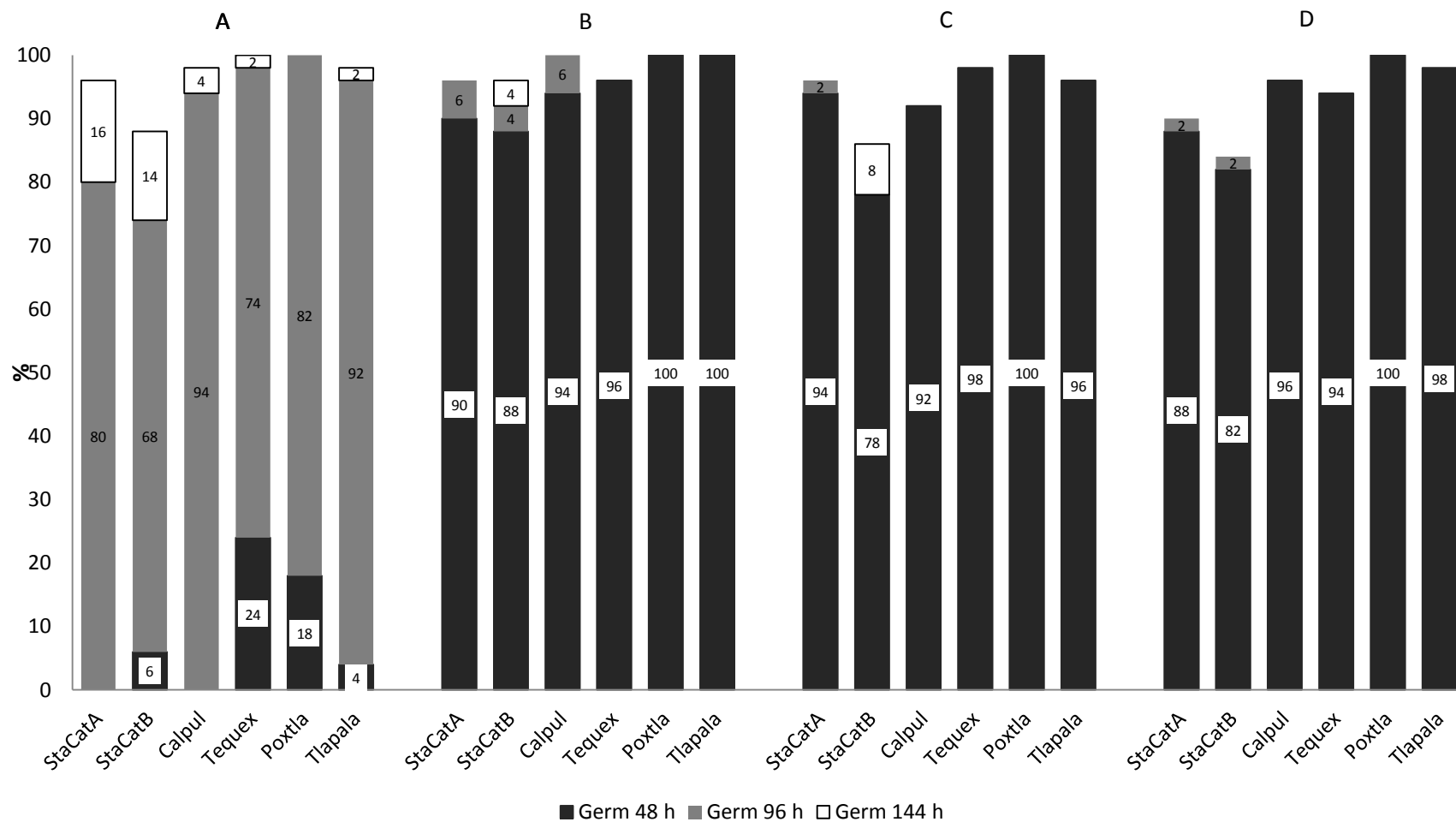


Figura 3. Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico templado (Germ 48 h, Germ 96 y Germ 144h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente). Los números ubicados dentro de las barras indican el porcentaje de germinación correspondiente al tiempo de evaluación, mientras que la longitud total de la barra, indica el PGT.

El comportamiento de las poblaciones templadas en temperatura baja (15 °C) puede explicarse al menos parcialmente por el origen altitudinal de las poblaciones (Cuadro 1); sin embargo, resultó contradictorio que las poblaciones StaCatA y StaCatB, presentaran sensibilidad a la temperatura baja, dado que proceden de un ambiente con mayor altitud (2700 mnm) y menor temperatura media anual (13.2 °C) entre las poblaciones de origen templado (Cuadro 1), no obstante, su respuesta puede estar relacionada con la fecha de siembra, la cual puede ocurrir en condiciones ambientales favorables (mayo y junio) lo que les ha conferido mayor adaptación y menor adaptabilidad. Las poblaciones Tequex y Poxtla se consideran sobresalientes, pues el comportamiento que presentaron fue el esperado, ya que tomando en cuenta las características de su origen ecológico (altitud mayor a 2400 msnm con 14 °C como temperatura media anual), fueron las poblaciones que tuvieron el PGT máximo, es decir 100% de germinación en condiciones de temperatura baja; Calpul y Tlapala presentaron también un comportamiento acorde a su origen, aunque su respuesta fue considerada como intermedia.

Cuando la temperatura fue la óptima (Figura 3 B), la germinación ocurrió principalmente a las 48 h, sin haber diferencias significativas entre las poblaciones (Cuadro A-2); a 96 h y 144 h no hubo diferencias significativas, aunque el intervalo de germinación varió de 0 a 6 %. Se encontró que a pesar de que no hubo diferencias significativas, StaCatA, StaCatB y Calpul, mostraron una germinación más lenta que el resto de las poblaciones, lo cual además de poder estar relacionado con la sensibilidad a la temperatura, también puede estarlo con el tamaño de la semilla, donde salvo StaCatA, el resto de las poblaciones tuvo semillas de mayor tamaño, que de acuerdo con López *et al.*, (2004) las semillas más grandes presentan una germinación más lenta, dada la mayor cantidad de agua necesaria y el mayor tiempo que necesitan para imbibirla.

La germinación bajo el tratamiento de temperatura supraóptima (35 °C) mostró diferencias significativas en el PG48h, en el PG144h y en el PGT, donde StaCatB, fue la población más sensible al mostrar la germinación más baja a las 48 h y el PGT más bajo; sin embargo, del grupo de poblaciones templadas, ésta fue la población que tuvo el PG144h más alto. A 40 °C hubo diferencias significativas en PG48h y en el PGT,

siendo nuevamente StaCatB, la población que produjo tales diferencias al mostrar menor germinación.

La susceptibilidad de StaCatB, tanto a condiciones de temperatura subóptima como a condiciones de temperatura supraóptima extrema puede estar asociada con el establecimiento de la poblaciones en el mismo lugar de origen durante varios ciclos de producción, lo que provoca que ésta se encuentre adaptada localmente y por lo tanto, la adaptabilidad a condiciones ambientales diferentes haya disminuido; contrariamente, Poxtla, población manejada por varios ciclos en Montecillo, Texcoco, y con cierta dosis de mejoramiento, fue la población de origen templado con la germinación máxima en todos los tratamientos de temperatura y por ende, la más estable.

En las de origen templado se encontró que Tequex y Poxtla fueron las de mejor comportamiento a temperatura baja, mientras que StaCatA, StaCatB y Calpul fueron más sensibles, al retrasar más su germinación.

Poblaciones de maíz nativo de la región subtropical

La evaluación de la germinación en las poblaciones subtropicales (Figura 4) mostró PGT estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos de temperatura (Cuadro A-3); sin embargo, de acuerdo con los tiempos de evaluación considerados, el efecto térmico negativo sobre la germinación se observó a temperatura subóptima, donde a diferencia de las otras dos regiones ecológicas de origen, ésta ocurrió completamente a las 96 h, ya que ni a 48 h ni a 144 h los porcentajes de germinación fueron significativos. La germinación de las poblaciones de origen subtropical fue afectada retardándose 2 días con respecto al resto de los tratamientos de temperatura (óptima y supraóptimas), donde ocurrió durante las primeras 48 h después de establecida la prueba.

El efecto de la temperatura baja (Figura 4 A) sobre estas poblaciones, produjo porcentajes de germinación estadísticamente iguales a las 48 h, 96 h y tampoco hubo diferencias estadísticas en el PGT, aunque sí las hubo en el PG144h (Cuadro A-3), donde Tam3 mostró 8 %, evidenciando su sensibilidad a la temperatura baja.

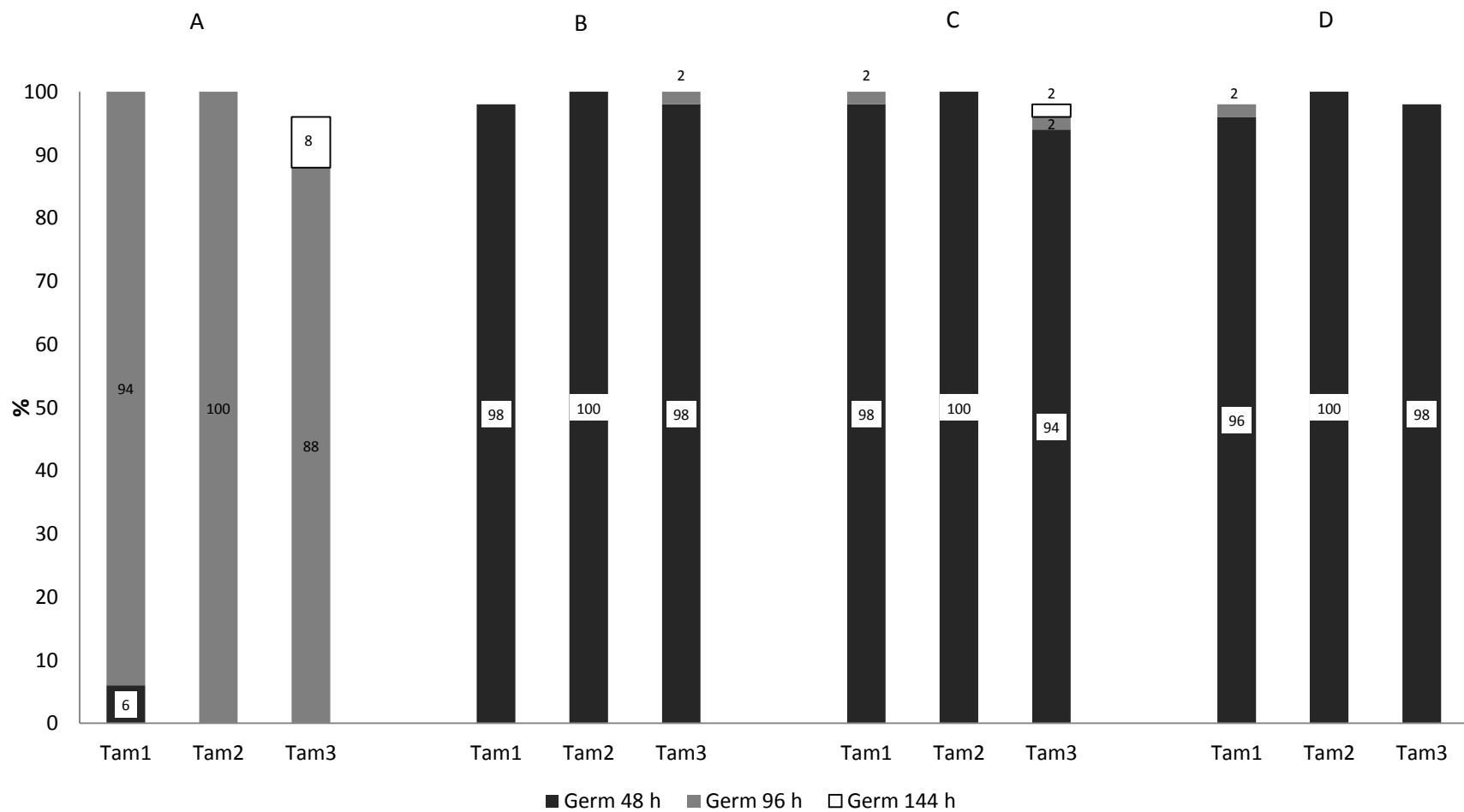


Figura 4. Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B= 25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el porcentaje de germinación total (PGT) y porcentaje de germinación a diferentes tiempos de evaluación en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico subtropical (Germ 48 h, Germ 96 h y Germ 144 h = Porcentaje de germinación a las 48, 96 y 144 h, respectivamente). Los números ubicados dentro de las barras indican el porcentaje de germinación correspondiente al tiempo de evaluación, mientras que la longitud de la barra, indica el PGT.

A temperatura óptima, la germinación ocurrió a las 48 h, sin haber diferencias estadísticas entre poblaciones; en el resto de los tiempos de evaluación (96 h y 144 h), la germinación fue prácticamente nula, salvo porque Tam3 presentó 2 % a las 96 h. El comportamiento de las poblaciones a temperaturas supraóptimas (35 y 40 °C) fue similar con respecto al óptimo, la germinación ocurrió durante las primeras 48 h, con intervalos de variación mínimos (0 a 2 %) a 96 h y 144 h, tal como se esperaba, ya que la temperatura alta debía acelerar el proceso.

Porcentaje de plántulas anormales en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

En el ANAVA (Cuadro 2) se encontró interacción significativa para los tratamientos de temperaturas x poblaciones dentro de regiones en el PPA, por lo tanto, el análisis se realizó entre las poblaciones de cada región de origen, donde se encontró que más que un efecto térmico, la expresión de plántulas anormales estuvo asociada a daños fisiológico-mecánicos de algunas poblaciones específicas.

Entre regiones de origen (Cuadro A-1, Cuadro A-2, Cuadro A-3), a 40 °C, las poblaciones templadas y frías mostraron los PPA más altos, mientras que en el resto de los tratamientos de temperatura las plantas anormales fueron estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$). Entre las poblaciones de origen frío, el PPA fue estadísticamente igual entre los tratamientos de temperatura; sin embargo, el intervalo de variación fue de 0 a 18 %, encontrando que las poblaciones con mayor frecuencia de plántulas anormales fueron Hgo4 y Hgo7 a 15 y 35 °C, mientras que Hgo10, las presentó en los tratamientos de temperatura de 15 y 25 °C.

Las poblaciones de origen templado (Cuadro A-2), mostraron diferencias significativas en el PPA dentro de cada tratamiento de temperatura, aunque en promedio, fueron estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$). Las diferencias dentro de los tratamientos fueron atribuidas a la población StaCatB, la cual presentó a los 25, 35 y 40 °C, más de 20 % de PPA, y 12 % a los 15 °C. En las poblaciones de origen subtropical (Cuadro A-3), de acuerdo al valor promedio por tratamiento, no hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

entre tratamientos para el PPA; no obstante, dentro de tratamientos, Tam3, mostró a los 25 y 35 °C, PPA mayores a 20 %, provocando las diferencias en tales tratamientos.

Los resultados mostraron que el PPA fue alterado, incrementándose a 40 °C en las poblaciones de origen frío y templado, lo cual era de esperarse, dado el estrés provocado por la temperatura principalmente en estas poblaciones que se desarrollan comúnmente en temperaturas frescas; sin embargo, el comportamiento general fue afectado por la expresión de plántulas anormales en poblaciones específicas, en cuyo caso, tal como lo menciona Riley (1984) pudieron ser debidos a modificaciones en la actividad metabólica, o bien, de acuerdo con el Don (2003) provocadas por daños mecánicos, daños por calor durante el almacenamiento de la semilla, daños químicos en el embrión provocados por el efecto residual de herbicidas, o simplemente deficiencias fisiológicas de la semilla o del embrión.

2.5.2. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas

2.5.2.1. Análisis de varianza de la distribución de la biomasa seminal

El ANAVA (Cuadro 3) mostró diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre los tratamientos de temperatura y entre las poblaciones para las variables relacionadas con la distribución de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula. Entre regiones de origen y en las poblaciones anidadas dentro de regiones hubo también diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) en el peso inicial de la semilla (PSI), en el pericarpio más los restos del endospermo (P+E), en la biomasa consumida en la respiración (BCR, la cual de acuerdo con Azcon-Bieto *et al.* (2000) incluye a la respiración de crecimiento y a la respiración de mantenimiento), y sólo significativas ($p \leq 0.05$) en la biomasa acumulada en la plántula (BP). Las diferencias entre las poblaciones dentro de regiones de origen, permitieron la identificación de aquellas con mayor eficiencia en el uso de sus reservas seminales para acumularlas en la plántula al ser expuestas a diferentes condiciones térmicas.

Las interacciones en los tratamientos de temperatura x poblaciones, temperaturas x regiones y temperaturas x poblaciones dentro de las regiones para las variables relacionadas con la distribución de la biomasa seminal fueron altamente significativas estadísticamente ($p \leq 0.01$). De acuerdo con la interacción significativa entre los tratamientos de temperatura x poblaciones anidadas en regiones, el análisis de los resultados se realizó evaluando la dinámica de distribución de la biomasa seminal de las poblaciones de cada región de origen en cada tratamiento de temperatura.

Cuadro 3. Cuadros medios del análisis de varianza para la evaluación de la distribución de la biomasa seminal durante la germinación y crecimiento de la plántula.

Factor de Variación	GL	PSI	P + E	BP	BCR
Temperaturas	3	-	709135**	290208**	662830**
Poblaciones	23	180156**	65176**	3361.38**	36878**
Regiones	2	1179007**	409476**	1910*	228422**
Poblaciones (Regiones)	21	85027**	32386**	3499*	18636**
Temp x Poblaciones	69	-	2888**	1501.72**	4307**
Temp x Regiones	6	-	19660**	5315**	28517**
Temp x Pob(Regiones)	63	-	1290**	1138*	2001**
Error	864	0	661.98	230	879.1
CV (%)		0.00000053	14.34	23.49	24.61

GL = grados de libertad; **PSI** = Peso seminal inicial; **P+E** = Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo; **BP**= Biomasa de la plántula; **BCR** = Biomasa consumida en la respiración; **CV** = Coeficiente de variación; ** = altamente significativo ($\alpha=0.01$); *: significativo ($\alpha=0.05$)

Los coeficientes de variación mostrados en el Cuadro 3 fueron aceptables de acuerdo a los resultados obtenidos; la mínima variación encontrada en el PSI se debió a la estandarización del peso de la semilla; es decir, se promedió el peso de las 100 semillas de cada población que se utilizaron en cada tratamiento de temperatura. Los coeficientes de variación de la P+E, de la BP y de la BCR fueron bajos, indicando que hubo una dispersión de datos baja en las diferentes poblaciones evaluadas en los tratamientos de temperatura contrastantes.

2.5.2.2. Tamaño de semilla de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

Entre regiones de origen hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el PSI (Cuadro A-4, Cuadro A-5 y Cuadro A-6). Las poblaciones de origen templado, de razas Chalqueño y Cónico y mezclas entre éstas, mostraron las semillas de mayor peso (446 mg, valor promedio), seguidas por las poblaciones de origen frío, que son predominantemente Cónicos, con algunas mezclas de Cacachuacintle, Arrocillo y Elotes Cónicos, que tuvieron un PSI intermedio (345 mg, valor promedio); las semillas de menor peso fueron las de origen subtropical (297 mg, valor promedio), de la raza Tuxpeño norteño. De acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951), el PSI estuvo acorde a la raza de origen.

En las poblaciones anidadas dentro de regiones se encontraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el PSI, lo cual indica que para esta característica existe variabilidad genética entre las poblaciones aún dentro de su región de origen. En la región fría (Figura 5), se encontró que Hgo5, Hgo6, Hgo7, Hgo8 y Hgo12 mostraron el mayor PSI. Las poblaciones con las semillas de PSI menor fueron Hgo4, Hgo10, Hgo11, Hgo13 y Hgo15; sin embargo, no se observó una relación específica entre un determinado PSI con alguna raza de origen.

En las poblaciones de origen templado (Figura 6), sobresalieron StaCatA (mezcla de Chalqueño-Cónico), Calpul (Cónico) y Tlapala (Chalqueño) al presentar PSI mayor (492 mg, valor promedio), el resto del grupo (StaCatB, Tequex y Poxtla) tuvieron el menor PSI de la región de origen, aunque mostraron mayor peso con respecto al promedio del resto de las regiones (297-345 mg). Entre las poblaciones de origen subtropical (Figura 7), todas de la raza Tuxpeño (Tuxpeño norteño, según Ortega *et al.*, 1991), la semilla de la población Tam3 tuvo el PSI más alto, seguido de Tam2 y finalmente por Tam1.

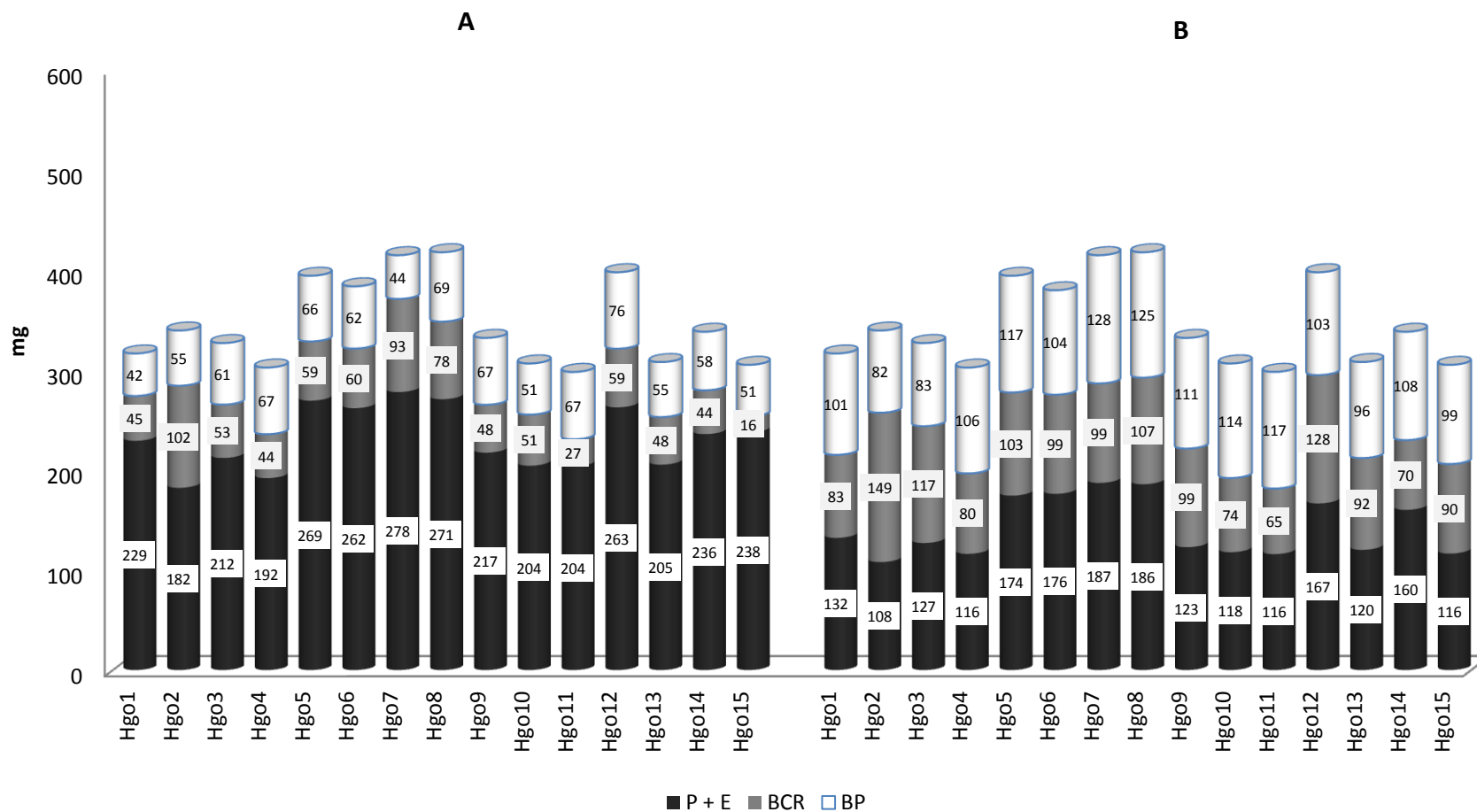


Figura 5. Efecto de temperaturas contrastantes (A=15 y B=25 °C) sobre la distribución de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial).

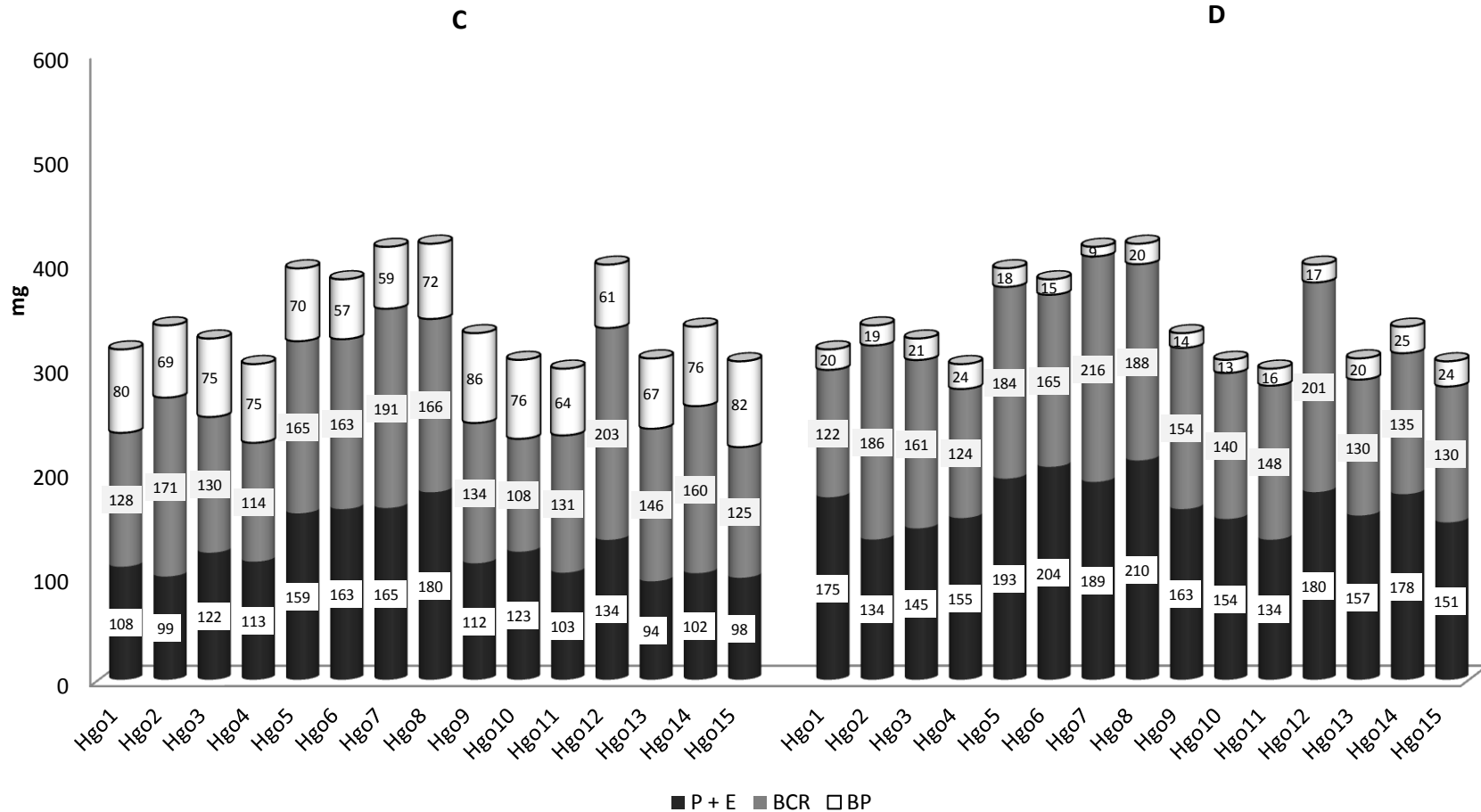


Figura 5, continuación. Efecto de temperaturas contrastantes (C=35 y D=40 °C) sobre el uso de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial).

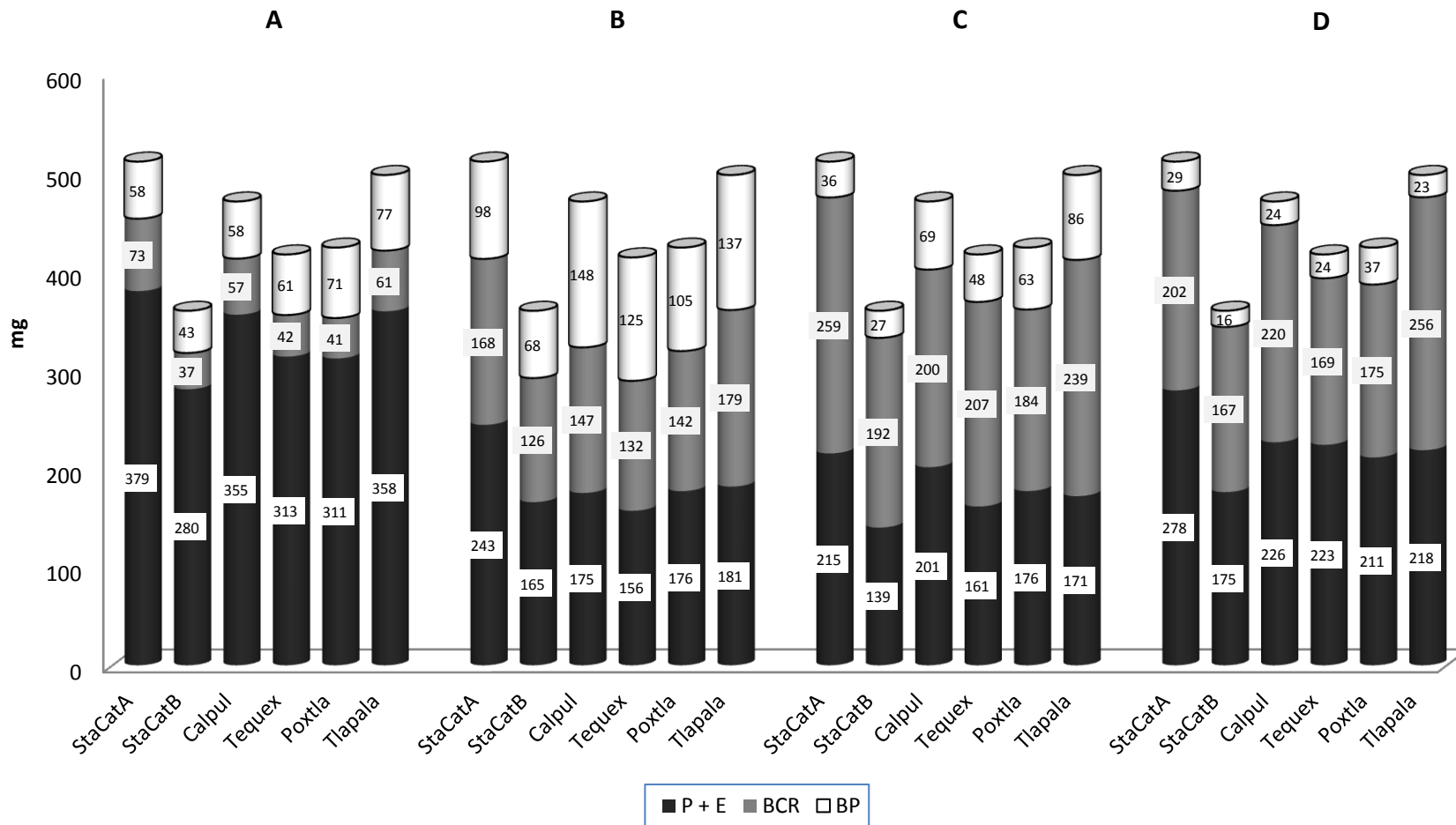


Figura 6. Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B=25 °C, C=35°C y D=40 °C) sobre el uso de la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico templado. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSI= peso seminal inicial).

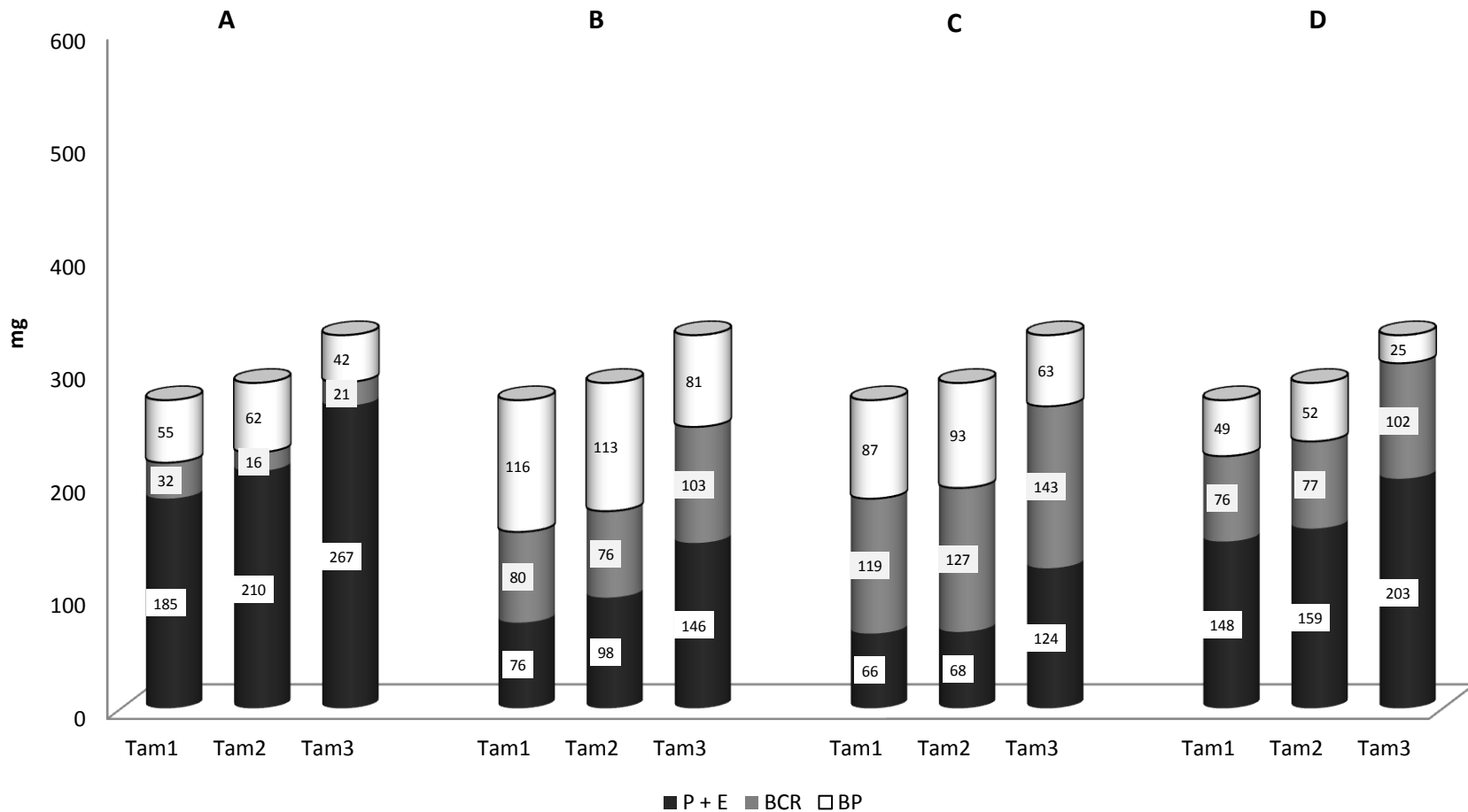


Figura 7. Efecto de temperaturas contrastantes (A= 15 °C, B=25 °C, C=35 °C y D=40 °C) sobre el uso de la biomasa seminal durante la germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de maíz de origen ecológico subtropical. Los números, ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa correspondiente a la variable evaluada (P+ E= Biomasa del pericarpio más los restos del endospermo, BCR= Biomasa consumida en la respiración o BP= Biomasa de la plántula), mientras que la longitud total de la barra, indica las reservas seminales totales (PSi= peso seminal inicial).

2.5.2.3. Distribución de la biomasa seminal en la plántula de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

Con base en el análisis de los resultados, se considera que la biomasa seminal durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula, cuantificada a las 144 h después de establecida la prueba de germinación, pudo haberse utilizado para el crecimiento de la plántula y así dar origen a la BP servir como fuente para la respiración (BCR) o permanecer intacta en el endospermo (P + E). Se observó que tal distribución de la biomasa seminal fue afectada negativamente y modificada por el efecto de las temperaturas, tanto subóptima como supraóptimas, no obstante, la variabilidad genética entre las poblaciones de una misma región de origen mostró diferentes comportamientos, permitiendo identificar a aquellas poblaciones con mayor potencial y capacidad para responder favorablemente a condiciones térmicas estresantes, mostrando principalmente una mayor acumulación de biomasa en la plántula.

A temperatura óptima, la BP y la BCR, en las poblaciones de las diferentes regiones de origen mostraron el mejor comportamiento; es decir, ni la respuesta de las poblaciones de origen frío evaluadas a 15 °C ni las subtropicales en 35 °C, lograron tener una respuesta al menos similar a la que mostraron a 25 °C, quedando verificado que a pesar de las diferentes condiciones ambientales en las cuales se desarrolla comúnmente una población y/o a las cuales está adaptada (dependiendo de su origen ecológico), su mejor desarrollo ocurre en condiciones ambientales óptimas, que para el caso del maíz es a 25 °C, temperatura a la cual los diferentes procesos fisiológicos y metabólicos alcanzan su punto óptimo y por lo tanto, el crecimiento y desarrollo de la planta es el idóneo.

Aunque la BP a temperatura óptima (25 °C) fue estadísticamente igual ($p \leq 0.05$) entre las diferentes regiones de origen; de acuerdo al valor promedio (Cuadro A-4, Cuadro A-5 y Cuadro A-6), la cantidad de energía necesaria (BCR) para lograr dicho crecimiento fue diferente; las poblaciones que más energía utilizaron para tal fin (de acuerdo al valor promedio de la región de origen), fueron las de la región templada, que utilizaron

149 mg de sus reservas en este proceso, convirtiéndose así en las poblaciones menos eficientes, ya que consumieron en este proceso 59 % de su biomasa seminal disponible (PSI); sin embargo, también se observó que las reservas restantes en la semilla (P + E, 183 mg) fueron mayores que en el resto de las regiones, lo cual se atribuye a que estas poblaciones tuvieron el PSI más alto (446 mg), lo cual representaría una ventaja para ellas ya que en caso de requerirlo, aún cuentan con una reserva de energía que pueden utilizar en su posterior desarrollo. El comportamiento de las poblaciones de origen frío y subtropical fue similar, ya que en el caso de la BCR utilizaron bajas cantidades de biomasa (97 y 86 mg, respectivamente), aunque, dado el menor peso de las semillas de las poblaciones subtropicales (297 mg), el P+E fue menor (107 mg) con respecto a las de origen frío (147 mg), por lo tanto, las reservas de las semillas de las poblaciones subtropicales se consumieron más que las de las semillas de origen frío.

A temperatura subóptima (15 °C) (Figura 5 A, Figura 6 A y Figura 7 A), la BP entre las poblaciones de las diferentes regiones de origen fue muy semejante (58 mg, valor promedio), también, la BCR fue muy similar entre las poblaciones de origen frío y templado (55 y 52 mg) y menor en el caso de las poblaciones subtropicales (23 mg); la utilización de la biomasa seminal, sin olvidar el tamaño de las semillas, porcentualmente, fue igual entre las poblaciones de origen templado y subtropical (25 %) y mayor en las poblaciones de origen frío (33 %).

En la evaluación con temperatura supraóptima (35 °C) (Figura 5 C, Figura 6 C y Figura 7 C), la BP fue mayor, de acuerdo al valor promedio, en las poblaciones de origen subtropical (81 mg), intermedia en las frías (71 mg) y menor en las templadas (55 mg), mientras que la BCR mostró un comportamiento contrario, fue mayor en las poblaciones templadas (214 mg), seguida de las frías (149 mg) y menor en las subtropicales (130 mg), mostrando por lo tanto, mayor eficiencia de las poblaciones de origen subtropical. También, el consumo de la biomasa seminal fue mayor en las poblaciones de origen templado (269 mg) y similar en las poblaciones de origen frío y subtropical (220 y 211 mg, respectivamente); sin embargo, dado el tamaño de la semilla, las subtropicales fueron las más agotadas.

A temperatura supraóptima extrema (40 °C) (Figura 5 D, Figura 6 D y Figura 7 D), tal como se esperaba, aunque limitadas por el efecto provocado por la temperatura alta, las poblaciones de origen subtropical presentaron un comportamiento superior al resto de las poblaciones, acumulando 42 mg de BP, seguidas de las templadas con 26 mg y finalmente, las más afectadas fueron las de origen frío (18 mg) lo cual representa disminuciones en la BP de 60%, 77% y 83% respectivamente, comparada con el tratamiento de temperatura óptima, también la cantidad de BCR fue menor en las subtropicales (85 mg) mientras que en el resto superó los 150 mg.

De acuerdo a los resultados, se encontró que el tamaño de la semilla no tuvo ningún efecto sobre el crecimiento y el vigor de la plántula; dado que las semillas más pequeñas (subtropicales) presentaron plántulas con el mismo vigor que aquellas de semillas más grandes; sin embargo, el origen ecológico sí estuvo relacionado con la respuesta ante los tratamientos de temperatura, principalmente en condiciones supraóptimas, donde las poblaciones frías fueron las más afectadas mientras que las subtropicales fueron menos alteradas, mostrando mayor BP y menor BCR. Se encontró una relación directa entre el tamaño de la semilla y la BCR más no con la BP, donde las poblaciones de origen templado, las cuales tuvieron el mayor PSI fueron las más ineficientes al mostrar mayor BCR.

Poblaciones de maíz nativo de la región fría

El efecto de los diferentes tratamientos de temperatura durante la germinación y crecimiento de la plántula en poblaciones de origen frío (Figura 5), produjo diferencias en la distribución de la biomasa seminal. De acuerdo al valor promedio por tratamiento, la mayor BP (106 mg) fue acumulada en la temperatura óptima (25 °C) (Figura 5 B), donde la cantidad de BCR fue similar (97 mg) y se consumieron 59 % de la reservas disponibles en la semilla (145 mg); este comportamiento, dado que ocurrió en condiciones térmicas ideales, fue considerado referencial para el resto de los tratamientos de temperatura donde la dinámica de acumulación de biomasa fue afectada significativamente.

El tratamiento de temperatura óptima permitió la identificación de tres grupos, cuyas diferencias se asociaron a la variabilidad genética dentro de la región de origen: a) Hgo5, Hgo7, Hgo8 y Hgo11, fueron las poblaciones con BP mayor; b) Hgo1, Hgo4, Hgo6, Hgo9, Hgo10, Hgo12, Hgo13, Hgo14 y Hgo15 con BP intermedia y c) Hgo2 y Hgo3, las poblaciones con BP menor; destacan, además, Hgo10, Hgo11 y Hgo14, al presentar BP's mayores al valor medio regional (106 mg) y menores BCR (69 mg, valor promedio), siendo por lo tanto, las poblaciones más eficientes en el uso de sus reservas seminales, al acumular en la plántula más de 1.5 mg por cada 1.0 mg consumido en respiración.

Los tratamientos de temperatura, tanto subóptima como supraóptimas (Figura 4 A, 4 C y 4 D), provocaron efectos negativos sobre la BP, y también alteraron la BCR y modificaron la P+E. A temperatura subóptima (15 °C), la BP fue de 59 mg y la BCR muy similar (55 mg), consumiendo en ello 33 % del PSI; este comportamiento indicó que el desarrollo de la plántula fue lento, y de acuerdo con Essemine *et al.* (2010), tal respuesta se debe a que las temperaturas bajas provocan menor actividad enzimática, lo cual produce la lentitud del desarrollo.

La BP (59 mg) en el tratamiento con temperatura subóptima fue limitada, muy próxima a la mitad de la BP a temperatura óptima (Figura 4 A); en esta temperatura el comportamiento permitió también detectar tres grupos: a) Hgo3, Hgo4, Hgo5, Hgo6, Hgo8, Hgo9, Hgo11 y Hgo12, cuyo intervalo osciló entre 61 y 76 mg, fueron las poblaciones con BP mayor y consideradas menos sensibles a la temperatura baja; b) Hgo2, Hgo10, Hgo13, Hgo14 y Hgo15, con PB en un intervalo de variación de 51 a 58 mg y sensibilidad intermedia, y c) las poblaciones con BP menor, consideradas sensibles a temperatura baja fueron Hgo1 y Hgo7 con 42 y 44 mg, respectivamente. También sobresalieron las poblaciones Hgo11 y Hgo15, al presentar mayor e intermedia BP, respectivamente pero con BCR menores (27 y 16 mg), por lo tanto, presentaron la mayor eficiencia en el uso de las reservas seminales; en Hgo7 coincide la BP menor y la BCR mayor, cuya respuesta se asoció con problemas de la población ya que su germinación fue también deficiente. A pesar de las diferencias en la sensibilidad a la temperatura baja entre las poblaciones, el efecto térmico provocó

modificaciones en el metabolismo que limitan ampliamente el desarrollo de la plántula, por lo tanto, no se considera la existencia de tolerancia a temperatura subóptima.

En temperatura supraóptima (35 °C), la BP fue de 71 mg pero la BCR de 149 mg, consumiendo 64 % (125 mg) de las reservas seminales disponibles (PSI). El efecto de la temperatura supraóptima extrema (40 °C) fue aún más drástico, sólo se acumularon 18 mg de BP, utilizando 168 mg de BCR, consumiéndose en ello 51 % de las reservas disponibles en la semilla.

El comportamiento de las poblaciones a temperatura supraóptima (35 °C, Figura 5 C), mostró que la actividad metabólica fue acelerada, debido al estrés provocado por la temperatura alta, provocando junto con el tratamiento de 40 °C, la mayor BCR (149 y 159 mg, respectivamente). A 35 °C, la BP fue mayor en Hgo9 y Hgo15 (84 mg, valor promedio) y menor en Hgo6, Hgo7 y Hgo12 (59 mg, valor promedio); estas últimas coinciden con mayores BCR (185 mg, valor promedio). El resto de las poblaciones mostró BP intermedia, destacando Hgo4 y Hgo10, con BCR menores (114 y 108 mg, respectivamente) que el resto de las poblaciones del mismo origen. De acuerdo con los resultados, las poblaciones menos sensibles a esta condición térmica son Hgo4, Hgo9, Hgo10 y Hgo15, aunque no pueden ser consideradas tolerantes, ya que de acuerdo con Hasan *et al.* (2004) y Sikder y Paul (2010), las poblaciones tolerantes a temperaturas altas debieran mostrar la BP mayor que la BCR.

El efecto de la temperatura supraóptima extrema (40 °C) provocó que la BP fuera severamente reducida (Figura 5 D), reflejando la sensibilidad de las poblaciones a esta condición térmica; la BCR fue mayor (158 mg) que la utilizada a temperatura óptima (97 mg) y similar que a 35 °C (149 mg); entre las poblaciones la BP mostró un intervalo de variación de 9 a 25 mg, siendo Hgo7 y Hgo14 las poblaciones más y la menos afectada, respectivamente; sin embargo, de las poblaciones sobresalientes a 35 °C, sólo Hgo4 y Hgo15 mostraron comportamiento destacado a 40 °C, que por lo tanto, podrían considerarse las menos sensibles a temperaturas supraóptimas.

De acuerdo a los resultados sobre la distribución de la biomasa seminal de las poblaciones de origen frío, se encontró que Hgo4, Hgo9 y Hgo15 fueron las poblaciones sobresalientes, principalmente por su comportamiento en temperaturas supraóptimas, donde tuvieron mayor acumulación de biomasa en la plántula y mayor eficiencia en el uso de sus reservas seminales.

Poblaciones de maíz nativo de la región templada

Dado el ambiente de procedencia y al mayor tamaño de semilla se esperaba que las poblaciones de origen templado mostraran el mejor comportamiento; al igual que en las poblaciones frías, en el tratamiento con temperatura óptima (25 °C), se presentó, de acuerdo al valor promedio, la mayor BP (113 mg) (Figura 6 B) utilizando 148 mg de BCR y aprovechando en 60 % la biomasa seminal disponible. Se observa, que aún en condiciones térmicas favorables, estas poblaciones son poco eficientes en el uso de sus reservas seminales, al consumir más de lo que acumulan en las plántulas en crecimiento.

La BP, a temperatura óptima (25 °C) (Figura 6 B) presentó el comportamiento referencial para el resto de los tratamientos de temperatura; sin embargo, aún en esta temperatura hubo variación entre las poblaciones: Calpul, Tlapala y Tequex presentaron BP mayor (148, 137 y 125 mg, respectivamente), aunque sólo Calpul y Tequex fueron eficientes ya que acumularon 1mg de BP por cada mg de BCR. En sentido contrario, StaCatB, la población con el menor PSI (359 mg) entre las poblaciones de origen templado, también presentó la BP menor (68 mg), y fue la menos eficiente, ya que de cada mg consumido en la respiración acumuló aproximadamente la mitad en la plántula.

En la evaluación a temperaturas estresantes (15, 35 y 40 °C), el comportamiento se afectó negativamente (Figura 6 B, 6 C y 6 D); la BP fue estadísticamente igual ($p \leq 0.05$) a 15 y 35 °C (61 y 55 mg, respectivamente), aunque en la temperatura supraóptima (35 °C), la BCR fue 4 veces mayor (213 mg) que a la temperatura subóptima (52 mg); también, a 35 °C, las reservas seminales se agotaron más (60 %) que a 15 °C (25 %); el tratamiento de temperatura supraóptima extrema (40 °C) inhibió

aún más la BP (25 mg, en promedio), e incrementó la BCR (198 mg); donde el proceso (crecimiento y respiración) consumió la mitad (50 %) de las reservas seminales disponibles.

La evaluación a temperatura subóptima (15 °C) provocó que los procesos metabólicos ocurrieran lentamente (Figura 6 A), causando una BP limitada (61 mg), y al mismo tiempo una BCR menor (52 mg). En este tratamiento de temperatura las poblaciones utilizaron menos de una tercera parte (114 mg) de las reservas seminales disponibles (445 mg, en promedio), contrastando con el resto de los tratamientos de temperatura donde se consumieron más de la mitad de dichas reservas. A pesar de la baja actividad metabólica y al limitado crecimiento, sobresalieron las poblaciones Tlapala y Poxtla, al presentar la BP mayor (77 y 71 mg, respectivamente), utilizando sólo 30 % del PSI; la población más afectada fue StaCatB, la cual presentó la menor BP (43 mg), utilizando 37 mg de BCR y 22 % del PSI.

A temperatura supraóptima (35 °C), el estrés causado provocó que la BCR fuera significativamente mayor (213 mg) que la BP (55 mg) (Figura 6 C). Aún con el limitado desarrollo provocado por el estrés sobresalieron Tlapala, seguida de Calpul y Poxtla, las cuales fueron las poblaciones que presentaron la mayor BP, utilizando en BCR, aproximadamente cuatro veces más que la BP y consumiendo 60 % del PSI. StaCatA y StaCatB fueron las poblaciones más afectadas, con BP de 36 y 27 mg, respectivamente, pero utilizando siete veces más BCR y consumiendo 59 % del PSI.

A temperatura supraóptima extrema (40 °C), aunque la BCR (198 mg) fue similar a aquella utilizada a 35 °C (213 mg), la BP fue muy baja (26 mg), indicando que la gran mayoría de las reservas removilizadas desde el endospermo fueron utilizadas para llevar a cabo actividades metabólicas necesarias, como las altas tasas respiratorias, para tratar de amortiguar el efecto de la temperatura. Entre las poblaciones sobresalió Poxtla con 37 mg de BP coincidiendo con la respuesta a 35 °C; el resto de las poblaciones, salvo StaCatB que fue la población más afectada, tuvieron un comportamiento intermedio en la BP (25 mg, en promedio) y en el uso de las reservas seminales (50 %).

De manera general, se encontró que las poblaciones más estables, dado que presentaron la mayor acumulación de biomasa en la plántula en la mayoría de los tratamientos de temperatura, fueron Tlapala y Poxtla, con la diferencia entre ambas de que Tlapala mostró mejor comportamiento a 15 °C y Poxtla a 40 °C. Contrariamente, StaCatB fue la población con el comportamiento más deficiente, siendo mayormente afectada por las temperaturas supraóptimas (35 y 40 °C).

Poblaciones de maíz de la región subtropical

La evaluación de las poblaciones de origen subtropical (Figura 7) mostró, al igual que en las poblaciones de origen frío y templado, que la mayor BP ocurrió en la temperatura óptima (102 mg, en promedio) utilizando 86 mg de BCR y consumiendo 64 % de la semilla. Estas poblaciones mostraron mayor eficiencia en el uso de sus reservas seminales al tener la BP significativamente mayor que la BCR.

En esta región de origen, aunque los tratamientos de temperatura subóptima y supraóptimas mostraron efectos negativos sobre la BP, se encontró que a 15 y 40 °C la BP fue estadísticamente igual (53 y 42 mg, respectivamente), mientras que a 35 °C la BP fue mayor (81 mg) pero menor que a 25 °C; este comportamiento indicó que las poblaciones subtropicales mostraron mejor desarrollo, expresado como una mayor BP, en la temperatura supraóptima (35 °C), tal como era de esperarse, dadas las condiciones ambientales con temperatura en su localidad de origen en las que comúnmente se desarrollan.

A temperatura óptima (25 °C) (Figura 7 B), Tam1 y Tam2 mostraron el mejor e igual comportamiento entre sí, acumulando 116 y 113 mg de BP, respectivamente y utilizando menor BCR (80 y 76 mg, respectivamente); sin embargo, dado el PSI menor, el aprovechamiento de las reservas seminales representó 70 % de la biomasa en la semilla; estos resultados muestran el mayor vigor de estas poblaciones a temperaturas altas y contrastan con los encontrados por López *et al.* (2004) quienes mencionan que las semillas más pequeñas (228 mg) presentan menor vigor. Tam3 fue la población más ineficiente, dado que su BP (81 mg) fue menor con respecto a la BCR (103 mg), aunque el uso de las reservas seminales también fue inferior (56 % del PSI).

A temperatura subóptima (15 °C), la actividad fisiológica en la plántula fue retardada (Figura 7 A), en promedio se acumularon sólo 53 mg (50 % con respecto a 25 °C) y la BCR fue aproximadamente la mitad (23 mg), utilizando sólo 20% de la semilla. Las poblaciones mostraron diferencias significativas, sobresaliendo Tam2 con 62 mg de BP y BCR de sólo 16 mg, enseguida Tam1, que acumuló 55 mg de BP y gastó 31 mg en BCR; Tam3 fue la población más afectada al presentar la BP menor (42 mg) y BCR de 20 mg.

A temperatura supraóptima (35 °C) (Figura 7 C), las poblaciones subtropicales presentaron la segunda mejor acumulación de biomasa en la plántula (81 mg, en promedio) después de 25 °C, mostrando buen comportamiento al someterlos a temperatura alta; sin embargo, también la BCR se incrementó (143 mg) como consecuencia del estrés por calor y se utilizó 57% de la biomasa seminal. Tam1 y Tam2 mostraron mejor comportamiento a temperatura alta mientras que Tam3 fue inferior. A temperatura supraóptima extrema (40 °C) (Figura 7 D), la BCR fue similar (102 mg) que a temperatura óptima (103 mg); aunque la BP fue muy baja (42 mg, en promedio), lo cual denotó el gran impacto de la temperatura supraóptima extrema sobre el metabolismo y por supuesto, sobre el crecimiento de la plántula. Tam1 y Tam2 mostraron un mejor e igual comportamiento entre sí, mientras que la población mayormente afectada fue Tam3, cuya BP fue la mitad (25 mg) con respecto a Tam1 y Tam2, pero su BCR fue superior (102 mg), mostrando mayor susceptibilidad a la temperatura alta.

El comportamiento de estas poblaciones a temperaturas supraóptimas (35 y 40 °C) sobresalen del resto, tanto de aquéllas de origen frío como templado; aunque, al igual que las demás poblaciones, la proporción de la BCR fue superior a la BP; sin embargo, en las poblaciones subtropicales, la eficiencia en el uso de la biomasa y su acumulación en la plántula fue mayor, lo cual destacó dado que fueron las semillas con las menores reservas (poblaciones subtropicales) y mostraron la mayor eficiencia metabólica, esto está relacionado con las condiciones estresantes en las que comúnmente se desarrollan y en donde el uso eficiente de los recursos disponibles es indispensable para la sobrevivencia de las poblaciones.

Dentro de las poblaciones de origen subtropical (Figura 7), Tam1 y Tam2 mostraron mayor estabilidad que Tam3 en los diferentes tratamientos de temperatura, quienes presentaron mayor BP y menor BCR con respecto a Tam3, considerando a esta última como una población sensible a temperatura alta.

2.5.3. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula en poblaciones de maíz nativo proveniente de diferentes regiones ecológicas y evaluación cualitativa del mesocótilo, raíz y parte aérea

2.5.3.1. Análisis de varianza de la distribución de la biomasa en la plántula y variables cualitativas

De acuerdo a los resultados del ANAVA (Cuadro 4) hubo diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$) entre los tratamientos de temperatura y entre las poblaciones, sobre la acumulación de biomasa en las estructuras morfológicas de las plántulas evaluadas (raíz, mesocótilo y parte aérea), la longitud del mesocótilo (LMe), la calificación de la raíz (CalRa) y la calificación de la parte aérea (CalPa).

Entre regiones de origen no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en la biomasa de la raíz (BRa) y en la biomasa de la parte aérea de la plántula (BPa), mientras que sí las hubo en la biomasa del mesocótilo (BMe), en LMe, en CalRa y en CalPa.

En las poblaciones anidadas en regiones de origen hubo también diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) para todas las variables, a excepción de BPa que tuvo diferencias significativa ($p \leq 0.05$).

Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza en la evaluación de la distribución de la biomasa en la plántula, longitud del mesocótilo y calificación de raíz y parte aérea.

FV	GL	Biomasa			LMe	Calificación	
		BRa	BPa	BMe		CalRa	CalPa
Temperaturas	3	0.0433 **	0.0789 **	0.084 **	26316 **	234 **	199 **
Poblaciones	23	0.0007 **	0.0019 **	0.0001 **	595 **	3.32 **	4.21 **
Regiones	2	0.0002 ns	0.0007 ns	8x10 ⁻⁵ **	3364 **	11.79 **	28.66 **
Pob (Regiones)	21	0.0007 **	0.002 *	0.0001 **	332 **	2.51 **	1.88 **
Temp*Poblaciones	69	0.0002 **	0.0011 *	0.0001 **	213 **	1.06 **	1.35 **
Temp*Regiones	6	0.0009 **	0.0007 ns	0.0005 **	976 **	6.27 **	7.83 **
Temp*Pob(Regiones)	63	0.0002 **	0.0012*	0.0007 **	140 **	0.56 **	0.73 **
Error	864	0.000069	0.000073	0.000039	17.99	0.1085	0.07478
CV		29.58	34.78	53.9	25.97	11.03	7.25

FV= Factor de variación; **GL**= Grados de libertad; **BRa**= Biomasa de la raíz, **BPa**= Biomasa de la parte aérea; **BMe**= Biomasa del mesocótilo; **LMe**= Longitud del mesocótilo; **CalRa**= Calificación de la raíz; **CalPa**= Calificación de la plántula; **CV**= Coeficiente de variación; **= altamente significativo ($\alpha=0.01$); *= significativo ($\alpha=0.05$); ns= diferencias no significativas.

Los resultados del ANAVA mostraron interacción estadística significativa para los tratamientos de temperaturas x poblaciones, temperaturas x regiones y temperaturas x poblaciones dentro de regiones, en la mayoría de las variables consideradas (Cuadro 4), con excepción de las temperaturas x regiones en la BPa de la plántula.

Dada la interacción estadística significativa en los tratamientos de temperaturas x poblaciones anidadas en regiones de origen, el análisis de los resultados se realizó considerando cada variable entre las poblaciones de cada región de origen en cada tratamiento de temperatura.

Los coeficientes de variación resultantes de la evaluación fueron bajos y afines a los resultados obtenidos, mostrando la similitud de la respuesta entre las poblaciones de diferente origen ecológico, habiendo mayor variación en la BMe, aun cuando se esperaba que ésta fuera mayor o igual en la LMe, dadas las diferencias esperadas entre las poblaciones.

2.5.3.2. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la biomasa acumulada en las estructuras morfológicas de la plántula de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

Dado el interés por conocer la respuesta micromorfológica de las poblaciones nativas ante el efecto de las temperaturas contrastantes, se cuantificó la biomasa en tres estructuras morfológicas de la plántula: la raíz, el mesocótilo y la parte aérea, encontrando variación genética entre las poblaciones y diferencias entre la biomasa de la raíz y de la parte aérea en los tratamientos de temperatura, principalmente en la temperatura subóptima; mientras que en el caso del mesocótilo, se observó que éste siguió la misma tendencia que la acumulación de biomasa en la plántula.

La evaluación de la acumulación de la biomasa en diferentes estructuras morfológicas permitió identificar respuestas micromorfológicas de las plántulas de poblaciones nativas de diferente origen ecológico al ser expuestas a temperaturas contrastantes. Al evaluar la BRa, la BMe y la BPa, se observó que a temperatura óptima, la parte aérea y la raíz tuvieron tasas de crecimiento equivalentes; no obstante, la relación parte aérea/raíz fue afectada a temperatura subóptima, encontrando que la parte aérea disminuyó su desarrollo a tal grado de representar la mitad del desarrollo de la raíz en las poblaciones de las diferentes regiones de origen; estos resultados fueron contrastantes comparados con los materiales mejorados estudiados por Tollenaar *et al.* (1991), Hernández y Carballo (1997) y Sikder *et al.* (2009), en los cuales independientemente de la temperatura, las hojas acumularon más biomasa que la raíz; sin embargo, habría que tomar en cuenta que las poblaciones nativas comúnmente se desarrollan en condiciones de humedad restrictiva y por lo tanto el desarrollo de un buen sistema radical es vital para el desarrollo de la planta; además el limitado desarrollo de la parte aérea puede estar asociado con la sensibilidad del meristemo apical a la temperatura baja.

En el tratamiento de temperatura supraóptima (35 °C), en las poblaciones subtropicales, la BRa y la BPa, mostraron menor sensibilidad al efecto de la

temperatura, al presentar una mayor acumulación de biomasa en la plántula (Cuadro A-6) y mayor BPa con respecto a la BRa (Cuadro A-9).

En condiciones supraóptimas extremas (40 °C), las poblaciones de origen frío fueron más afectadas por la temperatura (BP desde 9 hasta 25 mg, Cuadro A-4), mientras que las poblaciones subtropicales mostraron una mejor respuesta (con un intervalo de BP de 25-52 mg), aunque no por tener la mayor BP fueron consideradas termotolerantes; en esta misma condición térmica, también se observó que la BPa fue similar a la de la BRa.

Al igual que al resto de la plántula, la BMe fue afectada a 40 °C, observándose que la mayor acumulación de biomasa ocurrió a 25 °C seguida de 15 °C y 35 °C. Se encontró, que en las poblaciones de origen frío y templado, la BMe fue mayor con respecto a las poblaciones de origen subtropical, lo cual coincidió con el estudio de Vargas (1966) quien evaluó poblaciones de maíz de 26 razas, encontrando que las poblaciones de origen frío (Cónicos, Elotes cónicos, Cacahuacintle) tuvieron una mayor longitud del mesocótilo-coleóptilo, lo cual ayudó a que la plántula tuviera una mayor y mejor emergencia que las poblaciones de origen subtropical de la raza Túppeño norteño.

Poblaciones de maíz nativo de la región fría

En el tratamiento de temperatura óptima (25 °C), de acuerdo al valor medio del tratamiento de temperatura, se observó que la BPa (45.7 mg) fue similar a la BRa (41.3 mg) y la BMe representó 18 % (19.4 mg) de la biomasa total de la plántula (Figura 8 B); la respuesta a esta temperatura indicó que las tasas de crecimiento en la parte aérea y en la raíz fueron semejantes, resultados que contrastaron con los de Sikder *et al.* (2009) quienes encontraron que en maíces híbridos, la BPa fue mayor que la BRa, en la evaluación a cinco días después del establecimiento; sin embargo, las poblaciones de maíz nativo de México, a diferencia de los maíces híbridos, son usualmente sembradas en condiciones de humedad restringida y por lo tanto, el desarrollo de la raíz como de la parte aérea es igualmente importante para la sobrevivencia de la planta; por el contrario, los híbridos usualmente son desarrollados para establecerse en

condiciones favorables de humedad donde la raíz no se tiene que profundizar demasiado en el suelo para obtener los requerimientos de agua necesarios.

En la temperatura óptima, las poblaciones no mostraron diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) en la BPa, donde la biomasa osciló entre 36.7 y 53.4 mg (Cuadro A-7); mientras que en la BRa sí hubo diferencias estadísticas (Figura 8 B), donde Hgo7 (50.6 mg), presentó la mayor acumulación de biomasa, mientras que la población Hgo 3 (7.4 mg) acumuló la menor cantidad de biomasa; en la mayoría de las poblaciones de la región fría, la BRa fue similar a la BPa, salvo las poblaciones Hgo2 y Hgo3, las cuales presentaron una mayor BPa (41.4 y 41.8 mg, correspondientemente) que BRa (33.2 y 31.8 mg, respectivamente), también, estas poblaciones presentaron la menor BMe (7.4 y 9.4 mg, correspondientemente). Las poblaciones Hgo5, Hgo7 y Hgo8 sobresalieron del resto al presentar la mayor cantidad de BP; en la Figura 8 B se puede observar que tuvieron proporciones semejantes de BPa y de BRa.

En la BMe también hubo diferencias estadísticas significativas entre las poblaciones (Cuadro A-7), permitiendo clasificarlas en tres grupos: a) Hgo5, Hgo7, Hgo8, Hgo10, Hgo11 y Hgo14, que tuvieron la mayor BMe, en un intervalo de 22.3 a 24.5 mg; b) Hgo1, Hgo4, Hgo6, Hgo9, Hgo12, Hgo13 y Hgo15 con una BMe intermedia, y c) Hgo2 y Hgo3 con la BMe más baja, que tuvo valores de 7.4 y 9.4 mg, respectivamente. De acuerdo con su origen geográfico, no se encontró relación entre el mesocótilo y las localidades de origen con menor precipitación, que pudieran indicar la selección de los productores sobre el alargamiento del mesocótilo; sin embargo, tampoco se descarta la posibilidad, dadas las diferencias microclimáticas aún dentro de una misma localidad.

Cuando las condiciones térmicas no fueron óptimas, la BRa y la BPa fueron afectadas negativamente; en temperatura subóptima (15 °C), la BRa representó 50 % (30.3 mg) de la plántula mientras que la BMe y la BPa representaron 13.7 y 15.5 mg, respectivamente; estos resultados demuestran que la parte aérea de las plantas fue más sensible que la raíz a las temperaturas bajas.

En el tratamiento con temperatura subóptima (Figura 8 A) la BPa mostró diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), siendo Hgo4 (20.6 mg), la población con más

biomasa y las más afectadas fueron Hgo1 (12.1 mg), Hgo7 (10.8 mg) y Hgo10 (11.6, mg); también hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en la BMe y la BRa; Hgo12 tuvo la mayor acumulación de BRa, mientras que Hgo1 y Hgo7 tuvieron la menor. Se encontró variabilidad de BMe entre poblaciones, siendo Hgo8 la población que presentó la mayor acumulación de biomasa y las de menosr BMe fueron Hgo1 y Hgo7 (Cuadro A-7).

Aunque las poblaciones más afectadas por la temperatura baja (15 °C) fueron Hgo1 y Hgo7, que presentaron la BP más baja (Cuadro A-4), éstas siguieron el mismo patrón que la mayoría de las poblaciones evaluadas; es decir, acumularon más biomasa en la raíz que en la parte aérea.

En el tratamiento con temperatura supraóptima (35 °C) entre las poblaciones de esta región, la BPa (28.8 mg) fue igual que la BRa (30.2 mg), donde el mesocótilo representó 17 % (12.3 mg) de la plántula; las poblaciones sobresalientes fueron Hgo1, Hgo9 y Hgo15, debido a que acumularon la mayor BRa y la mayor BPa; mientras que Hgo4 y Hgo14, solamente presentaron la acumulación de biomasa más alta en la raíz pero no en la parte aérea (Figura 8 C). A esta temperatura la BMe fue mayor en Hgo9 (18 mg) y muy similar en el resto de las poblaciones (12.3 mg, valor promedio).

A temperatura supraóptima extrema (40 °C) (Figura 8 D) la biomasa y por lo tanto el crecimiento de la plántula, fue drásticamente limitado en todas las poblaciones; la BPa (7 mg) fue igual a la BRa (9 mg) y el mesocótilo fue apenas visible (2.3 mg); las poblaciones sobresalientes en esta condición fueron Hgo4, Hgo14 y Hgo15, mientras que las más afectadas fueron Hgo7 y Hgo9; no obstante, ninguna pudo ser considerada como tolerante.

Dentro de las poblaciones de origen frío, Hgo4 fue la población más estable, la cual mostró la misma BPA y BRa, en cada tratamiento de temperatura. La acumulación de BMe también fue afectada tanto como la BP por los tratamientos de temperatura; sin embargo, con base en los resultados obtenidos a temperatura óptima, Hgo1, Hgo4, Hgo5, Hgo7, Hgo8, Hgo10, Hgo11 y Hgo14 presentaron el valor de BMe más alto (23 mg), aunque la mayor LMe se presentó a temperatura subóptima (Cuadro A-10).

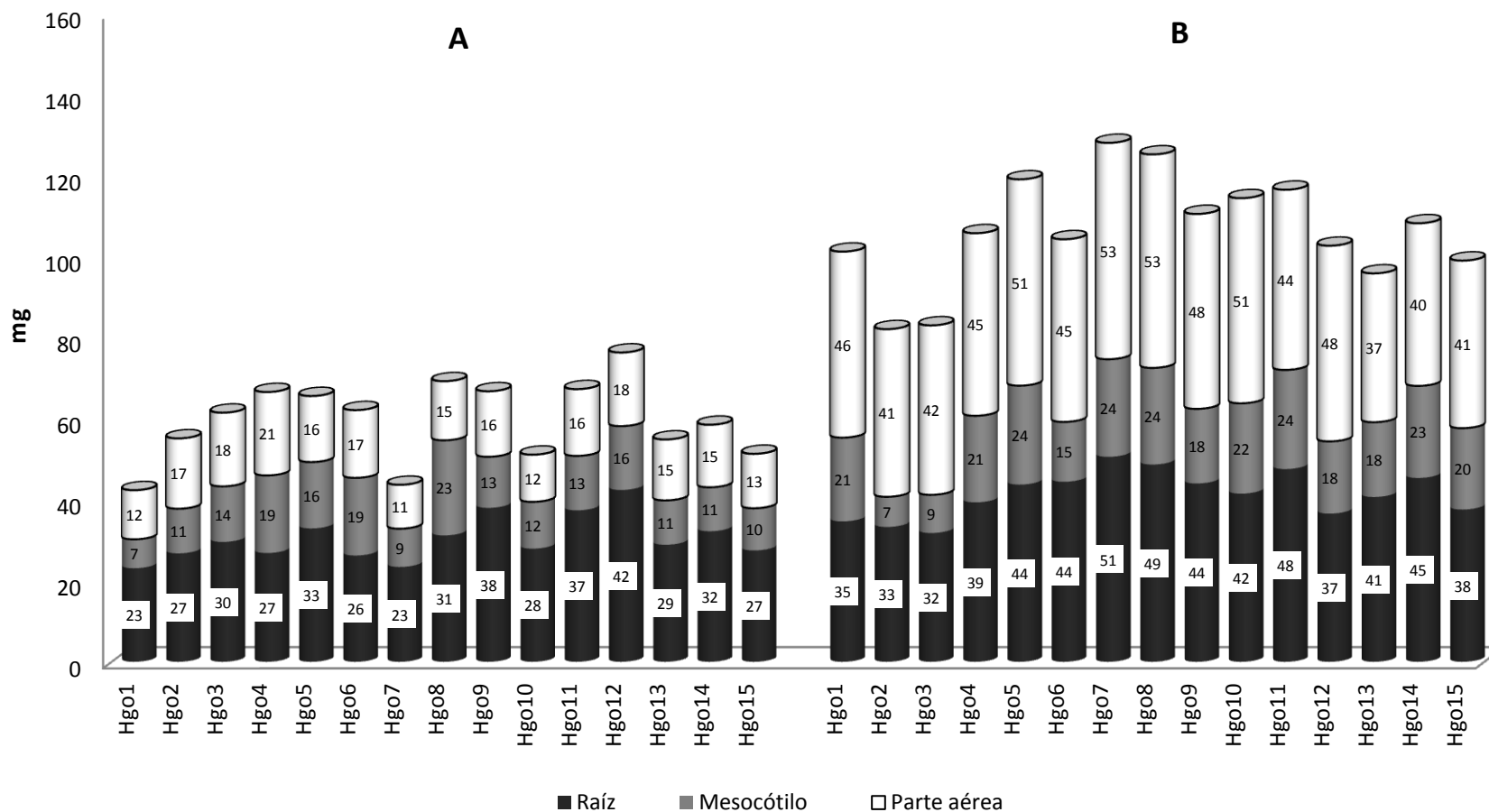


Figura 8. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A: 15 °C y B: 25 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa de la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula.

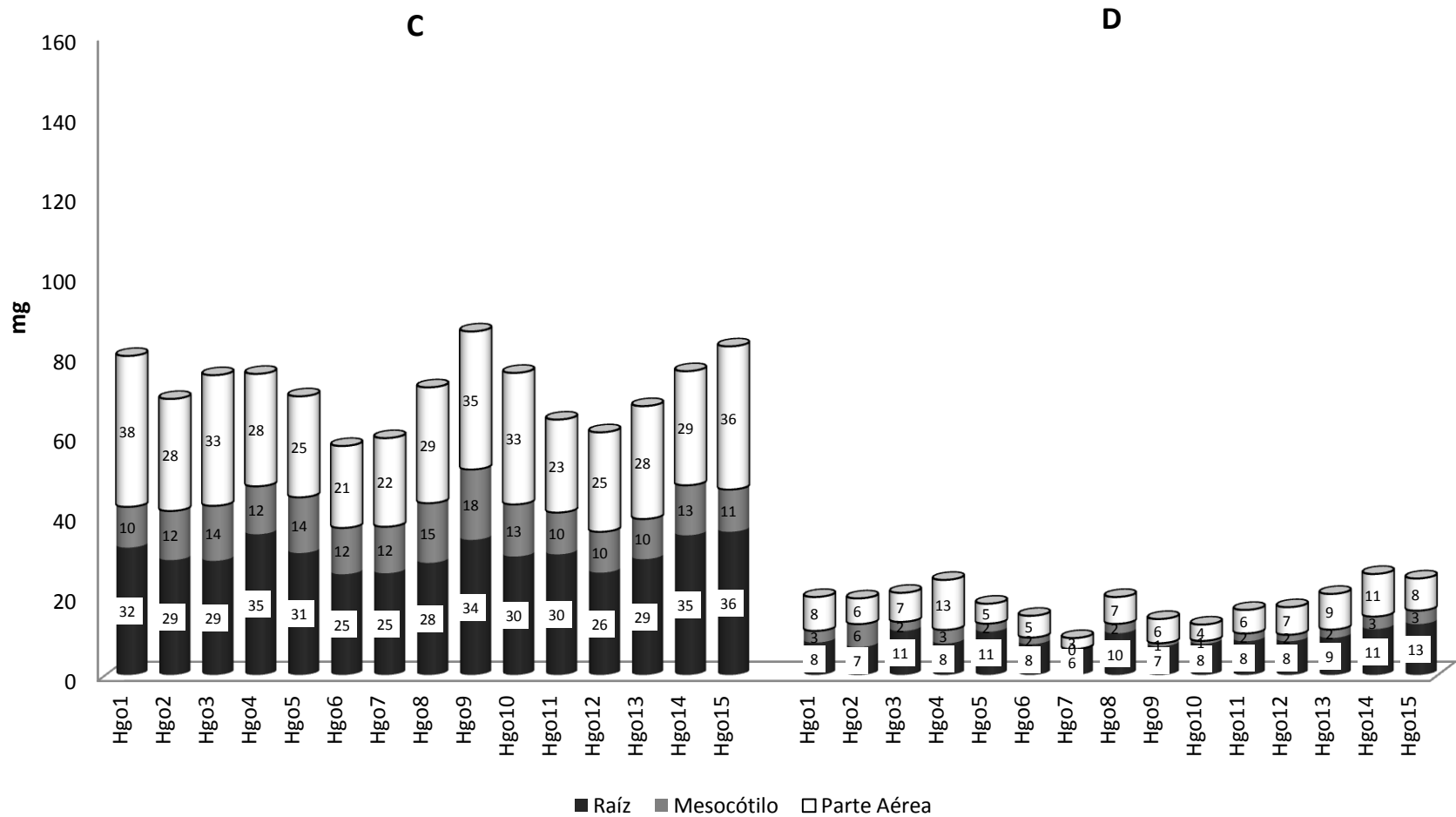


Figura 8, continuación. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (C: 35 °C y D: 40 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa de la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula.

Poblaciones de maíz de la región templada

La biomasa cuantificada en las diferentes estructuras morfológicas de la plántula en las poblaciones de origen templado mostró el mismo comportamiento que las de origen frío; la BPa y la BRa a temperatura óptima tuvieron valores similares (48.4 y 49.7 mg respectivamente), observándose la misma tendencia (aunque BPa y BRa más bajos, dado el efecto negativo de la temperatura alta) en las temperaturas supraóptimas, mientras que a temperatura baja, la BRa se duplicó en relación a la BPa (Figura 9, Cuadro A-8).

De las seis poblaciones estudiadas de origen templado, StaCatB fue la que en todos los tratamientos de temperatura acumuló la menor cantidad de BP; sin embargo, en cuanto a la acumulación de biomasa en cada una de las tres estructuras morfológicas de la plántula evaluadas, se observó que StaCatB tuvo un comportamiento similar al que presentaron el resto de las poblaciones, por lo tanto, fue posible conocer a este nivel su respuesta a los tratamientos de temperatura.

A temperatura óptima (25 °C) (Figura 9 B), de acuerdo al valor promedio, la BPa (49.7 mg) y la BRa (48.4 mg) fueron estadísticamente iguales, donde el resto de la BP fue constituido por la BMe que fue equivalente a 15.3 mg. Las poblaciones sobresalientes de esta región fueron Calpul y Tlapala, las cuales tuvieron la mayor acumulación de biomasa tanto en la parte aérea como en la raíz; sin embargo, la diferencia en la BP entre estas dos poblaciones se debió a que la BMe fue superior en Calpul (24 mg) que en Tlapala (7 mg) (Figura 9 B); la población Tequex fue la tercer mejor población, destacando también por su BMe (23 mg).

En la evaluación a temperatura subóptima (15 °C) el efecto del tratamiento provocó que la BPa (15 mg, valor medio) fuera apenas la mitad de la BRa (33 mg) y similar a la BMe (13 mg). Las poblaciones Poxtla y Tlapala fueron las menos afectadas por el efecto térmico, conservando la misma tendencia que el resto, en cuanto a la acumulación de biomasa en las estructuras morfológicas evaluadas (Figura 9 A). La BMe fue semejante

entre las poblaciones, variando de 15 (Poxtla) y 16 mg (Tlapala) en las poblaciones menos afectadas hasta 8 mg en StaCatB, la población con menor biomasa.

Con temperatura supraóptima (35 °C), en general, la BPa fue análoga a la BRa; Tlapala, seguida de Calpul, fueron las poblaciones sobresalientes, Poxtla fue la tercer mejor población pero la BPa representó la mitad (15 mg) de la BRa (33 mg). La BMe fue similar y mayor en Calpul, Tequex, Poxtla y Tlapala, y menor en StaCatA y StaCatB que fueron las poblaciones con menor acumulación de biomasa (Figura 9 C).

En la evaluación a temperatura supraóptima extrema (40 °C), sobresalieron StaCatA y Poxtla al acumular mayor biomasa en la plántula, en donde se acumularon cantidades similares entre la BPa y la BRa. La población más afectada fue StaCatB, sin haber diferencias consistentes en el resto de las poblaciones (Figura 9 D).

De acuerdo a los resultados, las poblaciones Calpul, Poxtla y Tlapala fueron las que sobresalieron; en estas poblaciones, a 15 °C, la BRa fue mayor que la BPa; en el resto de las temperaturas, la BPa y la BRa fue proporcional, indicando que el crecimiento de la parte aérea fue susceptible al impacto de la temperatura baja, resultando contrario a lo esperado, dado que la raíz, al estar siempre protegida por el suelo, se consideró que sería más susceptible a las temperaturas estresantes.

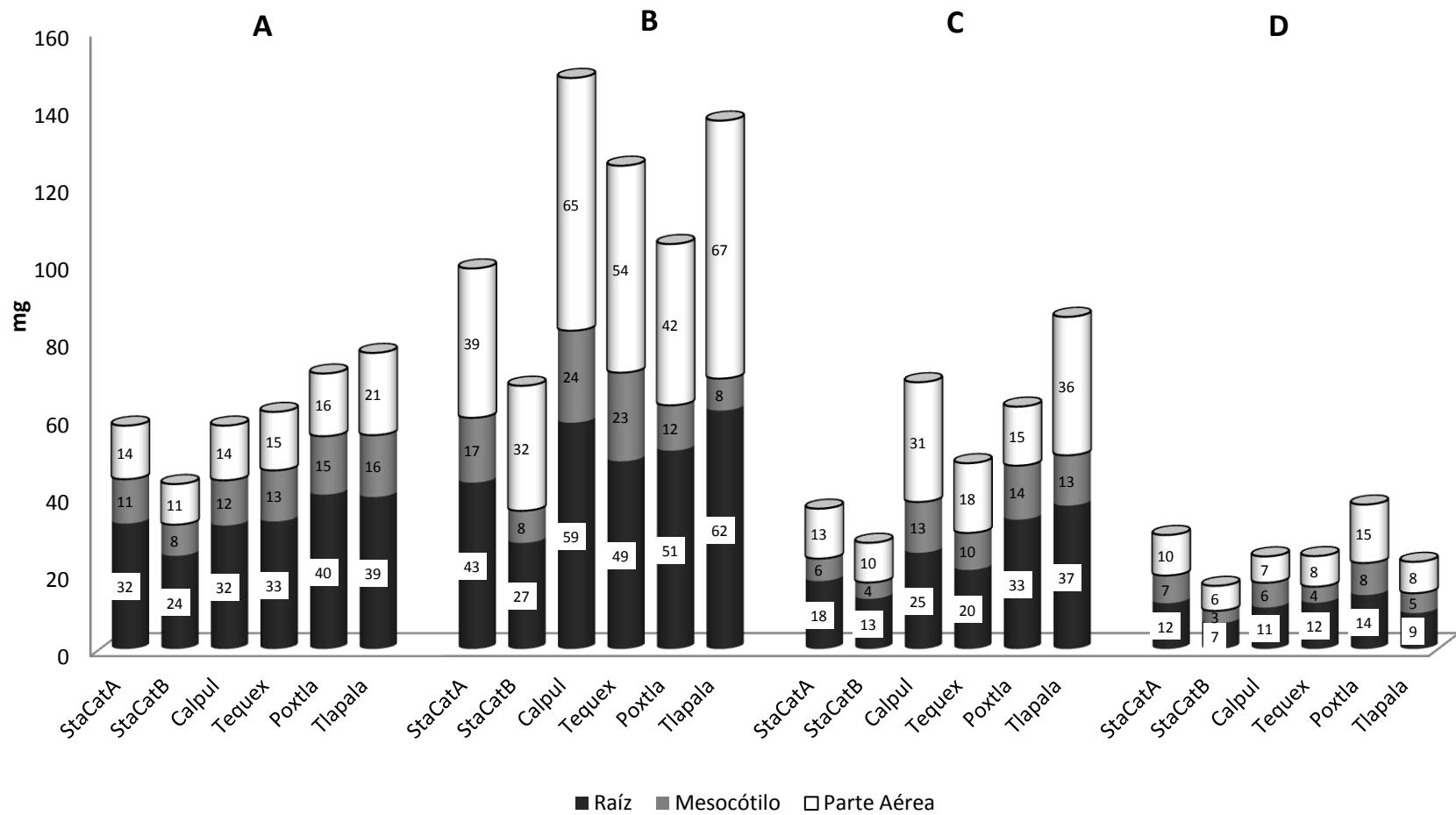


Figura 9. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A:15 °C; B:25 °C; C:35 °C; D: 40 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa de la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula.

Poblaciones de maíz nativo de la región subtropical

En las poblaciones de origen subtropical, en el tratamiento de temperatura óptima, de acuerdo al valor medio, la BPa (41.1 mg) y la BRa (42.3 mg) fueron semejantes, mientras que la BMe fue menor, aunque representó 20 % de la BP, la cual a 15 °C (Figura 10 A) mostró la misma tendencia que las poblaciones del resto de las regiones de origen, la BRa (30 mg) tuvo el doble que la BPa (15 mg), aunque en este caso la BMe fue menor (8.0 mg). A temperatura supraóptima (35 °C) (Figura 10 C) la acumulación de biomasa mostró un comportamiento completamente diferente con respecto a las poblaciones del resto de las regiones de origen; la BPa (44 mg) fue mayor que la BRa (28 mg) y la BMe (8 mg) fue igual que a 15 °C; este comportamiento corresponde al obtenido por Tollenaar *et al.* (1991), Hernández y Carballo (1997) y Sikder *et al.* (2009), en donde las hojas tuvieron mayor peso seco que las raíces. A temperatura supraóptima extrema (40 °C) (Figura 10 D), el crecimiento de la plántula fue reducido, aunque la distribución de la biomasa fue similar al resto de las poblaciones, la BPa (17 mg) fue igual que la BRa (15 mg) y la BMe (10 mg).

En temperatura óptima (25 °C) (Figura 10 B) Tam1 y Tam2 presentaron estadísticamente la misma BPa (43 y 46 mg, respectivamente), BRa (45 y 46 mg, correspondientemente) y BMe (23 y 21 mg, respectivamente), mientras que Tam3 fue la población más afectada ya que tuvo la BPa (38 mg), BRa (32 mg) y BMe (11 mg) más baja. En el resto de los tratamientos de temperatura, la tendencia fue la misma, Tam1 y Tam2 tuvieron mayor crecimiento, y por lo tanto, mayor acumulación de biomasa con respecto a Tam3. En la evaluación a temperatura baja (15 °C) (Figura 10 A), la BRa fue mayor a la BPa, siendo el comportamiento muy similar entre Tam1 y Tam2 e inferior en Tam3; el mesocótilo fue de menor biomasa que el resto de las poblaciones evaluadas (Cuadro A-9).

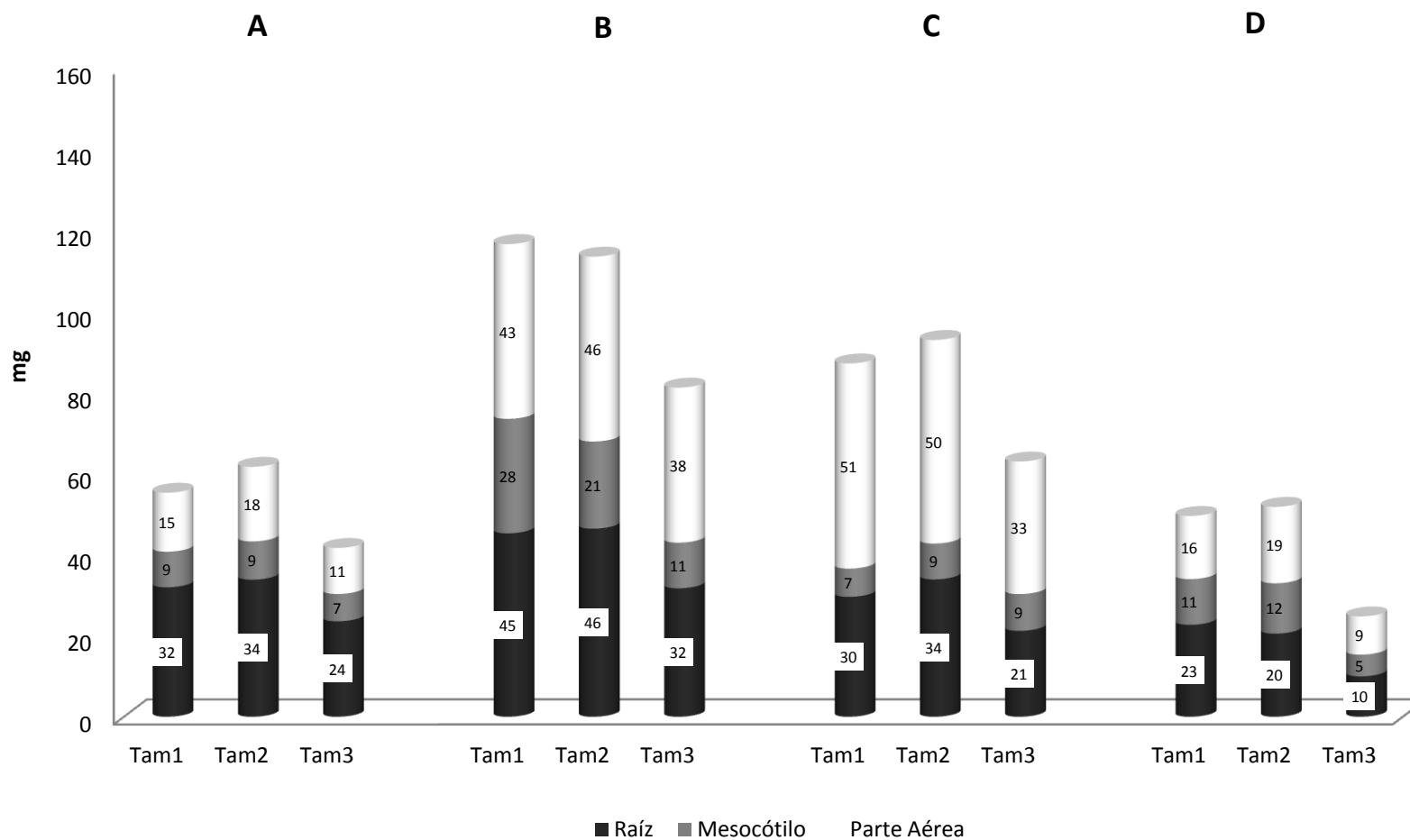


Figura 10. Evaluación del efecto de temperaturas contrastantes (A: 15 °C; B:25 °C; C:35 °C; D: 40 °C) sobre el crecimiento de la plántula mediante la cuantificación de la biomasa en la raíz, mesocótilo y parte aérea en poblaciones de maíz nativo de origen ecológico frío. Los números ubicados dentro de las barras, indican el peso de la biomasa, en miligramos, correspondiente a la parte de la plántula considerada, mientras que la longitud total de la barra indica la biomasa total en la plántula.

A temperaturas supraóptima (35 °C) (Figura 10 C), la BPa (51, 50, 33 mg, en Tam1, Tam2 y Tamp3, respectivamente) fue mayor que la BRa (30, 34 y 21 mg, respectivamente); sin embargo, la BMe (8.3 mg, valor promedio) fue igual que a temperatura baja (8.3 mg, valor promedio). A temperatura supraóptima, la BPa y la BRa fue igual en Tam2 y Tam3, mientras que en Tam1, hubo mayor BRa que BPa; la BMe fue ligeramente mayor que a temperatura baja y supraóptima extrema en Tam1 y Tam2.

El comportamiento de las poblaciones subtropicales en los tratamientos con temperaturas supraóptimas (35 y 40 °C) fue sobresaliente con respecto a las poblaciones del resto de las regiones de origen, dado que presentaron mayor acumulación de biomasa en la plántula, en sus diferentes estructuras morfológicas, salvo en el mesocótilo, estructura en la que tuvieron la menor acumulación de biomasa, en comparación con el resto de las poblaciones evaluadas; dichos resultados coincidieron con los de Hernández y Carballo (1997) al evaluar en invernadero la acumulación de biomasa en seis híbridos desarrollados para ambientes específicos (Trópico, Valles Altos y Bajío).

2.5.3.3. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo, calificación de la raíz y de la parte aérea de plántulas de de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

2.5.3.3.1. Longitud del mesocótilo

En términos generales, se observó que las mejores respuestas; es decir, el desarrollo de mesocótilos más largos, se presentaron en los tratamientos de temperatura óptima y subóptima, en los cuales las poblaciones de las tres regiones evaluadas tuvieron LMe con un intervalo de 10 a 15 mm en las subtropicales, 23 a 29 mm en las de origen frío y de 26 a 27 mm en las templadas. Una respuesta intermedia, se presentó en las 24 poblaciones cuando el tratamiento de temperatura fue equivalente a 35 °C, en el cual, se redujo la LMe (tomando como referencia la obtenida a 15 y 25 °C) en 51, 55 y 60 % en las poblaciones templadas, frías y subtropicales, respectivamente. Finalmente, cuando se aplicó la temperatura supraóptima extrema, la LMe fue severamente

afectada ya que la reducción fue proporcional a 73, 88 y 93 % correspondiendo a las poblaciones subtropicales, templadas y frías, respectivamente.

Las poblaciones templadas, cuyo origen corresponde a las razas Chalqueño, Cónico y mezclas entre ambas, tuvieron los mesocótilos más largos (LMe = 27 mm) entre las poblaciones de los diferentes orígenes ecológicos evaluados (Cuadro A-10, Cuadro A-11 y Cuadro A-12) a temperatura óptima (25 °C), tales resultados coinciden con los encontrados por Vargas (1966), quien menciona que dicha característica ha sido seleccionada por los agricultores que realizan siembras con humedad residual ya que entre más se alargue el mesocótilo, es probable que la emergencia del cultivo sea más exitosa, por lo que se considera que las poblaciones de esta región tienen una mayor capacidad (en comparación con las de otras regiones) de mitigar en cierta medida el efecto de la temperatura alta (> 35 °C). Pérez *et al.* (2000) al evaluar poblaciones de la raza Chalqueño del Valle de Chalco, encontró longitudes del mesocótilo mayores a 15 cm, 14 días después del establecimiento de la prueba de germinación, sin encontrar diferencias entre poblaciones, por lo que se demuestra que es posible que el parámetro de selección que toma en cuenta la LMe y la BMe sea importante para la subsistencia y correcto establecimiento de los maíces nativos.

Por su parte, las poblaciones de clima frío, principalmente pertenecientes a la raza Cónico, subraza Elotes Cónicos, y mezclas de Cónico con Cacahuacintle y Arrocillo, mostraron la segunda mayor LMe (23 mm) y las poblaciones del subtrópico, de la raza Tuxpeño (Tuxpeño norteño, según Ortega *et al.* 1991), mostraron las LMe más cortas de las tres regiones evaluadas, lo cual coincide con lo señalado por Vargas (1966) quien indicó que los materiales de origen subtropical generalmente desarrollan mesocótilos cortos, lo que se considera que es una reacción de la planta para enfrentar el estrés ocasionado por las altas temperaturas (condición en la que generalmente se desarrollan), prefiriendo destinar las reservas de energía contenidas en la semilla hacia la formación de raíces o de hojas que le permitan alcanzar la autosuficiencia en un periodo corto, además de tener bajo esas condiciones, tasas de establecimiento mayores.

En el caso de la LMe de las poblaciones de la región fría, éste no mostró diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos de temperatura baja y óptima, pero sí entre los tratamientos de temperaturas supraóptimas, en donde a 40 °C, la LMe se redujo drásticamente. En cuanto a la evaluación de los tratamientos de temperatura contrastante, en todos hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). A temperatura óptima las poblaciones sobresalientes de la región fría fueron Hgo2, Hgo9 y Hgo13 al tener los valores de LMe más altos; a temperatura subóptima fueron Hgo2, Hgo4 y Hgo5; a temperatura supraóptima sólo sobresalió Hgo11 y a temperatura supraóptima extrema las poblaciones Hgo2, Hgo4, Hgo13, Hgo14 y Hgo15 fueron las superiores, al tener una LMe por encima del promedio de todas las poblaciones de la región fría en esa condición térmica (2.0 mm).

De acuerdo con estos resultados podría considerarse que las poblaciones Hgo2, Hgo4 y Hgo13, poseen la cualidad de tener un buen desarrollo del mesocótilo bajo condiciones de temperatura contrastante, con un intervalo de LMe equivalente a 21-40 mm (a 15 °C), 26-32 mm (25 °C), 14-19 (35 °C) y de 3-5 mm (40 °C), característica que le puede facilitar a la plántula la emergencia del suelo.

En las poblaciones de la región templada los efectos de la temperatura óptima y subóptima sobre la LMe fueron estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$), en el caso de los efectos de las temperaturas supraóptimas y en cada uno de los tratamientos de temperatura, las poblaciones presentaron diferencias estadísticas significativas. Las poblaciones sobresalientes (por tener valores de LMe altos) en condiciones de temperatura óptima fueron Calpul, Tequex y Poxtla, en la temperatura subóptima de las seis poblaciones sólo StaCtaA fue estadísticamente diferente, teniendo, la LMe más corta (17 mm). A temperatura supraóptima, Poxtla, Tequex y Tlapala mostraron las mayores LMe, y sólo Poxtla sobresalió en condiciones de temperatura supraóptima extrema. La población StaCatA, tuvo el comportamiento más pobre en los cuatro tratamientos de temperatura, mientras que las poblaciones sobresalientes de la región templada fueron Poxtla y Tequex.

Las poblaciones de origen subtropical, aún cuando presentaron la menor LMe entre las regiones de origen evaluadas, fueron las menos afectadas por los diferentes tratamientos de temperatura al mostrar LMe estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$) entre las poblaciones y en las diferentes condiciones térmicas (15, 25 y 35 °C), salvo a 40 °C, donde sí hubo diferencias estadísticas entre poblaciones, siendo Tam3 la más afectada al presentar la menor LMe (2.0 mm).

La razón por la cual no hubo diferencias significativas en la LMe a 15, 25 y 35 °C se debió a que estas temperaturas resultaron favorables para que el proceso de germinación se realizara; sin embargo, cuando la temperatura se incrementó por encima de la temperatura a la que estos materiales están normalmente acondicionados, hubo un efecto térmico negativo sobre el crecimiento de la plántula, lo cual impidió el desarrollo de las diferentes estructuras morfológicas evaluadas, y por lo tanto, se generaron las diferencias en el comportamiento de la LMe.

2.5.3.3.2. Evaluación cualitativa de la raíz y de la parte aérea

La valoración del vigor en la parte aérea y la raíz de la plántula (Cuadro A-10, Cuadro A-11 y Cuadro A-12), se realizó mediante la asignación de una calificación utilizando una escala de 1 (bueno) a 5 (malo); esta evaluación cualitativa se llevó a cabo con la finalidad de complementar el estudio de la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula, encontrando relación entre ambas evaluaciones.

Entre regiones de origen, el efecto de las temperaturas causó diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) tanto en la parte aérea como en la raíz; del mismo modo, se encontraron diferencias estadísticas para CalRa y CalPa, ocasionadas por los tratamientos de temperatura. El mejor comportamiento, es decir, en el que se observó el desarrollo más vigoroso de la plántula (de las tres regiones de origen) fue el de temperatura óptima, seguido por las evaluaciones de temperatura a 15 y 35 °C, en donde el comportamiento fue intermedio y el más afectado se registró a temperatura supraóptima extrema.

En las poblaciones de la región subtropical se observó que la temperatura subóptima y supraóptima extrema, estadísticamente produjeron los mismos efectos negativos sobre las plántulas, siendo las responsables de las bajas CalRa y CalPa.

En las poblaciones de la región fría se encontró que tanto la CalRa como la CalPa fueron similares, indicando que el desarrollo tanto de la parte aérea como el de la raíz, fueron más vigorosos a 25 °C (CalRa= 1.9 y CalPa=2.8), seguido por las calificaciones a 35 °C, 15 °C y las más bajas a 40 °C (CalRa=4.4 y CalPa= 4.8). A 15° C, las poblaciones de esta región de origen mostraron el mejor desarrollo de la raíz; en la evaluación a temperatura óptima (Cuadro A-10), hubo diferencias estadísticas tanto para raíz (CalRa) como para parte aérea (CalPa), habiendo mayor variación en la primera que en la segunda. Las poblaciones que sobresalieron fueron Hgo1 (por su desarrollo vigoroso de la parte aérea), Hgo4 y Hgo8 (desarrollo radical vigoroso), y la menos vigorosa fue Hgo15, cuyas CalRa y CalPa (2.5 y 2.8, respectivamente) fueron las peores del grupo a 25 °C.

En temperaturas subóptima y supraóptimas, la raíz y la parte aérea fueron afectadas negativamente comparadas con el comportamiento a 25 °C; en la subóptima, en ambas estructuras hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre poblaciones; las poblaciones con mejor desarrollo considerando ambas calificaciones fueron Hgo3 y Hgo4, seguidas por Hgo5, Hgo8, Hgo9 y Hgo13, las cuales presentaron buen desarrollo de la raíz y Hgo2 de la parte aérea.

A temperatura supraóptima (35 °C), hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en ambas variables entre las poblaciones; bajo esta condición térmica no existió población alguna en la que coincidieran las mejores respuestas en las dos evaluaciones; en la raíz, Hgo4 mostró el mejor desarrollo mientras que Hgo7 y Hgo10 fueron las menos desarrolladas; en la parte aérea mostraron menor daño Hgo1 y Hgo13, mientras que Hgo5 fue la más afectada.

A temperatura supraóptima extrema (40 °C), el desarrollo fue severamente afectado, encontrando calificaciones mayores de 4.0 en ambas variables. Entre las poblaciones se encontraron diferencias estadísticas significativas en ambas variables; sin olvidar el

perjuicio que ocasionó la temperatura al desarrollo, el cual muestra que no hay termotolerancia, Hgo13 y Hgo15 fueron las menos afectadas y Hgo7 y Hgo9, las del extremo opuesto; en los cuatro casos considerando las dos variables.

En las poblaciones de la región templada se observó la misma tendencia que siguieron las poblaciones de clima frío en cuanto a la temperatura en que se presentaron las mejores CalRa y CalPa; sin embargo, estadísticamente hubo modificaciones en cuanto a la respuesta a los tratamientos de temperatura subóptima y supraóptima, ya que éstos produjeron los mismos efectos sobre el vigor de las plántulas. A temperatura subóptima, en la raíz, las poblaciones de origen templado mostraron el menor desarrollo, mientras que a 15 y 35 °C tuvieron el mismo desarrollo en la raíz pero estuvo más desarrollada la parte aérea a 35 que a 15 °C (aunque no hubo diferencias estadísticas).

Entre las poblaciones, a temperatura óptima, Calpul, Tequex, Poxtla y Tlapala mostraron mayor desarrollo que StaCatA y StaCatB, tanto en la calificación de la parte aérea como de la raíz. En la temperatura subóptima, Calpul y Poxtla presentaron mejor desarrollo en la raíz, mientras que StaCatB presentó mejor en la parte aérea. A temperatura supraóptima (35 °C), Tlapala presentó mejor desarrollo en ambas evaluaciones y Poxtla mejor en la raíz. A temperatura supraóptima extrema (40 °C) Poxtla sobresalió del resto al mostrar el mejor desarrollo en ambas variables.

En las poblaciones de origen subtropical el mayor vigor se observó en condiciones de temperatura óptima, seguido del vigor a temperatura supraóptima. Se encontró que el desarrollo más limitado ocurrió en la parte aérea en la temperatura subóptima, mientras que la raíz fue más afectada a 40 °C.

En la temperatura óptima, no hubo diferencias estadísticas significativas para CalRa, pero en la parte aérea Tam3 presentó menos vigor. A temperatura subóptima, la raíz de Tam3 tuvo menos vigor mientras que en la parte aérea no hubo diferencias entre poblaciones. A temperatura supraóptima, Tam3 presentó menor vigor. En temperatura supraóptima extrema Tam2 superó al resto en ambas evaluaciones.

2.6. CONCLUSIONES

El estudio de la germinación y la distribución de biomasa en la plántula expuesta a temperaturas contrastantes promovieron la expresión de la variabilidad genética para la termoestabilidad en las poblaciones maíz nativo de diferentes orígenes ecológicos que permitieron la identificación de poblaciones sobresalientes.

Las poblaciones sobresalientes por su acumulación de biomasa entre los diferentes tratamientos de temperatura fueron Hgo4, Hgo9, Hgo5 e Hgo11 de la región fría, Tlapala y Poxtla de la región templada y Tam1 y Tam2 de la subtropical.

2.7. BIBLIOGRAFIA

- Atkin, K. O., y M. G. Tjoelker. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* 8 (7): 343-351.
- Azcón-Bieto Y., y M. Talón. 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Ed. McGrawHill. España. 522 p.
- Bewley D. J. 1997. Seed germination and dormancy. *The plant cell* 9:1055-1066.
- Bewley, J. D., y M. Black. 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. Plenum Press. New York and London. 445 pp.
- Birch C.J., G. L. Hammer, y K. G. Rickert. 1998. Temperature and photoperiod sensitivity of development in five cultivars of maize (*Zea mays* L.) from emergence to tassel initiation. *Field Crops Research* 55:93-107.
- Chong C., B. B. Bible, y H. Y. Ju. 2001. Germination and emergence. *In*: Mohammad Pessarakli (ed.) *Handbook of Plant and Crop Physiology*. CRC Press.
- Desai B.B., P. M. Kotaha, y D. K. Salunkle. 1997. *Seed Handbook: Biology, Production, Processing, and Storage*. Marcel Dereck Inc. New York, Estados Unidos de América.
- Don, R. 2003. *ISTA Handbook on seedling evaluation*. International Seed Testing Association. Bassersdorf, CH-Switzerland.
- Dubey, R. S. 1999. Protein synthesis by plants under stressful conditions. *In*: M. Pessarakli (ed). *Handbook of Plant and Crop Stress*. Banaras Hindu University, Varanasi. India.

- Essemine, J., S. Ammar, y S. Bouzid. 2010. Impact of heat stress on germination and growth in higher plants: physiological, biochemical and molecular repercussions and mechanism of defense. *Journal of Biological Sciences* 10(6):565-572.
- Hasan, M. A., J. U. Ahmed, T. Hossain, M. M. Hossain, y M. A. Ullah. 2004. Germination characters and seed reserve mobilization during germination of different wheat genotypes under variable temperature regimes. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* 34 (3 y 4): 97-107.
- Hernández L. A., y A. C. Carballo (1997). Pruebas de germinación y vigor en semillas de maíz de diferentes aéreas de adaptación. *Agrociencia* 31(4):397-403.
- Hoogenboom G. 2006. Plant/Soil interface and climate change. *In*: Lal R., M. A. Price, M. J. Apps y J.S. Bhatti (eds.). *Climate Change and Managed Ecosystems*. CRC Press.
- Howarth, C. J. 2005. Genetic Improvements of tolerance to high temperature. *In*: Ashraf, M. y P. J.C. Harris (Eds.). *Abiotic Stresses Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches*, Howart Press Inc., New York.
- ISTA (International Seed Testing Association). 1985. International rules for seed testing. Rules 1985. *Seed Science Technology*. 13:299-335.
- Liverman M. D., y L. K. O'brien. 1991. Global warming and climate change. *Global Environmental Change* 351-364.
- López S. J. A., S. Castro N., C. Trejo L., M. del C. Mendoza C., y J. Ortiz C. 2004. Biomasa acumulada e intercambio gaseoso en maíz proveniente de semilla de diferente tamaño bajo humedad favorable y restringida. *Revista Internacional de Botánica Experimental (Phyton)* 73:243-248.
- Mayer A. M., y A. Poljakoff-Mayber. 1975. *The germination of seeds*. Pergamon Press. Oxford and New York. 192 pp.
- Murphy J. B., y T. L. Noland. 1982. Temperature effects on seed imbibition and leakage mediated by viscosity and membranes. *Plant Physiology* 69:428-431.
- Nonogaki H., G. W. Bassel, y J. D. Bewley. 2010. Germination-still a mystery. *Plant Science* 179: 574-581.
- Ortega, P. R. A., J. J. Sánchez G., F. Castillo G., y J. M. Hernández C. 1991. Estado actual de los estudios sobre maíces nativos en México. *In*: R. A. Ortega P., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H., M. Livera M. (eds). *Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México*. SOMEFI. Chapingo, México. pp: 161-185.

- Pérez, C. A., J. D. Molina G., y A. Martínez G. 2000. Adaptación a clima templado de una variedad de maíz tropical mediante selección masal visual estratificada. *Agrociencia* 34: 533-542.
- Ramos O, V. H., S. Castro N., J. A. López S., F. Briones E., y A. Huerta J. 2009. Impacto del estrés hídrico y la temperatura alta sobre plantas cultivadas: el caso del maíz (*Zea mays* L.) en Tamaulipas. *TURevista Digi.U@T* 3 (3) [Julio 2011]
- Reimer, R. 2010. Response of maize (*Zea mays* L.) seedlings to low and high temperature: association mapping of root growth and photosynthesis-related traits. Thesis of Doctor of Sciences. University Giessen, Zurich, Germany.
- Riley Graham J.P. 1981a. Effects of high temperature on the germination of maize (*Zea mays* L.). *Planta* 151:68-74.
- Riley Graham J.P. 1981b. Effects of high temperature on protein synthesis during germination of maize (*Zea mays* L.). *Planta* 151:75-80.
- Riley Graham J.P. 1984. Effects of high temperature on RNA-synthesis during germination of maize (*Zea mays* L.). *Plant Science Letters* 35(3):201-205.
- Rojas S., L. 1988. Comportamiento de la germinación y del vigor en semillas de maíz (*Zea mays* L.) de distinto origen genético sometidas a diferentes temperaturas y sustratos. Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Estudios Superiores-Cuautitlan. Cuatitlan Izcalli, Estado de México.
- Sikder S., M. A. Hasan, y M. S. Hossain. 2009. Germination characteristics and mobilization of seed reserves in maize varieties as influenced by temperature regimes. *Journal of Agriculture and Rural Development* 7(1/2), 51-56.
- Sikder S., y N. K. Paul. 2010. Study of influence of temperature regimes on germination characteristics and seed reserves mobilization in wheat. *African Journal of Plant Science* 4(10):401-408.
- Tollenaar, M., D.E. McCullough, y L. M. Dwyer. 1994. Physiological basis of genetic improvement of corn *In*: G.A. Slafer (ed.) *Genetic Improvement of Field Crops*. Marcel Dekker, Inc. N.Y. pp.183-236
- Vargas G. M. 1966. Influencia de la longitud del mesocótilo-coleóptilo en la emergencia de plántulas en maíz. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo México.
- Wellhausen, E. J., L. M. Roberts, E. Hernández X., y P. C. Mangelsdorf. 1951. Razas de Maíz de México. Su Origen, Características y Distribución. Secretaria de Agricultura y Ganadería–Oficina de Estudios Especiales. México, D. F. Folleto Técnico No. 5. 236 p.

CAPÍTULO III

ESTUDIO DE LA TERMOESTABILIDAD MEDIANTE LA PRUEBA DE LA ESTABILIDAD DE LA MEMBRANA CELULAR EN POBLACIONES DE MAÍZ NATIVO DE DIFERENTE ORIGEN ECOLÓGICO

3.1 RESUMEN

Considerando que en las plantas un número importante de funciones metabólicas son sensibles al estrés ocasionado por la temperatura alta (uno de los principales efectos provocados por el Cambio Climático) y que la adaptación de las plantas a esta condición térmica consiste en que el sistema de membranas celulares permanece funcional, se valoró la termoestabilidad, de 26 poblaciones de maíz (*Zea mays* L.) nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical) mediante la prueba de la estabilidad de la membrana celular utilizando un tratamiento de temperatura de 50 ± 1 °C sobre una muestra foliar de 12 mm de diámetro de la cuarta hoja ligulada. Entre las poblaciones evaluadas y aún dentro de regiones de origen hubo diferencias significativas en la variabilidad genética para la termoestabilidad, encontrando cinco poblaciones termotolerantes (Hgo1, Hgo11, Hgo12, Hgo15 y Tam2) de origen ecológico contrastante (frío y subtropical). Los resultados mostraron que la prueba de estabilidad de la membrana celular puede utilizarse como un índice biofísico-fisiológico que permite conocer la variabilidad genética entre poblaciones nativas de maíz; sin embargo, se considera necesario realizar pruebas complementarias como la evaluación del rendimiento en campo para la selección de genotipos termoestables. Se considera, que aunque el cambio climático puede causar estragos sobre las poblaciones de maíz nativo, en México existe el suficiente potencial genético para que esta especie pueda coexistir con las modificaciones climáticas presentes y futuras, además de existir la suficiente variabilidad genética para el desarrollo de materiales mejorados que aporten soluciones ante los problemas provocados por el fenómeno climático.

Palabras clave: *Zea mays* L., poblaciones nativas, membrana celular, termoestabilidad, Cambio Climático.

3.2 INTRODUCCIÓN

En el estudio realizado por Liverman y O'Brien (1991) sobre el cambio climático en México, se estimó que su impacto consistiría principalmente en incrementos sustantivos de la temperatura y la presencia de sequías extremas en la región del norte; efectos que en menor magnitud también afectarían negativamente a todo el territorio nacional, pero que en algunas zonas de mayor altitud el cambio en la temperatura permitiría la ampliación de la estación de crecimiento.

Se tiene conocimiento sobre los efectos negativos que puede ocasionar el cambio climático, especialmente el impacto de la temperatura alta sobre la agricultura, pero se han realizado pocos esfuerzos para conocer el efecto de este fenómeno sobre los cultivos de importancia para el país; tal es el caso del maíz, especie básica en la alimentación, cultivada en la mayor parte del territorio nacional, de valor económico, social, cultural y fuente de riqueza genética. Siendo México el centro de domesticación y diversificación de esta especie, la cual ha aportado la base para el desarrollo del gran negocio que es hoy, hasta ahora no existe el suficiente conocimiento y/o la estrategia para intentar mitigar el efecto del fenómeno climático sobre el maíz nativo del país.

Estudios sobre el cambio climático como el de Mercer *et al.* (2012) señalan las limitadas posibilidades de predecir el efecto de este fenómeno sobre las poblaciones de las diferentes razas de maíz en México, dado el pobre entendimiento de su evolución; sin embargo, Mercer y Perales (2010) señalan tres posibles rutas de adaptación ante el cambio climático: la plasticidad fenotípica, la evolución y el flujo de genes o extinción. Otros estudios como el de Eagles y Lothrop (1994) reconocen el potencial genético de las poblaciones de las razas clasificadas por Wellhausen *et al.* (1951), tales como Cacahuacintle, Palomero Toluqueño, Arrocillo Amarillo, Chalqueño y Cónico, cuya distribución geográfica está sobre los 2000 msnm, para tolerar condiciones ambientales adversas, aunque mencionan que su principal deficiencia es la pobre adaptación que presentan a las temperaturas altas; también, Wellhausen *et al.* (1951), Paterniani (1990) y Pérez *et al.* (2000) reconocen la riqueza genética y el potencial de las poblaciones del maíz tropical, principalmente aquellas del tipo tuxpeño; sin embargo,

aunque se conoce la capacidad y el potencial de las poblaciones nativas de las diferentes variantes de la diversidad del maíz expuestas a condiciones climáticas adversas, pocos estudios se han enfocado a conocer el efecto de las alteraciones climatológicas actuales sobre las poblaciones nativas.

Ante la evidencia del cambio climático y el impacto sobre la producción agrícola, en México se presenta una situación privilegiada donde para el caso de maíz la siembra con maíces nativos supera el 60 % (Luna *et al.*, 2012); por lo que el presente estudio se planteó valorar el comportamiento de algunas poblaciones nativas de origen ecológico contrastante (frío, templado y subtropical) ante el efecto de la temperatura alta.

Aunque existen diferentes metodologías para estudiar el efecto de la temperatura alta, la medición de la estabilidad de la membrana celular de las plantas es un índice de evaluación y selección que partiendo de la variación y el potencial genético de cada población para tolerar la temperatura alta (Sullivan, 1972; Blum y Ebercon, 1981; Blum, 1988; Ramos, 2007), permite contribuir al conocimiento del fenómeno e identificar genotipos sobresalientes.

Se colectaron muestras de semilla de 26 poblaciones de maíz nativas provenientes de tres regiones con diferente condición ecológica de México (fría, templada y subtropical) para obtener plantas en etapa vegetativa y someterlas a pruebas de estabilidad de la membrana celular con el objetivo de valorar su nivel de termoestabilidad, mediante la respuesta fisiológica y biofísica del tejido foliar de la planta a la incidencia de la temperatura alta.

Con el uso de estas pruebas se espera valorar la tolerancia al calor de las poblaciones de maíz, considerando su respuesta de acuerdo a un patrón geográfico ecológico, así como la posibilidad de identificar genotipos tolerantes a temperaturas altas que puedan ser incluidas en la base genética germoplásmica de un programa de mejoramiento genético para termotolerancia.

3.2.1. Objetivo general

Valorar la termoestabilidad de poblaciones de maíz nativo de México de diferente origen ecológico: frío, templado y subtropical.

3.2.2. Objetivos específicos

Evaluar la utilidad de la prueba de la estabilidad de la membrana celular como un índice fisiológico-biofísico de selección para termoestabilidad.

Valorar la termoestabilidad de las plantas en estado vegetativo de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical).

Clasificar y seleccionar con base en su termoestabilidad, poblaciones de maíz nativo termotolerantes, para su incorporación en programas de mejoramiento genético.

3.2.3. Hipótesis

Dada la variación genética de las poblaciones de maíz nativo de México, la prueba de estabilidad de la membrana celular permite conocer la expresión diferencial de termoestabilidad, facilitando con ello la clasificación y selección de las poblaciones dentro y entre los diferentes orígenes ecológicos de las poblaciones.

Las diferencias termoestables entre poblaciones de maíz nativo permiten hacer selección para tolerancia a temperaturas altas, inclusive dentro de las regiones de origen evaluadas

3.3 REVISIÓN DE LITERATURA

La temperatura y la precipitación pluvial (disponibilidad de agua) son los factores del ambiente más importantes en la producción de los cultivos; la temperatura es un componente climático determinante para la producción agrícola y es considerado como uno de los principales factores que determinan los límites de las áreas de producción mundial y según Christiansen y Lewis (1982) sus fluctuaciones provocan entre 60 y 80 % de la variación en la producción de los cultivos. Chen *et al.* (1982) consideran al

estrés por temperaturas altas (>35 °C) como el mayor factor limitante de la productividad y la adaptación de los cultivos, especialmente cuando dichas temperaturas coinciden con estadios críticos del desarrollo de la planta.

Desde los puntos de vista fenológico y fisiológico, una de las respuestas de las plantas ante temperaturas altas es la reducción de la duración de las etapas del ciclo biológico del cultivo y la disminución del tamaño de sus órganos, lo cual repercute desfavorablemente en el rendimiento (Hall, 1992).

El marchitamiento, la desecación y el enrollamiento de las hojas o en algunos cultivos, la abscisión de las mismas, son indicadores del daño por temperaturas altas. Durante su crecimiento y desarrollo, las plantas pueden evitar ser afectadas mediante mecanismos como el incremento en la tasa transpiratoria, alta reflectancia foliar o que el dosel foliar esté diseñado para resistir mayores temperaturas (McDaniel, 1982). Las temperaturas altas alteran los constituyentes celulares y los procesos metabólicos (Sung *et al.*, 2003). De acuerdo con Ellwanger *et al.* (1973) y Salvucci *et al.* (2001), el proceso metabólico más sensible es la fotosíntesis, debido a que se inhibe la activación de la Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO), la cual ha sido identificada como uno de los más importantes componentes del aparato fotosintético (Sinsawat, 2004; Salvucci *et al.*, 2001); dependiendo del origen y la intensidad del calor, la actividad fotosintética puede ser dañada permanentemente o bien restablecerse y volver a su estado normal (Karim *et al.*, 2000); la magnitud del efecto se refleja reduciendo la acumulación de biomasa (Crafs-Brandner y Salvucci, 2002). Otros procesos metabólicos afectados son la respiración, el transporte de electrones y la división y el alargamiento celular (Ellwanger *et al.*, 1973).

A nivel celular, temperaturas mayores a 40 °C ocasionan desnaturalización irreversible de las enzimas, cambios en las propiedades biofísicas de la membrana y modificaciones de su estructura y composición, lo que resulta en la alteración de su permeabilidad y provoca la pérdida de solutos; es decir, de electrolitos y componentes de la savia celular (McDaniel, 1982).

La membrana celular es la capa protectora que mantiene la organización interna de la célula; su función es regular el consumo de energía durante el transporte de electrolitos y mantener la diferencia de concentración de éstos, dentro y fuera de la célula (Liu *et al.*, 2003).

La membrana celular está compuesta por lípidos (principalmente fosfolípidos) y proteínas (con regiones hidrofóbicas e hidrofílicas); su estructura provista de una bicapa lipídica en la cual se encuentran embebidas las proteínas, las cuales pueden pasar a través de la bicapa o bien, estar insertadas hacia el citoplasma o hacia el exterior de la célula (Childs, 1995). La bicapa lipídica se vuelve más permeable cuando la temperatura aumenta por encima de la óptima, lo que provoca la salida de electrolitos a través de la membrana. Estos cambios constituyen la respuesta inicial de las células vegetales ante un estrés por calor; por lo tanto, la capacidad de registrar los cambios en la permeabilidad de la membrana permitiría evaluar la influencia de dicho estrés sobre las poblaciones vegetales (Tadeo, 2000; Blum, 1988).

La pérdida de electrolitos tales como azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos y proteínas, entre otros solutos (componentes de la savia celular) ha sido documentada para diferentes tejidos, especies y estrés térmicos (McDaniel, 1982); sin embargo, cuando se comparan diferentes especies, se presenta variación para la sensibilidad a la temperatura, debido a las características específicas de los lípidos que conforman la membrana celular de cada especie, los cuales presentan diferentes tasas de saturación de los ácidos grasos, siendo esto un factor importante en la estabilidad de la membrana ante las temperaturas altas (Blum, 1988).

Una de las primeras y más utilizadas formas de valorar el daño por temperatura en las plantas ha sido medir la liberación de electrolitos mediante métodos conductimétricos que estiman la estabilidad de la membrana celular; dicha prueba fue desarrollada por Sullivan (1972) para evaluar la tolerancia al calor y a la sequía, utilizando un método de conductimetría en muestras foliares pequeñas. El método consiste en medir por conductimetría las tasas de liberación de solutos por segmentos de tejido foliar que son

expuestos a tratamientos de temperatura elevada ($> 40\text{ }^{\circ}\text{C}$), para ser comparados con un testigo que se mantiene a temperatura ambiente.

Sullivan (1972) describe el método de la siguiente manera:

La tolerancia a temperaturas altas se evalúa mediante la medición de conductimetría eléctrica como prueba del estado de la membrana celular en muestras de tejido foliar. Las muestras de tejido foliar consisten de círculos de 12 mm de diámetro, que se cortan con un sacabocados y se ponen en un tubo de ensaye.

Posteriormente, las muestras se lavan con agua deionizada por dos o tres horas, con al menos cuatro cambios de agua. El lavado es importante para eliminar las células dañadas por el corte y los electrolitos fácilmente difusibles. Al final del lavado, el agua se elimina dejando sólo la suficiente para mantener los círculos foliares húmedos durante el tratamiento de calor. Los tubos se cubren con una película plástica y se ponen en "Baño María" durante una hora, a $48\text{ }^{\circ}\text{C}$. Una muestra duplicada se deja como testigo, a temperatura ambiente.

Después del tratamiento de temperatura alta, a cada tubo se le agrega 30 ml de agua deionizada y se dejan en reposo durante 18 a 24 horas en una incubadora a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Al día siguiente, todos los tubos (los tratados con calor y los testigos) se sumergen en agua a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ para alcanzar el equilibrio con la temperatura ambiente; posteriormente, los electrolitos liberados del tejido foliar se miden con un conductímetro sumergiendo el electrodo dentro de cada tubo.

Después de realizada la primera medición de la conductividad, los tubos se cubren con plástico y las muestras se someten a un ciclo de autoclave durante 5 a 10 minutos o se ponen a hervir hasta que el agua en los tubos alcanza $90\text{ }^{\circ}\text{C}$, con el fin de matar el tejido foliar y provocar la liberación total de los electrolitos de las células en la solución en la que se sumergió.

Se espera a que los tubos alcancen la temperatura de $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ y nuevamente se mide la conductividad.

Para conocer el daño de la membrana celular, Sullivan (1972) desarrolló la siguiente fórmula:

$$\% \text{ DE DAÑO} = \{ [1 - (T_1 / T_2)] / [1 - (C_1 / C_2)] \} * 100$$

Donde: T se refiere al valor de conductividad en la muestra sometida al tratamiento de temperatura alta y C al valor de conductividad en la muestra del testigo; los subíndices 1 y 2 representan los valores de conductividad inicial y final, respectivamente.

Puede ser necesario realizar pruebas previas con diferentes temperaturas para encontrar el tratamiento de temperatura que cause 50 % del daño a las membranas; dado que se conoce que un daño celular de 50 % es el punto de mayor sensibilidad.

Blum (1988) señala que la prueba debe ser preferentemente realizada con plantas sometidas a altas temperaturas por un periodo de al menos 24 horas, para permitir que la planta desarrolle mecanismos de aclimatación; por ejemplo: de 34 a 40 °C en maíz, sorgo, mijo y arroz; de 49 a 50.5 °C en soya (Martineau *et al.*, 1979; Chen *et al.*, 1982) y de 30 a 32 °C en cultivos de grano pequeño; sin embargo, si el ambiente en el cual se desarrollan las plántulas presenta condiciones de temperaturas altas, éstas pueden estar suficientemente aclimatadas y ser utilizadas para realizar la prueba.

El muestreo del tejido foliar debe ser estandarizado entre los genotipos a evaluar, de acuerdo a la edad de la planta y a la posición de inserción de la hoja con respecto al tallo en todos los materiales evaluados (Blum, 1988); el tamaño de la muestra puede variar, aunque generalmente, está en función de las dimensiones de los tubos de ensaye. Blum y Ebercon (1981) utilizaron muestras circulares de tejido foliar de 12 mm de diámetro y Ramos (2007) utilizó muestras circulares de 10 mm de diámetro.

Bajji *et al.* (2001) aplicaron la prueba de estabilidad de la membrana celular para evaluar la tolerancia al estrés hídrico en trigo duro; encontraron que la liberación de electrolitos está influenciada por la posición de la hoja en la planta así como por la edad de; minimizaron el error experimental al usar la hoja de reciente maduración. Encontraron también que el lavado de las muestras debe realizarse durante los primeros 15 minutos posteriores a su colecta, ya que en este tiempo se remueve la

mayor parte de los electrolitos liberados al momento del corte, y es suficiente para eliminar los solutos de la superficie foliar, las células dañadas debido al corte y los solutos contenidos en los espacios intercelulares. Shanahan *et al.* (1990) recomiendan realizar el lavado durante los primeros 60 a 90 minutos después de obtener las muestras de tejido.

Para cada genotipo a evaluar, deben obtenerse muestras por duplicado, una para aplicar el tratamiento de temperatura alta y la otra como testigo, a temperatura ambiente. Para cada genotipo se recomiendan 5 repeticiones, pero debe considerarse la uniformidad de las plantas. Aunque el nivel de temperatura se ha especificado para varios cultivos, es deseable establecer una temperatura específica para el material vegetal que se va a evaluar, realizando pruebas a temperaturas entre 32 a 54 °C, intervalo razonable para la mayoría de los cultivos. Algunos investigadores hicieron estudios sobre qué temperatura usar: Blum y Ebercon (1981) señalan que entre 38 y 44 °C permiten detectar diferencias en el comportamiento de los genotipos de trigo evaluados. Agarie *et al.* (1995) encontraron que 42 °C en arroz, es la temperatura adecuada. Sullivan (1972) recomienda el uso de tratamientos de temperatura de 48 °C, durante una hora, para medir la estabilidad de la membrana celular en sorgo. Castro (2010, *comunicación personal*) utilizó la prueba en genotipos de maíz tropical y menciona que 50 °C y en algunos casos hasta 60 °C pueden ser aplicados a materiales mejorados para que haya respuesta significativa de la prueba de estabilidad de la membrana celular.

Blum y Ebercon (1981) al estudiar dos cultivares de trigo israelí a 65 días después de la emergencia, encontraron daños en la membrana celular menores a 10 % con la aplicación de 32 °C de temperatura, y próximos al 100 % a partir de 48 °C; también, estos autores informan que en trigo duro, el daño de la membrana celular varió de 14.8 % hasta 77 %. Agarie *et al.* (1995) concluyeron que la estabilidad de la membrana celular evaluada mediante el método de conductimetría es útil como prueba de tolerancia al calor y a la sequía en arroz. Shanahan *et al.* (1990) evaluaron la termoestabilidad de la membrana celular con el método de Sullivan (1972) en ocho genotipos de trigo durante dos años; en 1985, el daño de la membrana celular varió de

29 a 84 % y en 1986 varió de 41 a 86 %; determinando que los genotipos se comportan en forma diferente a través de los años. Ramos (2007) estudió la respuesta a la temperatura alta determinando el daño de la membrana celular mediante la cuantificación de electrolitos liberados de la cuarta hoja ligulada de plantas de 28 poblaciones de maíz nativo del estado de Tamaulipas, sometidas a estrés por calor; encontraron que el daño en la membrana celular varió entre 2.9 y 32.4 %, con un promedio de poblaciones de 11.9 %; menciona que el daño de la membrana celular puede ser un criterio adecuado en la selección inicial de gran cantidad de genotipos de maíz con características de tolerancia a calor, como la primera etapa de un programa de mejoramiento genético para este fin.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

La prueba de la estabilidad de la membrana celular se realizó durante el ciclo de cultivo primavera-verano 2011. Las plantas crecieron en un invernadero del Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Genética. La aplicación del tratamiento de temperatura alta y las lecturas conductimétricas se realizaron en el Laboratorio de Química de Suelos del Programa de Edafología, ambas infraestructuras del Campus Montecillo, del Colegio de Postgraduados, ubicado en Montecillo, Texcoco, Estado de México.

3.4.1. Material Vegetal

La evaluación se realizó con 26 poblaciones nativas de maíz originarias de tres regiones ecológicas de México (frío, templado y subtropical).

Las poblaciones de origen frío (Cuadro 5) fueron colectadas en cinco comunidades de cuatro municipios del Estado de Hidalgo, con variación altitudinal de 2745 a 2910 msnm, cuya temperatura media anual que varía entre 12.1 °C a 19 °C, y con una precipitación pluvial anual de 450 a 951 mm. Las poblaciones colectadas, de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951) corresponden a las razas Cónico, Elotes Cónicos, Cacahuacintle, y variantes intermedias de Cónico-Arocillo y Cónico-Cacahuacintle. Se

presentó variación en el color de grano, siendo predominante el color blanco, aunque hubo grano azul, amarillo y pinto.

De las poblaciones de origen templado (Cuadro 5), cinco fueron de cuatro municipios del Estado de México, y una del municipio de Calpulalpan, estado de Tlaxcala; la variación en altitud presentó un intervalo de 2260 a 2700 msnm, con una temperatura medial anual de entre 13.2 y 15.6 °C con una precipitación pluvial anual de entre 645 a 850 mm. El origen, según Wellhausen *et al.* (1951) fue predominante de la raza Chalqueño, aunque también hubo un Cónico y variantes intermedias de Chalqueño-Cónico, incluyendo poblaciones de grano blanco y azul.

Las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 5) fueron colectadas en cinco municipios del estado de Tamaulipas, localidades ubicadas a alturas entre 143 y 1117 msnm, con temperatura medial anual de 18 a 23.9 °C y precipitación pluvial de entre 700 a 800 mm, siendo de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951), de la raza Tuxpeño (Tuxpeño Norteño, Ortega *et al.*, 1991) y todas de grano blanco.

3.4.2. Crecimiento de las plantas

El experimento se condujo bajo condiciones de invernadero; como macetas se utilizaron bolsas de poliestireno de cuatro litros de capacidad y “tezontle” como sustrato. Para tener mejor manejo de las poblaciones, se establecieron dos fechas de siembra, la primera el 7 de mayo de 2011 y la segunda ocho días después. En cada fecha de siembra se establecieron cinco macetas de cada población, colocando cuatro semillas en cada una, con la finalidad de asegurar el establecimiento de dos plantas; se realizó el aclareo de las plántulas 15 días después de la siembra y 10 días después de la siembra se aplicó la fertilización que consistió en 6 g de urea (46-00-00) por maceta.

Las plantas crecieron en un ambiente con temperatura media de 32/16 °C día/noche y una intensidad de radiación de 370 $\mu\text{M}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, según mediciones en un datalogger WatchDog, serie 450.

Cuadro 5. Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.

Región Ecológica	Población	Localidad de origen	Altitud (msnm)	T° (°C)	PP (mm) Prom Anual	Raza	Color del grano
Fría	Hgo1	Nopalillo, Epazoyucan, Hgo.	2842	17	450	Cónico	Blanco
	Hgo2	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.	2858	14	650	Cónico	Azul
	Hgo3	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo4	El Susto, Singuilucan, Hgo.	2806			Elotes Cónicos	Azul
	Hgo5	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo6	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo7	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cacahuacintle	Blanco
	Hgo8	La Presa, Tecozautla, Hgo.	2745			17	517
	Hgo9	La Presa, Tecozautla, Hgo.		Cónico-Arrocillo	Amarillo		
	Hgo10	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.	2910	12.1	951	Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo11	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Arrocillo	Blanco
	Hgo12	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo13	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Elotes Cónicos	Azul
	Hgo14	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Pinto
	Hgo15	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Azul
Templada	StaCatA	Sta. Catarina del Monte, México	2700	13.2	750	Chalqueño-Cónico	Blanco
	StaCatB	Sta. Catarina del Monte, México				Chalqueño-Cónico	Azul
	Calpul	Calpulalpan, Tlaxcala	2580	14.0	645	Cónico	Blanco
	Tequex	Tequexquináhuac, México	2480	14.2	715	Chalqueño	Azul
	Poxtla	Ayapango, México	2550	15.6	850	Chalqueño	Azul
	Tlapala	Tlapala, Chalco, México	2260	15	850	Chalqueño	Blanco
Subtrópical	Tam1	Cd. Hidalgo, Tamaulipas	400	22.5	700	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam2	Cd. Victoria, Tamaulipas	321	23.9	750	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam3	Cd. Ocampo, Tamaulipas	340	23	800	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam4	Tula, Tamaulipas	1117	18	700	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam5	Padilla, Tamaulipas	143	22.9	700	Tuxpeño Norteño	Blanco

msnm = metros sobre el nivel del mar; T°=Temperatura media anual en grados Celsius; PP= precipitación media anual en milímetros.

3.4.3. Toma de muestras de tejido foliar

Dada la diferente tasa de desarrollo de las poblaciones, las muestras de tejido foliar se obtuvieron en fechas distintas; o sea, una vez que las plantas presentaron la cuarta hoja ligulada. La toma de muestras se realizó entre las 7:00 y 8:00 h del día.

De cada una de las dos plantas de cada maceta se obtuvo una muestra de tejido de la cuarta hoja ligulada; del par de muestras, una fue utilizada para exponerla al tratamiento de temperatura alta (50 ± 1 °C) y la otra para mantenerla a temperatura ambiente (testigo). Cada muestra foliar se obtuvo del tercio apical de la hoja, haciendo un corte circular de 12 mm de diámetro con la ayuda de un sacabocados, para inmediatamente colocarla en un tubo de ensaye de plástico, previamente lavado, desinfectado, secado y etiquetado, al cual se le agregó 2 ml de agua deionizada, para evitar la desecación de la muestra; enseguida fue sellado con una película plástica (GLAD Press'n Seal) para evitar la entrada de partículas extrañas.

Las muestras fueron trasladadas inmediatamente al laboratorio de Química de Suelos para la aplicación del tratamiento de temperatura alta y realizar las correspondientes mediciones de conductancia.

3.4.4. Estandarización de las muestras

En el laboratorio, las muestras foliares se lavaron con agua deionizada tres veces, por 10 minutos cada vez, para eliminar las posibles partículas extrañas adheridas en la superficie foliar y los electrolitos liberados a causa del daño provocado por el corte. Terminado el proceso de lavado se eliminó completamente el agua del tubo para agregarle 2 ml de agua deionizada a cada uno, para evitar la deshidratación del tejido.

3.4.5. Aplicación del tratamiento de temperatura

Los tubos provenientes de cada maceta se separaron en dos grupos y cada uno se colocó en una gradilla diferente; los tubos de las muestras testigo se mantuvieron a temperatura ambiente (22 ± 1 °C) y al otro grupo se les aplicó el tratamiento de temperatura alta extrema, para lo cual se colocaron en "Baño María" a 50 ± 1 °C

durante 60 minutos, cuidando que el tejido foliar siempre permaneciera sumergido en el agua.

Después de aplicado el tratamiento de temperatura alta, a cada tubo, tanto del grupo de testigos como del grupo del tratamiento, se le agregó 20 ml de agua deionizada; así, los tubos se dejaron en reposo por 2 h.

3.4.6. Toma de datos

Pasado el tiempo de reposo (2 h) y una vez que la temperatura de la solución se equilibró con la del ambiente se realizó la primera lectura conductimétrica en ambos grupos (testigo y tratamiento), introduciendo en cada tubo el electrodo de un conductímetro Modelo 09-325-360 Fisher Brand; la lectura se expresó en $\mu\text{S}/\text{cm}$. Esta primera lectura permite conocer la termoestabilidad inmediata de las poblaciones, al comparar los datos de la conductividad del tratamiento de temperatura alta con las del testigo de cada población.

Después de la primera lectura conductimétrica, todos los tubos se sellaron con película plástica y se dejaron reposar por 24 horas a temperatura ambiente. Pasado el reposo, se realizó la segunda lectura de conductividad en todas las muestras. Posteriormente, con el objetivo de inducir la liberación total de los electrolitos del tejido foliar, todos los tubos (tratamiento y testigo) se sometieron a temperatura y presión altas utilizando una olla exprés durante 25 minutos, a 25 libras por pulgada cuadrada (PSI). Nuevamente las muestras se dejaron en reposo por dos horas para que llegaran a equilibrarse con la temperatura ambiente y se realizó la tercera lectura de conductividad eléctrica.

3.4.7. Variables estimadas para la determinación de la termoestabilidad

3.4.7.1. Variabilidad genética por diferencias conductimétricas en cada tiempo de evaluación

Se obtuvieron las diferencias conductimétricas en cada tiempo de evaluación considerando que en el mismo tiempo de evaluación (2 h, 24 h y final) se presentan distintos valores en la conductividad de la muestra tratada con temperatura alta y la

conductividad de la muestra mantenida a temperatura ambiente y que estas diferencias indican la sensibilidad del tejido foliar de cada población ante el estrés por calor.

Se utilizaron las tres lecturas conductimétricas obtenidas en los diferentes tiempos de evaluación para calcular las siguientes diferencias conductimétricas:

Diferencia conductimétrica a las 2 horas de evaluación (dif2h): En cada población se calculó por sustracción entre la conductividad de la muestra foliar sometida a temperatura alta extrema (tratamiento) y la conductividad de la muestra de la misma población que se mantuvo a temperatura ambiente (testigo), dos horas después del tratamiento de temperatura

Diferencia conductimétrica a las 24 horas de evaluación (dif24h): En cada población se calculó por sustracción entre la conductividad de la muestra foliar sometida a temperatura alta extrema (tratamiento) y la conductividad de la muestra de la misma población que se mantuvo a temperatura ambiente (testigo), 24 horas después del tratamiento de temperatura

Diferencia conductimétrica final (DifFinal): En cada población se calculó por sustracción entre la lectura conductimétrica realizada en la muestra foliar del tratamiento de temperatura alta extrema y el testigo, después de que ambos tejidos se sometieron a temperatura alta (>100 °C) y presión alta (25 PSI), en la olla exprés. Las diferencias conductimétricas reflejaron el comportamiento de la membrana celular al comparar la cantidad de solutos liberados por efecto del tratamiento de temperatura alta, en relación con el testigo; entonces, si la diferencia conductimétrica encontrada fue pequeña significa que el tejido foliar fue menos afectado por el estrés causado por la temperatura alta, mientras que si esta diferencia fue alta, el tejido foliar fue altamente afectado.

3.4.7.2. Determinación de variabilidad genética por daño a la membrana celular (DMC)

El daño a la membrana celular (DMC), expresado en porcentaje, para cada muestra foliar, se calculó de acuerdo a la expresión matemática desarrollada por Sullivan (1972):

$$DMC = \{ [1 - (T_{in} / T_{fin})] / [1 - (C_{in} / C_{fin})] \} * 100$$

Donde:

T_{in} y T_{fin} fueron las lecturas conductimétricas obtenidas al inicio y al final, en las muestras foliares sometidas al tratamiento de temperatura alta extrema.

C_{in} y C_{fin} fueron las lecturas conductimétricas obtenidas al inicio y al final, en las muestras foliares mantenidas a la temperatura ambiente.

Utilizando las lecturas conductimétricas obtenidas en los diferentes tiempos y adaptando la expresión matemática de Sullivan (1972) a los objetivos de esta investigación, se calcularon los siguientes porcentajes de DMC (Figura 11):

- a) **DMC Total:** En porcentaje, se obtuvo sustituyendo en la ecuación matemática la conductividad obtenida tanto de la muestra expuesta al tratamiento de temperatura alta (50 ± 1 °C) como en el testigo, a las 2 horas de evaluación, así como la lectura conductimétrica obtenida al final de la prueba; es decir, después de la muerte del tejido en la olla exprés.
- b) **DMC Letal:** En porcentaje, se obtuvo sustituyendo en la ecuación matemática la conductividad obtenida tanto de la muestra expuesta al tratamiento de temperatura alta (50 ± 1 °C) como en el testigo, a las 24 horas de evaluación, así como la lectura conductimétrica obtenida al final de la prueba.
- c) **DMC 24 horas:** En porcentaje, se obtuvo por diferencia del DMC Total y el DMC Letal.

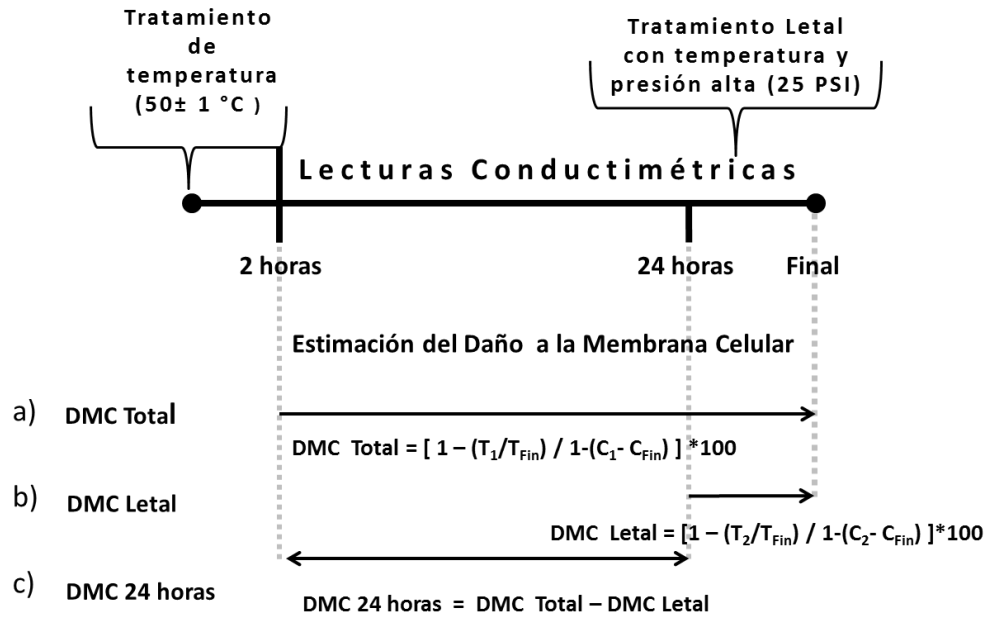


Figura 11. Estimación del daño a la membrana celular (DMC) mediante la adaptación de la expresión de Sullivan (1972): a) DMC_{Total}= Daño de la membrana celular total; DMC_{Letal}=Daño de la membrana celular letal; DMC_{24h}=Daño de la membrana celular a las 24 h de aplicado el tratamiento, en tejido foliar de la cuarta hoja ligulada de plántulas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

3.4.8. Análisis de datos

Con los valores de las diferencias conductimétricas y los del daño a la membrana celular en los diferentes tiempos de evaluación se realizaron análisis de varianza bajo el diseño de completamente al azar con 10 repeticiones. La fuente de variación para poblaciones se dividió en regiones para la clasificación de origen ecológico y poblaciones dentro de cada región; asimismo, se aplicaron pruebas de medias Tukey, con ayuda del software SAS 8.1 (2000).

Con base en las diferencias conductimétricas y los porcentajes de DMC, se propuso una clasificación de la termoestabilidad de las poblaciones de maíz nativo, considerando su origen ecológico.

3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.5.1. Valoración de la termoestabilidad de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico mediante la prueba de conductividad eléctrica

La prueba de conductividad eléctrica (PCE) es usada para evaluar el vigor de las semillas al cuantificar los electrolitos liberados durante su imbibición. En tejidos foliares la PCE ha sido poco documentada, aunque también se considera de gran utilidad para medir la liberación de electrolitos de tejidos expuestos a diferentes condiciones de temperatura, ya que con su cuantificación y análisis se puede valorar la diversidad genética de las poblaciones, en cuanto a la termoestabilidad de sus membranas celulares.

En el tejido foliar de las plantas de maíz tratadas con temperatura alta extrema (50 ± 1 °C) se encontró que entre las 26 poblaciones de maíz nativo en estudio, los valores de conductividad eléctrica promedio de poblaciones a las 2 h después de aplicado el tratamiento de temperatura fluctuó entre 8.6 y 17.6 $\mu\text{S}/\text{cm}$, y a las 24 h, los valores de conductividad oscilaron entre 21.3 y 30.8 $\mu\text{S}/\text{cm}$; se aprecia que en el lapso de 24 horas, la conductividad se incrementó, 13 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en promedio de todas las poblaciones, manteniéndose, la amplitud del intervalo en 9 $\mu\text{S}/\text{cm}$, en los dos tiempos de evaluación. La conductividad final; es decir, después de la muerte y consecuente colapso del tejido, tuvo una variación estadísticamente no significativa ya que su fluctuación fue de sólo 2 $\mu\text{S}/\text{cm}$, y fluctuó en el intervalo de 28.8 y 30.8 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (datos no presentados); es interesante observar que en esta variable sólo el valor inferior de conductividad cambió (en 7.5 $\mu\text{S}/\text{cm}$) con relación al valor inferior obtenido a las 24 horas, y se mantuvo constante el valor superior del intervalo, lo que indica que algunas poblaciones, a las 24 h después de aplicado el tratamiento de temperatura alta, habían liberado todos los electrolitos, contenidos en el interior de las células. Este hecho se considera que estuvo más asociado con la cantidad de solutos de la población *per se* que con el efecto de la temperatura alta aplicada al tejido foliar.

En las muestras de hoja de las 26 poblaciones que se mantuvieron a temperatura ambiente (testigos) no se encontraron diferencias significativas en la evaluación de las

2 h ni en las de las 24 h, pues los valores de los intervalos fluctuaron entre 1.4 y 2.2 $\mu\text{S/cm}$ (0.8 $\mu\text{S/cm}$), y entre 1.7 y 2.7 $\mu\text{S/cm}$ (1 $\mu\text{S/cm}$), correspondientemente (datos no presentados); en el caso de la conductividad final se tuvo la mayor variación de todas las evaluaciones, pues osciló entre 27.9 y 43.2 $\mu\text{S/cm}$ (15.3 $\mu\text{S/cm}$), respondiendo de acuerdo a lo esperado, pues estos tejidos no sufrieron el agobio de la temperatura alta; en esta variable, las poblaciones Hgo1 (43.2 $\mu\text{S/cm}$) y Tam1 (38.28 $\mu\text{S/cm}$) liberaron significativamente la mayor cantidad de electrolitos comparadas con el resto de las poblaciones, lo cual estuvo asociado con el mayor contenido de solutos que pudieron liberar estas poblaciones.

Es posible notar que en las muestras testigo evaluadas a las 2 h y a las 24 h se liberó una mínima cantidad de solutos en todas las poblaciones, indicando con ello que bajo un ambiente de temperatura no agobiante, la membrana celular se mantiene estable y funcional, tal como lo señalan Aparecida *et al.* (2006), quienes evaluaron la estabilidad de la membrana celular en semillas almacenadas de dos híbridos comerciales de maíz, y encontraron valores de conductividad eléctrica de 14 y 10 $\mu\text{S/cm}$; estos estudios los complementaron con pruebas de germinación y vigor y concluyeron que dichas semillas tuvieron alta calidad fisiológica así como alta funcionalidad de las membranas celulares. En contraste, en el presente estudio el tejido foliar de las poblaciones bajo el tratamiento de temperatura alta extrema reflejó un considerable daño en la estructura de la membrana, principalmente el mostrado a las 24 horas después de aplicado el tratamiento, donde se tuvo el mayor valor de conductividad eléctrica (de 21.3 hasta 30.8 $\mu\text{S/cm}$); sin embargo, se observó que hubo respuesta diferencial entre las poblaciones en estudio. La medición conductimétrica de la liberación de electrolitos en las poblaciones y la variación detectada entre ellas, da pauta para ser caracterizadas y valoradas por su tolerancia o susceptibilidad ante el agobio por alta temperatura, por lo que esta metodología podría servir como un índice primario de la estabilidad de la membrana celular, útil para hacer selección cuando se tiene un alto número de poblaciones.

3.5.1.1. Variabilidad genética de la termoestabilidad determinada por diferencias conductimétricas en diferentes tiempo de evaluación

La comparación entre la conductividad eléctrica de las muestras de tejido foliar tratado con temperatura alta y las que se mantuvieron a temperatura ambiente en cada tiempo de evaluación, permite hacer valoraciones de la capacidad de respuesta al estrés por calor en cada población y en su caso, conocer la variabilidad genética para este carácter entre las poblaciones en estudio.

De esta manera, las diferencias entre los valores de conductividad eléctrica de las muestras foliares sometidas a temperatura alta extrema y los de las muestras testigo a las 2 horas (dif2h) y a las 24 horas (dif24h) reflejaron la termoestabilidad de la membrana celular de cada población. Dado que las lecturas conductimétricas obtenidas en la muestra foliar mantenida a temperatura ambiente mostraron valores bajos de conductividad eléctrica y significativamente iguales entre las poblaciones (datos no mostrados), entonces, las respectivas diferencias son evidencia del daño sufrido por el tejido expuesto a temperatura alta, donde, dependiendo del tiempo de evaluación, las diferencias conductimétricas altas expresan termosensibilidad y las diferencias bajas expresan termotolerancia. El cálculo de las diferencias conductimétricas finales (difFinal) permitió conocer la concentración de solutos propia de cada población y la variabilidad genética entre poblaciones; sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$).

En el Cuadro 6 se presentan los cuadrados medios, los niveles de significancia y los coeficientes de variación de los análisis de varianza para las diferencias conductimétricas entre el tratamiento de temperatura alta y el testigo de cada población, en los diferentes tiempos de evaluación. Hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre poblaciones para dif2h y dif24h. Para el factor regiones de origen sólo se presentaron diferencias significativas para dif2h y para poblaciones anidadas dentro de las regiones, se encontraron diferencias significativas, tanto para dif2h como para dif24h.

Con relación al difFinal no se encontraron diferencias estadísticas significativas en ninguno de las fuentes de variación (Cuadro 6). Estos resultados de diFinal estuvieron acordes con la respuesta esperada, ya que a la muerte del tejido y con ello el colapso total de las membranas celulares, se liberaron completamente los solutos contenidos en las células, por lo que los valores de conductividad eléctrica de las muestras tratadas con alta temperatura y los de los testigos, tal como ocurrió, fueron estadísticamente iguales.

Cuadro 6. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación del análisis de varianza para las diferencias conductimétricas obtenidas entre el tejido foliar sometido a temperatura alta extrema (50 ± 1 °C) y el tejido foliar expuesto a temperatura ambiente (22 ± 1 °C) en cada tiempo de evaluación.

FV	GL	Cuadrados medios de las diferencias conductimétricas		
		dif2h	dif24h	diFinal
Poblaciones	25	41.59 **	46.25 **	18.07 ^{ns}
Regiones	2	214.60 **	1.032 ^{ns}	3.65 ^{ns}
Poblaciones(Regiones)	23	26.54 **	50.18 **	19.32 ^{ns}
Error	228	11.87	18.39	19.47
CV (%)		29.37	19.15	84.91

FV = Fuente de variación; GL: Grados de libertad; CV: Coeficiente de variación; ** = Altamente significativo ($\alpha=0.01$); * = Significativo ($\alpha=0.05$); ns = No significativo.

3.5.1.2. Termoestabilidad y diferencias conductimétricas en cada tiempo de evaluación

Entre regiones de origen no se detectaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) para dif24h y diFinal, cuyos intervalos de variación fueron de 22.1 a 22.7 $\mu\text{S/cm}$ y de 4.9 a 5.4 $\mu\text{S/cm}$, respectivamente. La similaridad entre las dif24h indicó que todas las poblaciones llegaron al mismo nivel de daño, y las diFinal mostraron que las poblaciones *per se* poseen la misma concentración de solutos, entonces podría considerarse también que sus membranas celulares tienen similar ultraestructura, aún cuando provienen de diferente origen ecológico, por lo tanto, se han adaptado a las diferentes condiciones térmicas en las cuales las plantas se desarrollaron.

La evaluación del efecto inmediato de la temperatura alta (dif2h) mostró diferencias estadísticas significativas en la afectación del tejido, cuyas diferencias conductimétricas pueden ser atribuidas a las características genéticas termoestables de cada población.

Las poblaciones de la región templada, mostraron valores estadísticamente menores de dif2h y por lo tanto, fueron las menos dañadas y las más termotolerantes, presentaron una variación de 8.0 a 10.3 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Las poblaciones de origen frío variaron entre 9.9 y 16.2 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y las de origen subtropical entre 9.8 y 15.2 $\mu\text{S}/\text{cm}$, fueron igualmente afectadas y estadísticamente presentaron mayor daño que las poblaciones de origen templado.

Las respuestas termoestables por regiones de origen resultaron insospechadas; se esperaba que las poblaciones subtropicales serían las menos afectadas por el tratamiento de temperatura alta, dado su adaptación a las condiciones de temperatura alta en las que comúnmente se desarrollan; también porque se pensaba que las poblaciones de origen frío expresarían cierta capacidad termotolerante, dada su frecuente exposición a condiciones adversas de temperatura (frío extremo), donde la membrana celular también juega un papel importante para la evasión del daño; sin embargo, estos comportamientos no ocurrieron en ninguna de las poblaciones de estas dos regiones de origen.

La mayor termoestabilidad, de acuerdo a las dif2h se expresó en las poblaciones de origen templado, donde las condiciones climáticas, principalmente de temperatura, son más estables y los eventos extremos (frío o calor extremo) son menos frecuentes; este comportamiento pudo deberse al pre acondicionamiento provocado por la temperatura del invernadero (32/16 °C, día/noche) en la cual crecieron las plantas, y que de acuerdo al origen ecológico, fue alta para las poblaciones de origen frío y templado, aunque no provocó el mismo nivel de acondicionamiento en las poblaciones de ambas regiones, y fueron las de la región fría las menos capaces de soportar el impacto de la temperatura alta; en contraste, podría sugerirse que para el caso de las poblaciones subtropicales, que mostraron termosensibilidad ante el tratamiento de temperatura alta, las

condiciones térmicas del invernadero no fueron suficientemente estresantes para permitir su pre acondicionamiento.

Diferencias conductimétricas en poblaciones de maíz nativo de la región fría

Entre las poblaciones de la región fría se detectaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) para la variable (dif2h). Así, las poblaciones más afectadas en sus membranas celulares (con la mayor diferencia conductimétrica) fueron Hgo1, Hgo2 y Hgo11, mientras que Hgo4 y Hgo9 fueron las menos dañadas; las 10 poblaciones restantes presentaron un comportamiento intermedio en la evaluación a las 2 h. De estos resultados se infiere que las poblaciones que respondieron en forma favorable e inmediata a la aplicación de la alta temperatura y que se pueden clasificar como termoestables en esta etapa de evaluación fueron Hgo4 e Hgo9, pertenecientes a las razas Elotes-cónico (de grano azul) y de variantes intermedias de Cónico-Arrocillo de grano amarillo, respectivamente (Cuadro 5).

A las 24 horas de evaluación (Cuadro 7), las diferencias conductimétricas (dif24h) mostraron más variación entre las poblaciones que a las 2 h y fueron también significativamente diferentes ($p \leq 0.05$); en general, los valores fluctuaron entre 19.8 y 28.2 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y fueron mayores que a las 2 horas, lo que indica que la liberación de electrolitos continuó con una tasa alta, como consecuencia del impacto térmico sobre el tejido tratado.

A este tiempo de evaluación se detectaron seis comportamientos distintos, al hacer la comparación con las diferencias que presentaron las poblaciones a las 2 h (dif2h), éstos fueron: a). Una población continuó con el mayor daño (Hgo1); b). Dos poblaciones redujeron su daño, de alto a las 2 h a intermedio a las 24 h (Hgo2 y Hgo 11); c). Cuatro poblaciones se mantuvieron con el nivel intermedio (Hgo8, Hgo12, Hgo14 y Hgo15); d). Una población incrementó su daño (Hgo9); e). Seis poblaciones redujeron el daño de intermedio a bajo (Hgo3, Hgo5, Hgo6, Hgo7, Hgo10 y Hgo13) y f). La población Hgo4 mantuvo el nivel más bajo en ambos tiempos de evaluación.

Las diferencias conductimétricas al final de la prueba (diFinal) no tuvieron diferencias significativas entre poblaciones (Cuadro 7), aunque numéricamente se presentó una diferencia promedio de 5.3 $\mu\text{S}/\text{cm}$ entre el tejido tratado con alta temperatura y el tejido que se mantuvo a temperatura ambiente, una vez que ambos tejidos llegaron a la muerte y colapso celular.

Diferencias conductimétricas en poblaciones de origen templado

Las diferencias conductimétricas dif2h entre las poblaciones de origen templado (Cuadro 7) oscilaron entre 6.8 y 10.3 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y no mostraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), por lo tanto, la termoestabilidad entre las poblaciones fue del mismo nivel; no obstante, las diferencias numéricas señalan que la población Calpul, de la raza Cónico y de grano blanco, fue la población menos afectada (6.8 $\mu\text{S}/\text{cm}$), no solo entre las poblaciones de su respectiva región de origen sino con respecto a todas las poblaciones evaluadas. Las poblaciones StaCatA y Tequex, de tipo Chalqueño-Cónico y Cónico, respectivamente, fueron las poblaciones que presentaron las mayores diferencias conductimétricas (10.1 y 10.3 $\mu\text{S}/\text{cm}$, respectivamente) y por lo tanto, las poblaciones más sensibles a la temperatura alta, dentro de la correspondiente región de origen. Las tres poblaciones restantes (StaCatB, Poxtla y Tlapala) mostraron diferencias menores a 10 $\mu\text{S}/\text{cm}$, valor aún menor que las diferencias promedio de las regiones fría y subtropical.

Para la variable dif24h, el intervalo de variación osciló entre 20.4 y 27.5 $\mu\text{S}/\text{cm}$, valores mayores con respecto a los de las diferencias obtenidas a las 2 h (dif2h); se tuvieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), lo que indica que entre las poblaciones, las diferencias en la termoestabilidad se expresaron en mayor magnitud durante el periodo de reposo, lo cual podría deberse a la capacidad diferencial de las poblaciones para lograr el acondicionamiento de la membrana celular en respuesta al tratamiento de temperatura alta.

Cuadro 7. Valores medios de las diferencias conductimétricas entre el tejido foliar de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, expuesto a temperatura alta y el mantenido a temperatura ambiente, en tres tiempos de evaluación.

Población	Conductividad eléctrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$)		
	dif2h	dif24h	diFinal
Región Fría			
Hgo1	15.7 a	28.2 a	5.3 a
Hgo2	16.1 a	22.2 ab	3.8 a
Hgo3	11.5 ab	20.5 b	4.5 a
Hgo4	10.8 b	19.8 b	5.6 a
Hgo5	11.2 ab	20.7 b	7.0 a
Hgo6	12.4 ab	21.1 b	7.2 a
Hgo7	13.3 ab	21.1 b	3.7 a
Hgo8	13.2 ab	22.9 ab	4.4 a
Hgo9	9.90 b	22.5 ab	3.7 a
Hgo10	13.1 ab	21.5 b	3.1 a
Hgo11	15.4 a	25.4 ab	7.5 a
Hgo12	11.0 ab	22.5 ab	4.7 a
Hgo13	11.1 ab	21.6 b	5.3 a
Hgo14	10.9 ab	22.4 ab	6.0 a
Hgo15	12.8 ab	22.7 ab	7.7 a
DHS	5.2	6.5	6.7
Prom.Reg.	12.6 A	22.3 A	5.3 A
Región Templada			
StaCatA	10.1 a	20.6 b	4.2 a
StaCatB	7.5 a	20.4 b	4.8 a
Calpul	6.8 a	23.1 ab	6.5 a
Tequex	10.3 a	22.7 ab	5.4 a
Poxtla	8.0 a	21.0 b	4.3 a
Tlapala	9.1 a	27.5 a	4.3 a
DHS	4.39	5.5	5.6
Prom.Reg.	8.6 B	22.6 A	4.9 A
Región Subtropical			
Tam1	15.2 a	25.6 a	3.4 a
Tam2	11.9 ab	21.7 ab	6.3 a
Tam3	11.2 ab	18.8 b	5.4 a
Tam4	10.3 b	22.4 ab	4.4 a
Tam5	9.8 b	22.0 ab	7.4 a
DHS	4.39	5.5	5.6
Prom.Reg.	11.7 A	22.1 A	5.4 A

dif2h = Diferencia conductimétrica 2 h después de aplicado el tratamiento; **dif24h** = Diferencia conductimétrica 24 h después de aplicado el tratamiento; **diFinal** = Diferencia conductimétrica obtenida al final de la prueba; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa (Tukey $\alpha=0.05$); **Prom.Reg.**: Promedio de cada región de origen. Entre poblaciones de cada región de origen, las letras minúsculas indican los resultados de la prueba de medias de Tukey ($p\leq 0.05$). En el promedio regional, las letras mayúsculas, indican los resultados de la prueba de medias de Tukey ($p\leq 0.05$) entre regiones de origen. Letras iguales indican diferencias no significativas.

La población Tlapala, de la raza Chalqueño y de grano blanco, fue la población más afectada por el tratamiento de temperatura; StaCatA y StaCatB, poblaciones de origen racial Chalqueño-Cónico y de grano blanco y azul, respectivamente, son poblaciones que provienen de zonas con la mayor altitud dentro de la región de origen (2700 msnm) y fueron las poblaciones con los menores valores, por lo tanto, las menos afectadas, y se le atribuye, tal como se mencionó anteriormente, a que se trata de poblaciones adaptadas a regiones con mayor altitud y que son expuestas frecuentemente a condiciones de temperatura baja, donde la membrana celular de sus tejidos está acondicionada para reducir el daño por el frío (entre otras características fisiológico-biofísicas-morfológicas), por lo tanto, este acondicionamiento puede también contribuir en conservar la estabilidad de la membrana celular a temperatura alta, la cual no significa que las poblaciones puedan crecer y desarrollarse normalmente en ambas condiciones térmicas.

Al comparar las evaluaciones numéricas de dif2h y dif24h, las poblaciones StaCatA, StaCatB, y Poxtla mantuvieron un bajo nivel de daño, mientras que Calpul, Tequex y Tlapala incrementaron significativamente el daño a las 24 h. Las diferencias conductimétricas mostraron que las poblaciones respondieron de manera diferencial al tratamiento de temperatura; StaCatA, StaCatB y Poxtla mostraron más termoestabilidad de la membrana celular al mantener niveles de afectación bajos, mientras las otras tres tuvieron mayor deterioro de la membrana.

Al finalizar la prueba (diFinal) las diferencias conductimétricas en las poblaciones de la región de origen templada fueron iguales estadísticamente ($p \leq 0.05$) con un intervalo de variación de 4.8 a 6.5 $\mu\text{S}/\text{cm}$, encontrando que en promedio, la diferencia entre el tejido tratado con temperatura alta y el tejido mantenido a temperatura ambiente fue de 4.9 $\mu\text{S}/\text{cm}$, la cual también fue estadísticamente igual si se compara con las demás regiones de origen.

Diferencias conductimétricas en poblaciones de origen subtropical

En la región subtropical la variable dif2h (Cuadro 7) mostró diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) con un intervalo de variación de 9.8 a 15.2 $\mu\text{S}/\text{cm}$; estas diferencias fueron

similares a las encontradas en las poblaciones de origen frío y mayores que las de origen templado. Tam1, población que crece en la mayor altitud del grupo (400 msnm) y menor temperatura media anual (22.5 °C), fue la población más afectada, aunque estadísticamente igual que Tam2 y Tam3, poblaciones con características de orígenes similares; las poblaciones utilizadas como testigos (Tam4 y Tam5), cuyo origen ambiental fue el mismo, mostraron menor daño y ambas fueron estadísticamente iguales, resultados contrastantes a los obtenidos por Ramos (2007), quien los identificó como termotolerante y termosensible, respectivamente, utilizando un tratamiento de temperatura de 40 ± 1 °C.

Las diferencias conductimétricas a las 24 h (dif24h) en las poblaciones subtropicales mostraron significancia estadística ($p \leq 0.05$), y el intervalo de variación osciló entre 18.8 y 25.6 $\mu\text{S/cm}$ (Cuadro 7); Tam1 y Tam2 mantuvieron el mayor nivel de daño (25.6 y 21.7 $\mu\text{S/cm}$, respectivamente), siendo por lo tanto, las poblaciones de origen subtropical más termosensibles; Tam3 pasó de ser una de las poblaciones más afectadas a las 2 h a la menos afectada a las 24 h; contrariamente, Tam4 y Tam5 de ser las poblaciones menos afectadas a las 2h, incrementaron su tasa de daño a las 24 h y fueron las poblaciones más sensibles al tratamiento de temperatura alta en este tiempo de evaluación.

Las diFinal fueron iguales estadísticamente entre las poblaciones, con un intervalo de variación de 3.4 a 7.4 $\mu\text{S/cm}$ y una diferencia promedio de 5.6 $\mu\text{S/cm}$ entre el tejido tratado con temperatura alta y el tejido que se mantuvo a temperatura ambiente, una vez que ambos tejidos llegaron a la muerte y colapso celular.

En general, la evaluación del efecto de la temperatura, a través de las diferencias conductimétricas del tejido tratado con temperatura alta y el testigo, a las 2 y 24 horas permitió la valoración de la termoestabilidad entre las poblaciones estudiadas; los resultados mostraron que aun cuando hubo diferencias en termoestabilidad en la variable dif2h, el mayor efecto del tratamiento de temperatura ocurrió durante el periodo de reposo (dif24h), donde se observaron las mayores diferencias conductimétricas, indicando que la decadencia de la membrana celular no fue inmediata sino progresiva.

Los resultados muestran que el daño causado por el tratamiento de temperatura alta fue mayor en las poblaciones de las regiones ecológicas donde el clima presenta eventos extremos (heladas o temperatura alta) y menor en las poblaciones con clima menos extremo como las de la región templada, donde las condiciones ambientales son más estables, lo cual puede compararse con lo sucedido en la prueba de conductividad eléctrica en semillas (Aparecida *et al.*, 2006), donde tales resultados fueron asociados con el vigor de las plantas, como en este caso, las poblaciones de la región templada destacaron por su adaptación sobre las demás.

Con base en lo antes señalado, las diferencias conductimétricas obtenidas mediante la prueba de conductividad eléctrica permitieron valorar la termoestabilidad de las poblaciones *per se*, así como la identificación de aquellas que expresaron termotolerancia, al menos durante el estadio vegetativo; sin embargo, en nuevos estudios sobre el tema se deberán buscar correlaciones con otros caracteres importantes como el rendimiento de grano.

En resumen, las poblaciones con mayor termotolerancia, evaluada mediante las diferencias conductimétricas, fueron Hgo4 y Hgo9, de la región fría; Calpul, StaCatB y Poxtla de la región templada; y sin ser totalmente definidos, Tam3 y Tam5 de la región subtropical; sin embargo, tal como lo menciona Aparecida *et al.* (2006) es necesario realizar estudios complementarios que aporten otros criterios en la determinación de la termoestabilidad de un determinado genotipo que contribuya plenamente a afrontar los efectos del cambio climático.

3.5.2. Variabilidad genética de la alteración de la membrana celular como efecto del estrés por temperatura alta

En las especies vegetales, un número importante de funciones metabólicas son sensibles al estrés ocasionado por temperatura alta; la adaptación de las plantas a esta condición consiste en que el sistema de membranas celulares permanece funcional durante el estrés; Shanahan *et al.* (1990) indican que este estado se puede determinar evaluando la estabilidad de la membrana celular, que indica el nivel de acondicionamiento de las células de un organismo que le permite sobrevivir cuando

está expuesto a temperaturas altas (Kuennen, 2010) y se determina por un método de conductimetría que mide la liberación de electrolitos, el cual estima el daño de la membrana celular y refleja la termoestabilidad del genotipo.

El análisis de varianza del daño a la membrana celular (DMC) estimado en tres tiempos de evaluación (DMC24h, DMCLetal y DMCTotal), en las 26 poblaciones de maíz nativo se muestra en el Cuadro 8, en el cual se presentan los cuadrados medios, el nivel de significancia y el coeficiente de variación.

Se encontraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre poblaciones para los tres DMC's evaluados (Cuadro 8), confirmando así, que existe variabilidad genética en la termoestabilidad de la membrana celular entre los maíces nativos de México y que ésta se presenta de manera diferente dependiendo del tiempo transcurrido después de aplicado el tratamiento de temperatura alta; la presencia de variabilidad genética para este carácter lo señalan también Eagles y Lothrop (1994), Paterniani (1990), en sus estudios sobre la adaptabilidad de las poblaciones de diferentes razas de maíz a condiciones ambientales estresantes.

Entre regiones de origen (Cuadro 8), no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el DMC24 h, pero sí las hubo en el DMCLetal, así como en el DMCTotal.

Cuadro 8. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variación del análisis de varianza del daño a la membrana celular de tejido foliar de poblaciones de maíz nativo en tres tiempos de evaluación.

FV	GL	Daño a la Membrana Celular (%)		
		DMC24h	DMCLetal	DMCTotal
Poblaciones	25	399.50**	409.33**	441.07**
Regiones	2	75.73 ^{ns}	978.70**	2270.50**
Poblaciones(Regiones)	23	427.66**	378.69**	241.92*
Error	228	142.11	137.55	126.26
CV (%)		45.12	11.72	18.15

FV = Fuente de variación; **GL** = Grados de libertad; **CV** = Coeficiente de variación; **DMC24h** = Daño a la membrana celular 24 h después de aplicado el tratamiento de alta temperatura; **DMCLetal** = Daño a la membrana celular provocado por la temperatura letal; **DMCTotal** = Daño a la membrana celular provocado por el DMC24 + DMCLetal; ** = Altamente significativo ($\alpha=0.01$); * = significativo ($\alpha=0.05$); **ns** = No significativo.

Las poblaciones anidadas dentro de regiones (Cuadro 8) mostraron diferencias significativas en los DMC's en los diferentes tiempos de evaluación; indicando que al menos una población en alguna región de origen mostró el DMC significativamente diferente al resto; se considera que las diferencias dentro de regiones, además de estar asociadas a la variabilidad genética, pueden estar relacionadas con diferente respuesta de adaptación de las poblaciones *per se*, provocado por las condiciones microclimáticas prevalecientes en cada región de origen.

Dado que se presentaron diferencias estadísticas significativas en las poblaciones anidadas dentro de regiones de origen, la interpretación de los resultados se realizó entre las poblaciones considerando cada región.

3.5.2.1. El daño de la membrana celular como índice de termoestabilidad

El daño de la membrana celular se obtuvo al aplicar la expresión matemática de Sullivan (1972); sin embargo, con el objetivo de valorar la termoestabilidad de las poblaciones del maíz nativo en estudio, esta ecuación se modificó, haciendo las estimaciones del DMC en los diferentes tiempos de evaluación. En estudios de Blum y Ebercon (1981), Ramos (2007), Shanahan *et al.* (1990), Sullivan (1972), sólo se ha reportado el DMC a las 24 horas después de aplicado el tratamiento de temperatura alta; lo que en este estudio corresponde al DMCLetal.

En el Cuadro 9 se presentan los valores medios del DMC24h que expresa el comportamiento del tejido foliar de las poblaciones ante el tratamiento de temperatura alta (50 ± 1 °C); el DMCLetal, que indica el daño provocado por el colapso total y liberación de electrolitos del tejido una vez expuesto a temperatura y presión extrema (> 100 °C y 25 PSI); y el DMCTotal que representa el daño acumulado del DMC24 h y el DMCLetal (Figura 1). En el mismo Cuadro 9, se muestra el valor de DMC promedio por región en cada tiempo de evaluación y la correspondiente prueba de medias de Tukey.

El DMCTotal (Cuadro 9) tuvo un intervalo de variación de 49.7 % (Hgo11, región fría) a 78.1 % (Poxtla, región templada), existiendo una diferencia en daño de 28 % entre

estas poblaciones que corresponden a la menos y más dañada, respectivamente. Se encontró que el DMC producto del tratamiento de temperatura alta (DMC24h), tal como se esperaba y de acuerdo con el valor promedio obtenido (26.5 %) fue menor que el DMCLetal (36.6 %, valor promedio). Estos resultados indican que aproximadamente 40 % de los solutos del tejido fueron liberados por efecto del tratamiento de temperatura y reflejó, por lo tanto, la proporción de células del tejido foliar cuya membrana celular fue colapsada.

A las 24 h (Cuadro 9) la variación en DMC osciló entre 15.6 % (Hgo15) y 37.7 % (Hgo3), ambos extremos encontrados en la misma región fría, que expresan una diferencia en daño estadísticamente diferente de 22 % entre ambas poblaciones, lo que demuestra la variabilidad que existe en el potencial termoestable de las poblaciones de esta región. La variación en el DMCLetal (Cuadro 9) fue de 23.1 % (Hgo2, región fría) a 55.2 % (Tam5, región subtropical) con una diferencia de daño de 32 % entre las poblaciones con valores extremos.

Entre regiones de origen (Cuadro 9) se encontró que estadísticamente ($p \leq 0.05$) el mayor DMCTotal se presentó en las poblaciones de la región templada (70.2 %), seguida de las poblaciones subtropicales (64.8 %) y de las poblaciones de origen frío (59.7 %), lo cual, además de estar relacionado con el tratamiento de temperatura alta, también pudo estar relacionado con la cantidad de electrolitos (solutos) contenidos en el tejido foliar de las poblaciones y al origen ecológico de la población, para lo cual no se encontró información documentada que haya registrado la concentración de solutos en las células de genotipos de la misma especie provenientes de diferente origen ecológico; sin embargo, considerando estos resultados, puede inferirse que las poblaciones de origen frío y subtropical se desarrollan en condiciones ambientales con eventos extremos (de frío y calor, respectivamente) por lo que poseen menor cantidad de solutos celulares, a diferencia de las poblaciones cuyas condiciones ambientales son más estables (como las templadas) que reflejan mayor DMC debido a la mayor cantidad de electrolitos liberados, después del tratamiento con temperatura y presión altas.

Entre regiones, los DMC24h (Cuadro 9) fueron estadísticamente iguales ($p \leq 0.05$); sin embargo son resultados inesperados, dado que se consideraba que las poblaciones de origen subtropical que crecen y se desarrollan comúnmente en condiciones de temperatura alta, serían las más termoestables; sin embargo, dado que la siembra y por lo tanto el crecimiento de las plántulas de las poblaciones de las diferentes regiones ecológicas fue en un mismo ambiente (invernadero con 32/16 °C día/noche), se consideró que éste pudo inducir un pre acondicionamiento en las plantas, provocando la homogenización de la respuesta al tratamiento de temperatura alta.

El DMCLetal mostró diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) entre las regiones de origen, siendo estadísticamente mayor (43.5 %) en las poblaciones de origen templado, seguidas de las subtropicales (39.2 %) y de las frías (32.9 %); tales diferencias dieron origen a los resultados encontrados en el DMCTotal, discutidos previamente.

Considerando que el DMC es un indicador de la tolerancia o susceptibilidad a la temperatura alta en células y tejidos, donde porcentajes de DMC bajos indican termoestabilidad de la membrana celular (termotolerancia) y porcentajes de DMC altos muestran termosensibilidad (Rahman *et al.*, 2004). Utilizando los resultados del DMC24h (Cuadro 5), las poblaciones se pueden clasificar por su termoestabilidad; considerando termotolerantes a las poblaciones con porcentajes de DMC24h ≤ 20 %, moderadamente termotolerantes con DMC24h > 20 % y ≤ 30 %, y termosensibles a las poblaciones con DMC24h > 30 %; esta clasificación es similar a la utilizada por Rahman *et al.* (2004) en su estudio de termoestabilidad en variedades e híbridos de algodón.

Daño de la membrana celular en las poblaciones de origen frío

Las poblaciones de origen frío presentaron diferencias estadísticas en el DMC24h (Cuadro 9), cuyo intervalo de variación estuvo entre 16.5 % y 37.7 %. De acuerdo con los niveles de clasificación propuestos, las poblaciones Hgo1, Hgo11, Hgo12 e Hgo15 fueron termotolerantes al presentar DMC < 20 %; las moderadamente termotolerantes fueron Hgo9, Hgo10, Hgo13 y Hgo14, y en el grupo de termosensibles estuvieron Hgo2, Hgo3, Hgo4, Hgo5, Hgo6, Hgo7 y Hgo8.

Los resultados de la evaluación del DMC24h mostraron que las poblaciones termotolerantes y moderadamente termotolerantes fueron las de origen altitudinal mayor a 2900 msnm (a excepción de las poblaciones Hgo1 e Hgo9); el origen ecológico (Cuadro 5) mostró que las poblaciones termotolerantes y moderadamente termotolerantes se desarrollan en condiciones térmicas bajas, con relación a las de su grupo, lo cual pudo provocar adaptación de la membrana celular a niveles térmicos bajos (temperatura media anual: 12.1 °C), y que tal característica pudo mejorar la capacidad termoestable ante condiciones de temperatura alta.

El hecho de que las poblaciones de altitud mayor a 2900 msnm posean mayor termotolerancia podría indicar que la estabilidad de sus membranas celulares esté asociada con la capacidad del genotipo *per se* a la adaptación en condiciones extremas (frío); sin embargo, aunque la estabilidad de la membrana celular pudiera mantenerse en ambos sentidos térmicos (frío o calor) eso no significa que las poblaciones de regiones ecológicas contrastantes (subtropicales) puedan también ser tolerantes en ambos sentidos, dado que como lo mencionan Eagles y Lothrop (1994), las poblaciones de las regiones altas de México muestran muy pobre adaptación a condiciones con temperaturas altas, mientras Blum (1988) señala que es más factible adaptar una población de origen subtropical al clima templado que una de clima templado a condiciones del subtrópico.

El DMCLetal por efecto de la temperatura y presión alta mostró diferencias estadísticas significativas entre las poblaciones ($p \leq 0.05$); la variación fue de 23.1% en Hgo2 a 43.5 % en Hgo12, siendo Hgo2, Hgo6 y Hgo7 las poblaciones menos afectadas y Hgo1, Hgo9, Hgo12, Hgo13, Hgo14 y Hgo15 las poblaciones más dañadas. La afectación por el tratamiento letal estuvo poco relacionado con la estabilidad de la membrana celular, dado que este tratamiento fue diseñado para provocar la destrucción total de la membrana celular del tejido, por lo tanto, el DMC de las poblaciones bajo este tratamiento estuvo relacionado con la concentración de solutos *per se*; es decir, el DMC Letal reflejó la proporción de tejido o de membranas celulares que aún no se habían dañado por el tratamiento de temperatura alta (50 ± 1 °C).

Se encontró que el DMCLetal fue mayor (32.9 %) que el DMC24h (26.8 %), esto significó que 44 % del tejido o de las membranas celulares fueron colapsados por el tratamiento de temperatura (50 ± 1 °C) y el resto (56 %) se había mantenido funcional hasta ese tiempo (24 h), impidiendo la liberación de los solutos y el colapso del tejido.

El DMCTotal mostró diferencias estadísticas entre las poblaciones, teniendo valores desde 49.7 % hasta 65.2 %, con una diferencia en el DMC de 15 %, lo cual ante el tratamiento de temperatura y presión altas, solo pudo ser atribuida a la diferente concentración de solutos en el tejido foliar debida a la variabilidad genética propia de las poblaciones.

Daño de la membrana celular en las poblaciones de origen templado

No se encontraron diferencias significativas en la estabilidad de la membrana celular de las poblaciones de origen templado ($p \leq 0.05$) para DMC24 h y DMCTotal, pero sí las hubo para DMCLetal. El efecto del tratamiento de temperatura alta (DMC24h) generó valores de DMC desde 23.3 % hasta 29.5 %, permitiendo clasificar a todas las poblaciones de ésta región como moderadamente termotolerantes; aunque numéricamente las poblaciones Calpul y Tlapala fueron más termotolerantes (23.8 y 23.3 %, correspondientemente) mientras que StaCatA y Poxtla mostraron menor termoestabilidad (29.3% y 29.5%, respectivamente).

El DMCLetal tuvo un intervalo de variación de 36.5 % a 48.5 %, donde las poblaciones más dañadas fueron Calpul y Poxtla (53.5% y 48.5%), mientras que la menos dañada fue StaCatA (36.5%); el diferente comportamiento expresado entre la primera y la segunda evaluación obedece a las diferencias en la concentración de solutos en la hoja, ya que aunque la membrana celular impidió la liberación de los electrolitos en la evaluación del daño DMC24h, al ser expuesto a la temperatura letal, el colapso total del tejido provocó el incremento en el DMCTotal que, aunque fue estadísticamente igual entre las poblaciones, numéricamente mostró que la concentración de solutos entre las poblaciones de origen templado fue mayor en las poblaciones Calpul y Poxtla.

Cuadro 9. Daño a la membrana celular por efecto de temperatura alta (50±1 °C) en tejido foliar de la cuarta hoja ligulada de plantas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

Población	DMC24h (%)	DMCLetal (%)	DMCTotal (%)
Región Fría			
Hgo1	19.5 ab	36.6 ab	56.1 ab
Hgo2	35.5 a	23.1 b	58.7 ab
Hgo3	37.7 a	29.8 ab	67.5 a
Hgo4	32.9 ab	32.2 ab	65.2 ab
Hgo5	33.0 ab	34.2 ab	67.2 a
Hgo6	30.6 ab	25.2 b	55.8 ab
Hgo7	30.1 ab	25.6 ab	55.7 ab
Hgo8	35.4 a	29.5 ab	64.9 ab
Hgo9	28.1 ab	36.3 ab	64.3 ab
Hgo10	25.2 ab	32.4 ab	57.7 ab
Hgo11	16.7 b	33.0 ab	49.7 b
Hgo12	16.5 b	43.5 a	60.1 ab
Hgo13	20.8 ab	37.7ab	58.5 ab
Hgo14	24.4 ab	39.0 ab	63.4 ab
Hgo15	15.6 b	35.9 ab	51.5 ab
DHS	18.3	18.0	17.2
Prom. Reg.	26.8 A	32.9 C	59.7 C
Región Templada			
StaCatA	29.3 a	36.5 b	65.8 a
StaCatB	28.0 a	40.4 ab	68.4 a
Calpul	23.8 a	53.3 a	77.1 a
Tequex	26.1 a	40.8 ab	66.8 a
Poxtla	29.5 a	48.5 ab	78.1 a
Tlapala	23.3 a	41.7 ab	65.0 a
DHS	15.4	15.2	14.6
Prom. Reg.	26.6 A	43.5 A	70.2 A
Región Subtropical			
Tam1	21.5 ab	31.9 bc	53.5 b
Tam2	19.0 b	36.8 bc	55.8 b
Tam3	36.0 a	27.6 c	63.6 ab
Tam4	29.2 ab	44.8 ab	74.0 a
Tam5	22.0 ab	55.2 a	77.2 a
DHS	14.8	14.5	13.9
Prom. Reg.	25.5 A	39.2 B	64.8 B

DMC24h = Daño a la membrana celular 24 h después de aplicado el tratamiento de alta temperatura; **DMCLetal** = Daño a la membrana celular provocado por la temperatura letal; **DMCTotal** = Daño a la membrana celular provocado por el DMC24 + DMCLetal; **DHS**: Diferencia Honesta Significativa (Tukey $\alpha=0.05$); Prom.Reg: Promedio de cada región de origen. Entre poblaciones dentro de cada región de origen, las letras minúsculas indican los resultados de la prueba de medias de Tukey ($p\leq 0.05$). En el promedio regional, las letras mayúsculas, indican los resultados de la prueba de medias de Tukey ($p\leq 0.05$) entre regiones de origen. Letras iguales indican diferencias no significativas.

De acuerdo con el valor medio regional se encontró que el DMC24h fue de 26.6 %, menor que el DMCLetal (43.5 %), lo que indica que de acuerdo con el DMCTotal, la proporción del tejido o de membranas celulares sin colapsar fue de 63 %, siendo el daño ligeramente menor que en el caso de las poblaciones de origen frío (56 %).

Daño de la membrana celular en las poblaciones de origen subtropical

Las poblaciones de origen subtropical mostraron diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) en el DMC24h, en el DMCLetal y en el DMCTotal; por lo que hubo diferencias en sus diferentes expresiones de termoestabilidad. La variación del DMC24h fue de 19.0 % a 36.0 %, permitiendo clasificar como termotolerante a la población Tam2, mientras que a las poblaciones Tam1, Tam4 y Tam5 se les ubicó como moderadamente termotolerantes y a la población Tam3 se le consideró termosensible. Estos resultados son inesperados, ya que si bien se pensó en que existía variabilidad genética para termoestabilidad entre las poblaciones de esta región de origen, no se esperaba encontrar poblaciones termosensibles, dado a que comúnmente se desarrollan en condiciones de temperatura alta extrema.

Las poblaciones Tam4 y Tam5, clasificadas como termosensibles en el presente estudio, no coincidieron con la clasificación previa hecha por Ramos (2007) pues Tam4 la consideró termotolerante y Tam5 como termosensible, aunque el tratamiento de temperatura alta utilizado por él fue de 40 ± 1 °C. Entonces, es importante considerar lo señalado por Sullivan (1972), acerca de que antes de la aplicación de la prueba es necesario hacer ensayos con diferentes temperaturas hasta encontrar aquella que discrimine mejor el potencial de cada población. Estos resultados enfatizan también lo recomendado por Rahamn *et al.* (2004) quienes indican que la evaluación de la estabilidad de la membrana celular, considerada como un índice fisiológico de la termoestabilidad, puede ser una herramienta de apoyo, más no determinante en la selección y mejoramiento de genotipos tolerantes a altas temperaturas.

El DMCLetal produjo una variación de 27.6 % a 55.2 %, siendo mayor en las poblaciones Tam 4 y Tam5 que en el resto de las poblaciones, lo cual se reflejó también en el DMCTotal, cuya variación fue de 53.5 % a 77.2 %, donde también las

poblaciones mencionadas mostraron mayor DMC, comparadas con las poblaciones nativas evaluadas.

Con base en el valor promedio de las poblaciones de origen subtropical, el DMC24h (25.5 %) fue menor que el DMCLetal (39.2 %), al igual que en el resto de las regiones de origen, aunque en este caso la proporción del tejido o de membranas celulares que no se colapsó ante el tratamiento de temperatura y presión extremas fue de 61 %, muy similar al de las poblaciones de origen templado y mayor con respecto a las poblaciones de origen frío.

3.5.2.2. Efecto de la temperatura sobre la estabilidad de la membrana celular en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

Como se muestra en el Cuadro 9, el efecto del tratamiento de temperatura alta (DMC24h) provocó diferencias estadísticas en el daño de la membrana celular; la respuesta dependió de la termoestabilidad propia de cada población, misma que de acuerdo con Ottaviano *et al.* (1991) está relacionada con las características ultraestructurales y de funcionamiento de la membrana celular, tales como las características de los lípidos y proteínas que la constituyen y la relación entre éstos en la membrana. Blum (1988) señala que estas características se atribuyen a las diferentes tasas de saturación de los lípidos que conforman la membrana celular.

Otro aspecto que afectó el comportamiento y la expresión de la estabilidad de la membrana celular, mencionado por Shanahan *et al.* (1990) y Blum y Ebercon (1981) fue el efecto del ambiente sobre el acondicionamiento de las plantas utilizadas para realizar la prueba; en este estudio, el crecimiento de las plantas de las poblaciones nativas de diferente origen ecológico se realizó en un mismo ambiente (en invernadero, en condiciones de clima templado), lo cual pudo haber modificado o acondicionado el comportamiento de las membranas celulares del tejido foliar de las poblaciones en diferente nivel; además, las poblaciones desarrolladas en condiciones ambientales diferentes a las de su origen, hicieron que sus características de adaptabilidad, plasticidad y rusticidad pudieran haber desfavorecido la respuesta al efecto del tratamiento de temperatura alta.

La evaluación de la termoestabilidad en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico involucró el estudio de diferentes razas de maíz (las cuales fueron identificadas de acuerdo con Wellhausen *et al.*, 1951, con diferentes colores de grano (blanco, azul y amarillo), altitudes, condiciones térmicas, precipitación y probablemente, diferentes sistemas de producción; los resultados demostraron que se presentó variabilidad en la termoestabilidad de las poblaciones y entre las poblaciones dentro de cada región de origen, aunque no hubo diferencias entre regiones de origen.

Los resultados confirman que la prueba de estabilidad de la membrana celular puede utilizarse como un índice fisiológico-biofísico que permite conocer la variabilidad genética de la termoestabilidad en maíz y en poblaciones nativas de esta especie. Con base en los resultados y en la clasificación establecida, seis poblaciones fueron clasificadas como termotolerantes (Hgo1, Hgo11, Hgo12, Hgo15 y Tam2, de origen ecológico contrastante: frío y subtropical. Las poblaciones de origen templado mostraron menor variabilidad en termoestabilidad, siendo todas clasificadas como moderadamente termotolerantes. Las poblaciones de origen frío presentaron la mayor variabilidad en termoestabilidad encontrando en ellas los tres tipos de termotolerancia. En el caso de las poblaciones de origen subtropical, contrario a lo que se esperaba, mostraron variabilidad en la termoestabilidad, siendo la mayoría moderadamente termotolerantes, aunque también hubo termosensibilidad y sólo se encontró una población termotolerante.

Las poblaciones termotolerantes de origen frío (Hgo1, Hgo11, Hgo12 e Hgo15) fueron principalmente, salvo Hgo1, aquéllas cuyo origen ecológico se ubicó sobre 2900 msnm, con temperatura media anual de 12 °C y precipitación menor de 1000 mm anuales; fueron principalmente de origen racial Cónico, o de mezclas con Arrocillo y Cacahuacintle y, excepto Hgo15 de grano azul, fueron poblaciones de grano blanco.

Dentro del grupo de poblaciones de origen subtropical, la población Tam2 fue la única clasificada como termotolerante, aparentemente obtenida de condiciones ecológicas similares a las del resto de las poblaciones del grupo (alturas menores de 400 msnm y temperaturas medias anuales de 23 °C); por lo que se considera que las diferencias

termoestables fueron atribuidas a la variabilidad genética presente en las poblaciones nativas de esta región de Tamaulipas, México.

Las poblaciones clasificadas como termotolerantes no evidencian la posibilidad de que la termoestabilidad de la membrana se encuentre asociada con algún color de grano en especial; así mismo, puede suponerse, ante la necesidad de estudios más amplios y profundos, que un ambiente térmico estresante puede provocar mayor estabilidad de la membrana celular; aunque esto no significa que las poblaciones puedan crecer y desarrollarse en ambos extremos térmicos (frío y calor).

Las poblaciones termotolerantes de origen frío permiten suponer que la termosensibilidad no está asociada a una región específica de origen, sino por el contrario, que existe potencial genético aún fuera de la región ecológica para la cual se busca realizar mejoramiento genético. Las poblaciones termotolerantes cuyo origen racial fue diferente, conducen a establecer que la termotolerancia tampoco es específica de alguna raza en especial, aunque sí pudiera estar asociada con el desarrollo de las poblaciones bajo ambientes con condiciones térmicas estresantes, en ambos sentidos (frío y calor).

Adicionalmente a la prueba de estabilidad de la membrana celular es necesario considerar en el mejoramiento genético para altas temperaturas, otros índices de selección, tal como lo proponen Shanahan *et al.* (1990) quienes sugieren complementar la prueba de la estabilidad de la membrana celular con la evaluación del rendimiento de grano, buscando mantener alto el rendimiento y mejorar la tolerancia a la temperatura alta ya que, de acuerdo con Ibrahim y Quick (2001) la termoestabilidad de la membrana celular se encuentra ligada a características genéticas que permiten utilizar a este carácter como criterio de selección en programas de mejoramiento genético.

3.6. CONCLUSIONES

La prueba de la estabilidad de la membrana celular como un índice biofísico-fisiológico permitió valorar la variabilidad genética de la termoestabilidad de las poblaciones de maíz nativo evaluadas e incluso dentro de las regiones de origen.

La variabilidad genética de la termoestabilidad permitió identificar y clasificar cinco poblaciones termotolerantes (Hgo1, Hgo11, Hgo12, Hgo15 y Tam2) de origen ecológico contrastante (frío y subtropical), las cuales permitieron mostraron que la capacidad termoestable de una población no es específica de alguna región de origen y/o raza de maíz.

Aunque el Cambio Climático puede acelerar la pérdida de la diversidad genética del maíz nativo en México, aún existe el suficiente potencial genético para que esta especie pueda coexistir con las modificaciones climáticas presentes y futuras; además, existe variabilidad genética para el desarrollo de genotipos mejorados tolerantes a condiciones ambientales de temperatura alta, lo que permitiría contribuir a afrontar el cambio climático inminente.

3.7. BIBLIOGRAFÍA

- Agarie, S., N. Hanaoka, F. Kubota, W. Agata y P. B. Kaufman. 1995. Measurement of cell membrane stability evaluated by electrolyte leakage as a drought and heat tolerance test in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal Agricultural Kyushu University* 40: 233-240.
- Aparecida, F. S., R. Daiton V., M.C. Pessoa C., R. Cesar P. y M. Panobianco. 2006. Electrical conductivity testing of corn seeds as influenced by temperature and period of storage. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41(10):1551-1559.
- Bajji, M., J. M. Kinet y S. Lutts. 2001. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 00:1-10
- Blum, A. 1988. *Plant Breeding for Stress Environments*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 223 pp.
- Blum, A. y A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science* 21(1): 43-47.
- Chen, H. H., Z. Y. Shen y P.H. Li. 1982. Adaptability of crop plants to high temperatures stress. *Crop Science* 22:719-725.
- Childs, V. G. 1995. *Membrane structure and function*. Department of Neurobiology and Developmental Sciences. University of Arkansas for Medical Sciences.

- Christiansen, M. N. y C.F. Lewis. 1982. World environmental limitations to food and fiber culture. *In*: M. N. Christiansen y C. F. Lewis (eds.). *Breeding Plants for Less Favorable Environments*. Wiley-Interscience. New York, pp. 1-12.
- Crafts-Brandner, S. J. y M. E. Salvucci. 2002. Sensitivity of photosynthesis in C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology* 4:1773-1780.
- Eagles, H. A. y J. E. Lothrop. 1994. Highland maize from central Mexico-Its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Science* 34: 11-19
- Ellwanger, T. C., S. W. Bingham y W. E. Chappell. 1973. Physiological effects of ultra-high temperatures on corn. *Weed Science* 21:296-29.
- Hall, H. 1992. Breeding for heat tolerance. *In*: J. Janick (ed.). *Plant Breeding Reviews*. American Society of Horticultural Science, Crop Society of America, Society of American Foresters and Natural Council of Commercial Plant Breeders. New York. Pp.131-168.
- http://www.cytochemistry.net/cell-biology/membrane_intro.htm
- Ibrahim, A. M. H, y S. Quick. 2001. Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermal stability. *Crop Science* 41: 1405-1407.
- Karim, M., Y. Fracheboud, y P. Stamp. 2000. Effect of high temperature on seedling growth and photosynthesis of tropical maize genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184:217-223.
- Kuennen, R. M. 2010. Are thermotolerance and heat acclimation related through the heat shock response?. Thesis of Doctor of Philosophy Physical Education, Sport and Exercise Science. The University of New Mexico. Albuquerque, New Mexico.156 pp.
- Liu, Y., T. Cao, y J. Glime. 2003. The changes of membrane permeability of mosses under high temperature stress. *The Bryologist* 106(1):53-60.
- Liverman, M. D. y K. L. O'brien. 1991. Global warming and climate change. *Global Environmental Change* 1 (5): 351-364.
- Luna, M. B. M., M. A. Hinojosa R., O. Ayala G., F. Castillo G. y A. Mejía C. 2012. Perspectivas de desarrollo de la industria semillera de maíz en México. *Ensayo Científico. Revista Fitotecnia Mexicana* 35(1):1-7.
- Martineau, J. R., J. E. Specht, J. H. Williams and C. Y. Sullivan. 1979. Temperature tolerance in soybeans. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Science* 19(1):75-78.

- McDaniel, R. G. 1982. The physiology of temperature effects on plants. *In*: M. N. Christiansen and C. F. Lewis (eds.). Breeding Plants for Less Favorable Environments. Wiley-Interscience. New York. pp. 13-45.
- Mercer K. and H. Perales. 2010. Evolutionary response of landraces to climate change in centers of crop diversity. Evolutionary Applications. Climate Change and Crop Diversity. Blackwell Publishing Ltd. 2-15. www.evolutionaryapplications.org
- Mercer K. L., H. R. Perales, Joel D. Wainwright. 2012. Climate change and the transgenic adaptation strategy: Smallholder livelihoods climate justice, and maize landrace in Mexico. Global Environmental Change 22(2012): 495-504
- Ortega, P. R. A., J. J. Sánchez G., F. Castillo G., y J. M. Hernández C. 1991. Estado actual de los estudios sobre maíces nativos en México. *In*: R. A. Ortega P., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H., M. Livera M. (eds). Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México. SOMEFI. Chapingo, México.
- Ottaviano, E., G. M. Sari, E. Pé. y C. Frova. 1991. Molecular markers (RFLP and HSPs) for the genetic dissection of thermotolerance in maize. Theoretical and Applied Genetics 81:713-719.
- Paterniani, E. 1990. Maize breeding in the tropics. Critical Reviews in Plant Sciences 9(2):125-154.
- Pérez, C. A., J. D. Molina G., y A. Martínez G. 2000. Adaptación a clima templado de una variedad de maíz tropical mediante selección masal visual estratificada. Agrociencia 34: 533-542.
- Rahman, H., Malik S. A. and Saleem M. 2004. Heat tolerance of upland cotton during the fruiting stage evaluated using cellular membrane thermostability. Field Crops Research 85:149-158.
- Rahman, H., S. A. Malik and M. Saleem. 2004. Heat tolerance of upland cotton during the fruiting stage evaluated using cellular membrane thermostability. Field Crops Research 85:149-158.
- Ramos O., V.H. 2007. Tolerancia de germoplasma criollo de maíz de Tamaulipas al estrés hídrico y temperatura alta. Tesis de Maestría en Ciencias Agrícolas. División de Estudios de Postgrado e Investigación. Unidad Académica Multidisciplinaria Agronomía y Ciencias. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas.124 pp.
- Salvucci, M. E., K. W. Osteryoung, S. J. Crafts-Brander, y E. Vierling. 2001. Exceptional sensitivity of Rubisco Activase to thermal denaturation *in vitro* and *in vivo*. Plant Physiology 127:1053-1064.
- SAS Institute, Inc. 2000. SAS User's guide. Release 8.1. Ed. SAS Institute, Inc. Cary NC.

- Shanahan, J. F., I. B. Edwards, J. S. Quick, y J. R. Fenwick. 1990. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Science* 30(2):247-251.
- Sinsawat, V. 2004. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany* 52:123-129.
- Sullivan, C. Y. 1972. Mechanism of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. pp. 251-253. *In*: Sullivan C.Y. (ed.) *Measuring Heat and Drought Tolerance*. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi. pp. 264.
- Sung, D. Y., F. Kaplan, K. J. Lee, y C. Guy. 2003. Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends in Plant Science* 8(4):179-187.
- Tadeo, R. T. 2000. Fisiología de las plantas y el estrés. **In**: J. Azcon-Bieto y M. Talón (eds.) *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill. Madrid, pp. 481-498.
- Wellhausen, E. J., L. M. Roberts, E. Hernández X., y P. C. Mangelsdorf. 1951. Razas de Maíz de México. Su Origen, Características y Distribución. Secretaria de Agricultura y Ganadería–Oficina de Estudios Especiales. México, D. F. Folleto Técnico No. 5. 236 p.

CAPÍTULO IV
EVALUACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES, CARACTERÍSTICAS
FENOLÓGICAS-MORFOLÓGICAS Y SANIDAD DE POBLACIONES DE MAÍZ DE
DIFERENTE ORIGEN ECOLÓGICO

4.1. RESUMEN

En el Campo Agrícola Experimental Montecillo, del Campus Montecillo del Colegio de Posgraduados, en el ciclo primavera-verano de 2010, se evaluaron 24 poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical) con el objetivo de conocer su potencial de adaptación, mediante la evaluación de los caracteres rendimiento de grano y sus componentes, fenología, morfología y susceptibilidad a enfermedades. Como era de esperarse, los resultados mostraron que el mayor rendimiento lo presentaron las poblaciones de origen templado, asociado con los mayores valores de sus componentes; las poblaciones subtropicales mostraron mayor rendimiento que las de origen frío. En la evaluación fenológica, las poblaciones de origen templado fueron de ciclos precoz e intermedio (74 - 83 DFM), mientras que el efecto ambiental provocó que las poblaciones del subtrópico prolongaran su ciclo biológico, por lo que se volvieron tardías (81 – 110 DFM), mientras que las de origen frío lo acortaron, y su comportamiento fue principalmente del tipo precoz (70 – 86 días). La evaluación de altura de planta, evidenció portes intermedios entre las poblaciones templadas (224 cm), mientras que las subtropicales fueron 20 cm mayores y las de origen frío aún menores en 32 cm. La sanidad de las mazorcas de las poblaciones templadas superó al resto de las regiones de origen, donde las más afectadas fueron las de origen frío. La uniformidad de las plantas fue similar entre las poblaciones de origen templado y subtropical y menor en el caso de las frías. Asimismo, se encontró que la susceptibilidad a enfermedades fue mayor en las poblaciones de origen frío, seguidas de las subtropicales y las menos enfermas fueron las templadas. Las diferencias en el comportamiento de las poblaciones se atribuyeron al origen ecológico contrastante del que provienen y a la desadaptación de las poblaciones al ambiente de evaluación. Se concluyó que existe mayor variabilidad genética en las poblaciones de origen frío para los caracteres evaluados, aunque fueron las poblaciones con menor capacidad de adaptación.

4.2. INTRODUCCIÓN

El maíz se originó y domesticó en México, país donde se concentra la mayor diversidad genética de esta especie (Goodman, 1988); existen alrededor de 50 razas (Sánchez y Goodman, 1992) las cuales muestran una alta capacidad de rendimiento *per se* o en combinación con otras (Morales *et al.*, 2007), por lo que al maíz se le considera un valioso recurso fitogenético de México. Estudios como los de Eagles y Lothrop (1994), Goodman y Brown (1988), Paterniani (1990) y Paliwal (2001) reconocen el potencial productivo y la capacidad de las diferentes razas del maíz nacional, para desarrollar en ambientes con condiciones adversas.

Pese a la amplia variabilidad genética del maíz, de acuerdo con Dowsell *et al.* (1996) menos del 10 % de su diversidad genética está siendo usada en mejoramiento genético; tal como lo menciona Castillo (1994) al referir el limitado número de razas utilizadas para el mejoramiento genético: Tuxpeño, en el trópico húmedo; Celaya y Cónico Norteño, en el Bajío (Castillo, 1994) y Chalqueño y Cónico, en los Valles Altos Centrales (Castillo, 1994; Pérez *et al.*, 2000). Aun cuando es posible incorporar material exótico a determinado ambiente para incrementar la diversidad genética local (Goodman, 1985) las poblaciones pueden presentar cambios fenológicos y morfológicos, como consecuencia de su desadaptación (Molina, 1990) que se vuelven no deseables agrónomicamente (Pecina *et al.*, 2009).

Considerando lo anterior y buscando identificar las posibles respuestas del maíz nativo al inminente cambio climático se planteó realizar una evaluación en campo, para valorar la termosensibilidad de las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, a través de su capacidad de adaptación a las condiciones del clima templado, mediante la evaluación del rendimiento y sus componentes, así como de características fenológicas y morfológicas.

4.2.1. Objetivo General

Valorar la capacidad de adaptación de las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical) establecidas en un ambiente templado.

4.2.2. Objetivos Específicos

Valorar el potencial de rendimiento de grano, las características morfológicas y fenológicas agrónomicamente deseables, y la susceptibilidad a enfermedades, como índices de variabilidad genética, en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico establecidas en un ambiente templado.

4.2.3. Hipótesis

Dado el origen ecológico de las poblaciones de origen templado y el mismo ambiente de evaluación, estas poblaciones presentarán el rendimiento de grano y sus componentes superiores a las poblaciones provenientes de las demás regiones de origen; sin embargo, entre las poblaciones de frío y subtropicales, el efecto negativo sobre el rendimiento será mayor en las poblaciones de origen frío, dado el acortamiento de su ciclo fenológico y la mayor incidencia de enfermedades, mientras que el rendimiento de las subtropicales será menos afectado, aunque su ciclo fenológico será tardío.

4.3. REVISIÓN DE LITERATURA

El maíz (*Zea mays* L.) es una especie única dada la gran diversidad genética de la planta, de la mazorca y del grano; por su adaptación a una gran complejidad de ambientes; por su resistencia a plagas y enfermedades; por su tolerancia a distintos estreses ambientales, por sus múltiples usos como alimento humano o animal y por la gran variedad de productos que se obtienen de esta planta (Paliwal, 2001). Esta especie se originó y domesticó en México, lugar donde se concentra la mayor diversidad genética de maíz (Goodman, 1988), con la existencia de alrededor de 50 razas (Sánchez y Goodman, 1992), las cuales muestran una alta capacidad de rendimiento *per se* o en combinación con otras (Morales *et al.*, 2007) por lo que se considera un valioso recurso fitogenético; tal es la diversidad genética del maíz que muchos expertos consideran que en esta planta se encuentra toda la variabilidad genética necesaria para mejorar cualquier característica que se desee (Paliwal, 2001).

Estudios como el de Eagles y Lothrop (1994) reconocen el potencial productivo de las razas de maíz (*Zea mays* L.) cultivadas en la partes altas del Centro de México a altitudes por arriba de 2000 msnm, las cuales incluyen Palomero Toluqueño, Cónico, Arrocillo Amarillo, Chalqueño y Cacahuacintle; las poblaciones de este grupo de razas están adaptadas a regiones templadas con temperatura media anual de 12.5 °C a 17 °C, con mayor capacidad de emergencia entre las poblaciones de origen templado, tropicales y subtropicales, así como el potencial para mantener el llenado de grano, aún en condiciones de temperatura baja, también presentan tolerancia a las heladas y al granizo, pero son pobremente adaptadas a condiciones con temperatura alta. Por su parte, Goodman y Brown (1988) y Paterniani (1990) reconocen el potencial de la raza Tuxpeño por su importante aportación al mejoramiento de la capacidad productiva y además, como lo menciona Paliwal (2001) esta raza ha sido usada como germoplasma con fuentes de resistencia a enfermedades foliares, por su vigor en el tallo, por su resistencia a la sequía, por la tolerancia a la toxicidad de aluminio, como fuente para un tipo de planta más bajo, con mayor índice de cosecha y como variedades que pueden tolerar cierto grado de inundación.

Sin embargo, a pesar de la amplia variabilidad genética, sólo se han mejorado genotipos de las razas Tuxpeño en el trópico húmedo, Celaya y Cónico Norteño en el Bajío (Castillo, 1994), y Chalqueño y Cónico en los Valles Altos (Castillo, 1994; Pérez *et al.*, 2000) lo que indica que el aprovechamiento de la variación genética en la obtención de variedades e híbridos se ha limitado al uso del germoplasma localmente adaptado. Dowsell *et al.* (1996) estimaron que menos de 10 % de la diversidad genética del maíz acumulada en todas las razas es usada probablemente como material para el mejoramiento genético; esto sugiere buscar opciones orientadas a incorporar nueva variabilidad genética en los programas de mejoramiento genético (Goodman, 1985) y considerar la conservación del resto, en la cual la erosión genética ha sido progresiva.

Aun cuando se puede incorporar material exótico a determinado ambiente para incrementar la diversidad genética existente (Goodman, 1985) para ampliar la fuente de genes de resistencia a plagas y enfermedades, para incrementar el rendimiento y la

heterosis (Pérez *et al.*, 2000) las poblaciones pueden presentar cambios fenológicos y morfológicos, como consecuencia de su desadaptación (Molina, 1990) que pueden ser agronómicamente indeseables (Pecina *et al.*, 2009); por tal motivo, Compton *et al.* (1979) recomiendan inicialmente someterlos a ciclos de selección, y ya adaptados puede combinarse con el material local, o bien, se puede continuar su mejoramiento para utilizarlos directamente.

Pérez *et al.* (2000) mencionan que al adaptar el Compuesto Tuxpeño Crema I, mediante Selección Masal Estratificada, provocaron cambios favorables significativos en el rendimiento de grano, en la longitud de mazorca, el número de hileras, el peso de grano y los días a floración masculina; aunque la altura de la planta y de la mazorca sufrieron incrementos significativos y a niveles agronómicamente indeseables.

Carrera y Cervantes (2002) mencionan algunas modificaciones morfológicas al evaluar poblaciones tropicales en condiciones ambientales de los Valles Altos; encontraron mayor altura de planta y de mazorca, lo cual puede ser agronómicamente indeseable debido a la alta correlación entre esta variable y el acame de las plantas, problema generalizado en las poblaciones nativas. Pecina *et al.* (2009) al evaluar grupos de poblaciones de diferente origen ecológico, encontraron que las del trópico al ser evaluados en condiciones ambientales de transición (2050 msnm y 17 °C de temperatura media anual) aumentaron sus DFM entre 22 y 26 días, y cuando se establecieron en el ambiente de Valles Altos (2250 msnm y 15 °C de temperatura media anual) el incremento fue de 31 a 35 días, atribuyendo tales resultados a la interacción entre su respuesta genotípica y su respuesta ambiental; sin embargo, mencionan también que el ambiente de los Valles Altos permite expresar mejor el potencial productivo del cultivo de maíz. En el mismo experimento, encontraron que los grupos de poblaciones originarias del estado de Tamaulipas tuvieron mayor altura de la planta en el ambiente con mayor altitud (2250 msnm): en un grupo de poblaciones nativas de la Huasteca, encontró que la altura de la planta fue 88 cm mayor en Valles Altos (2250 msnm y 15 °C de temperatura media anual) con respecto al trópico seco (200 msnm y 23.8 °C de temperatura media anual). Asimismo, las poblaciones de origen tropical tuvieron más hojas que las poblaciones de Valles Altos, variando de 3

hojas en el ambiente de transición hasta 6 hojas en el ambiente de Valles Altos; estos resultados sugieren que la menor temperatura y el fotoperiodo corto conduce a un mayor desarrollo vegetativo de la planta.

Pecina *et al.* (2009a) encontraron que las características de la mazorca (componentes del rendimiento) se modificaron cuando los grupos de poblaciones nativas de diferente origen ecológico fueron establecidos en el ambiente de Valles Altos, mostrando en él su mejor expresión, en comparación con el ambiente del trópico seco, donde las condiciones térmicas son elevadas. En el mismo experimento encontró que los grupos de poblaciones de la parte baja de Tamaulipas, al desarrollarse en condiciones de Valles Altos fueron más tardíos, más asincrónicos, con mayor altura de la planta y número de hojas, comparados con el comportamiento mostrado en su región de origen (trópico).

Lafitte (2001) menciona que todos los cambios morfológicos mostrados son debidos al efecto de la temperatura, considerándola como el principal elemento climático que influye sobre el desarrollo del maíz; tanto, que la clasificación de su madurez se realiza con base en sus requerimientos térmicos para cubrir ciertas etapas fenológicas; por lo tanto, atribuye el menor rendimiento de una población de maíz tropical con respecto a su homóloga de región ecológica templada, a las temperaturas que son más altas en el trópico, por lo que el ciclo biológico se completa en menos tiempo; por la misma razón, los materiales precoces rinden menos que los tardíos.

Además de la influencia de la temperatura sobre el comportamiento de las tasas de los procesos metabólicos, la temperatura representa una “limitación escondida” para el potencial de rendimiento en muchas áreas agrícolas. En ambientes, las diferencias en el rendimiento de los cultivos pueden ser explicadas en términos generales, por el ciclo fenológico del cultivo; cuanto mayor es el ciclo del cultivo, más radiación es interceptada con la opción de producir más rendimiento (Paliwal, 2001).

Pérez *et al.* (2000) mencionan, al evaluar la selección masal visual como un método para la adaptación de diferentes razas mexicanas a condiciones de Valles Altos, que ésta modificó favorablemente las frecuencias génicas de las razas introducidas hasta

lograr su adaptación, aunque se observaron diferencias significativas entre ellas en la respuesta a la selección; estas diferencias podrían atribuirse a la capacidad de adaptación de cada raza, de modo que el avance genético dependería del grado de adaptación existente en el material exótico introducido; esta es la razón por la cual la mayor respuesta a la selección se observa en las razas que están menos adaptadas.

4.4. MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el ciclo primavera-verano 2010, bajo condiciones de riego, se estableció un ensayo de rendimiento en el Campo Agrícola Experimental Montecillo, del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, en el municipio de Texcoco, Estado de México, ubicado a los 19°29' latitud norte y 98°53' longitud oeste, con un altitud de 2250 msnm, con temperatura y precipitación media anual de 15 °C y 645 mm, respectivamente.

El ensayo se realizó en un diseño experimental en bloques completos al azar con tres repeticiones, cuya unidad experimental consistió en cuatro surcos de 5 metros de longitud y 0.80 cm de anchura. El experimento se sembró en suelo seco con riego inmediatamente después de la siembra. La fertilización se realizó con una dosis de 80-60-00, con todo el fósforo al momento de la siembra y sólo la mitad del nitrógeno, la otra mitad se aplicó al realizar el segundo de dos aporques, el control de maleza se realizó de acuerdo a las recomendaciones para la región.

En la siembra se establecieron 42 semillas por surco en 21 matas, aclareando 20 días después a una planta por mata para lograr 50 000 plantas/ha como densidad de siembra.

4.4.1. Material Vegetal

La evaluación se realizó en 24 poblaciones nativas de maíz originarias de tres regiones ecológicas de México (frío, templado y subtropical) y un híbrido comercial (H-San Josecito) desarrollado para los Valles Altos de México.

Las poblaciones de origen frío (Cuadro 10) fueron colectadas en cinco comunidades de cuatro municipios del Estado de Hidalgo, donde la variación altitudinal fue de 2745 a 2910 msnm, cuya temperatura media anual varía entre 12.1 °C a 19 °C y con una precipitación pluvial de 450 a 951 mm. Las poblaciones colectadas, de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951) incluyeron variantes de las razas Cónico, Cacahuacintle, Elotes cónicos, y variantes intermedias de Cónico-Arrocillo y Cónico-Cacahuacintle, entre las cuales se presentó variación en el color de grano, siendo predominantemente blanco, aunque también hubo azules, un amarillo y un pinto (blanco y azul).

De las poblaciones de origen templado (Cuadro 10) cinco provinieron de cuatro municipios del Estado de México, y una del municipio de Calpulalpan, estado de Tlaxcala; la variación en altura presentó un intervalo de 2260 a 2700 msnm, con temperatura media anual entre 13.2 y 15.6 °C y precipitación pluvial de 645 a 850 mm. El origen, según Wellhausen *et al.* (1951) fue predominante de la raza Chalqueño, aunque también hubo Cónico y variantes intermedias de Chalqueño-cónico, incluyendo poblaciones de grano blanco y azul.

Las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 10) fueron colectadas en cinco municipios del estado de Tamaulipas, localidades ubicadas a alturas entre 143 y 800 msnm, con temperatura media anual de 18 a 23.9 °C y precipitación pluvial de entre 700 a 800 mm, siendo de acuerdo con Wellhausen *et al.* (1951) de la raza Tuxpeño (Tuxpeño Norteño, Ortega *et al.* 1991) y todas de grano blanco.

Cuadro 10. Raza, color de grano y características climáticas de la localidad en la que se desarrollan las poblaciones de maíz nativo colectadas para el estudio de la estabilidad de la membrana celular y su termoestabilidad.

Región Ecológica	Población	Localidad de origen	Altitud (msnm)	T° (°C)	PP (mm)	Raza	Color del grano
Fría	Hgo1	Nopalillo, Epazoyucan, Hgo.	2842	17	450	Cónico	Blanco
	Hgo2	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.	2858	14	650	Cónico	Azul
	Hgo3	Cuyamaloya, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo4	El Susto, Singuilucan, Hgo.	2806			Elotes Cónicos	Azul
	Hgo5	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo6	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cónico	Blanco
	Hgo7	El Susto, Singuilucan, Hgo.				Cacahuacintle	Blanco
	Hgo8	La Presa, Tecozautla, Hgo.	2745			17	517
	Hgo9	La Presa, Tecozautla, Hgo.		Cónico-Arocillo	Amarillo		
	Hgo10	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.	2910	12.1	951	Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo11	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Arocillo	Blanco
	Hgo12	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico-Cacahuacintle	Blanco
	Hgo13	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Elotes Cónicos	Azul
	Hgo14	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Pinto
	Hgo15	Sta. Rosalía, Mineral del Monte, Hgo.				Cónico	Azul
Templada	StaCatA	Sta. Catarina del Monte, México				2700	13.2
	StaCatB	Sta. Catarina del Monte, México	Chalqueño-Cónico	Azul			
	Calpul	Calpulalpan, Tlaxcala	2580	14.0	645	Cónico	Blanco
	Tequex	Tequexquináhuac, México	2480	14.2	715	Chalqueño	Azul
	Poxtla	Ayapango, México	2550	15.6	850	Chalqueño	Azul
	Tlapala	Tlapala, Chalco, México	2260	15	850	Chalqueño	Blanco
Subtropical	Tam1	Cd. Hidalgo, Tamaulipas	400	22.5	700	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam2	Cd. Victoria, Tamaulipas	321	23.9	750	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam3	Cd. Ocampo, Tamaulipas	340	23	800	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam4	Tula, Tamaulipas	800	18	700	Tuxpeño Norteño	Blanco
	Tam5	Padilla, Tamaulipas	143	22.9	700	Tuxpeño norteño	Blanco
Testigo	HSnJosecito	Chapingo, Edo. Méx	2240	15.9	710	Cónico	Blanco

msnm = metros sobre el nivel del mar; T°= Temperatura media anual en grados Celsius; PP= precipitación media anual en mm.

4.4.2. Variables de rendimiento de grano y sus componentes

Rendimiento de grano (RG): Se calculó considerando la humedad del grano al momento de la cosecha (Hum), el índice de desgrane (IDg), el peso de las mazorcas primarias (PMzzPals) y secundarias (PMzsSecs), y la humedad del grano en condiciones de almacenamiento (0.86) utilizando la siguiente expresión matemática:

$$\text{Rto} = ((\text{PMzsPals} + \text{PMzsSecs}) * \text{IDg} * ((100 - \text{Hum})/100))/0.86;$$

Número (MzsPals) y peso de mazorcas principales (PMzsPals) y secundarias (MzsSecs y PMzsSecs): Durante la cosecha se cuantifico el número y el peso de mazorcas de orden primario y secundario

Durante la cosecha, se seleccionaron diez mazorcas representativas de cada población con las cuales se obtuvieron, mediante el promedio de los datos: **el índice de desgrane (IDg), longitud de la mazorca (LMz), Diámetro de la mazorca (DMz), Diámetro del olote (DO), Número de hileras por mazorca (NHMz), Número de granos por hilera (NGH), Peso de la mazorca (PMz), Peso del grano de la mazorca (Pg), Peso individual del grano (PIG).**

4.4.3. Variables fenológicas

Días a la floración masculina (DFM) y femenina (DFF): Se cuantificaron los días transcurridos desde la siembra (después del riego) hasta que 50 % de las plantas en la parcela hubieran iniciado la liberación de polen y la exposición de estigmas, respectivamente.

Asincronía floral (AsF): Se obtuvo por diferencia entre el DFM y DFF.

Período de floración masculina (PFM) y femenina (PFF): En diez plantas de cada parcela, se cuantifico el periodo en días, durante el cual la planta permaneció liberando polen y mantuvo sus estigmas receptivos.

Altura de la planta (AltPta): En diez plantas con competencia completa se midió la altura de la planta, considerándola desde la base del suelo hasta la lígula de la hoja bandera.

Altura de la mazorca (AltMz): En las plantas utilizadas para la altura de la planta, también se midió la altura de la mazorca, considerando, desde la base del suelo hasta el nudo de inserción de la mazorca.

Relación altura de la mazorca/altura de la planta: la relación se estimó dividiendo la altura de planta entre la altura de la mazorca.

4.4.4. Variables de sanidad y calidad de la mazorca y la planta

Sanidad de las mazorcas (SanMz): Se evaluó en la cosecha y de forma visual la sanidad total de las mazorcas por parcela, utilizando una escala con intervalo de 5 números, el 1 se utilizó para mazorcas sanas y el 5 para mazorcas con pudriciones.

Uniformidad de las mazorcas (UnifMz): La uniformidad de las mazorcas por parcela se evaluó en la cosecha y de manera visual, utilizando el 1 para mazorcas uniformes y el 5 para mazorcas desuniformes.

Enfermedades en las plantas (EnfPta): Previó a la cosecha, se evaluó en cada parcela la susceptibilidad a las enfermedades de cada población, utilizando el 1 para plantas libres de enfermedades y el 5 para plantas infestadas completamente con alguna enfermedad.

4.4.5. Análisis de datos

El análisis de los datos se realizó mediante el software SAS versión 8.1 (SAS, 2000) haciendo análisis de varianza por poblaciones, regiones y poblaciones dentro de regiones, y aplicando la prueba de medias de Tukey ($p \leq 0.05$).

4.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.5.1. Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones nativas de diferente origen ecológico.

La evaluación del rendimiento de grano se realizó para valorar el potencial productivo y la capacidad de adaptación de las poblaciones nativas provenientes de diferente origen ecológico desarrolladas en el ambiente templado, también para conocer las características morfológicas de las mazorcas de cada población que permitieran la explicación de su rendimiento; sin embargo, aun cuando se consideró el impacto del ambiente sobre las poblaciones, de acuerdo con Pecina *et al.* (2009) la temperatura (medias anuales de 18.5 a 22 °C) en el ambiente templado, fue adecuada para el desarrollo de todas las poblaciones, donde los autores encontraron la mejor expresión de las variables, al evaluar materiales de origen ecológico contrastante.

De acuerdo con el ANAVA (Cuadro 11) entre las poblaciones, entre regiones de origen y entre las poblaciones anidadas en regiones, hubo diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.05$) para rendimiento de grano (RG) y para la mayoría de sus componentes, Las diferencias fueron significativas ($p \leq 0.05$) para las poblaciones en el índice de desgrane (IDg) y en las poblaciones anidadas en regiones de origen para el RG y para las mazorcas principales (MzsPals); no se encontraron diferencias significativas en IDg entre regiones de origen y en las poblaciones anidadas en las regiones de origen.

Las diferencias encontradas en la evaluación del RG y sus componentes fueron explicadas por la gran variabilidad genética presente en el maíz nativo evaluado, más aún cuando se consideran diferentes razas y regiones ecológicas contrastantes, establecidas en un ambiente diferente al de su origen, al menos para las poblaciones de frío y del subtrópico.

Cuadro 11. Cuadrados medios y significancia estadística en la evaluación del rendimiento y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

FV	GL	RG	MzsPals	PMzsPals	MzsSecs	PMzsSecs	IDg
Poblaciones	24	4646983**	201.71**	10333175**	62.27**	37180**	0.005*
Regiones	2	25062888**	695**	55013339**	39.76**	127653**	0.007 ^{ns}
Poblaciones (Regiones)	22	2790991*	156*	6271342*	39.76**	28955**	0.004 ^{ns}
Error		1465215	60.73	2878750	10.31	5347	0.002
CV (%)		45.29	21.22	45.76	61.89	108.96	5.97

GL = Grados de libertad; RG = Rendimiento de grano, MzsPals = Número de mazorcas principales; PMzsPals = Peso de las mazorcas principales; MzsSecs = Número de mazorcas secundarias; PMzsSecs = Peso de las mazorcas secundarias; IDg = Índice de desgrane. ** = Diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$); * = Diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$); ^{ns}: diferencias estadísticas no significativas

FV	GL	LMz	DMz	DO	NHMz	NGH	PMz	Pgr	PIG
Población	24	3.65**	0.439**	0.25**	8.61**	37.47**	3021**	2539**	12476**
Región	2	13.54**	2.33**	0.57**	33.57**	225**	19763**	16998**	72746**
Población (Región)	22	2.76**	0.26**	0.22**	6.34**	20.41**	1499**	1224**	6997**
Error		1.12	0.103	0.046	0.63	8.08	473	423.5	1497
C V (%)		8.11	7.41	9.27	5.75	10.49	19.08	20.43	12.7

GL = Grados de libertad; LMz = Longitud de mazorca; DMz = Diámetro de mazorca; DO = Diámetro de olote; NHMz = Número de hileras por mazorca; NGH = Número de granos por hilera; PMz = Peso de mazorca; Pgr = Peso de grano por mazorca; IDg = Índice de desgrane; ** = Diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$); * = Diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$); ^{ns} = diferencias estadísticas no significativas.

Los coeficientes de variación (CV) fueron bajos en la mayoría de las variables, dada la similitud de respuesta entre las poblaciones; sin embargo, en el número de mazorcas secundarias (MzsSecs) y más aún en el peso de estas mazorcas (PMzsSecs), los coeficientes de variación fueron altos, esto debido a que en la mayoría de las poblaciones el número de mazorcas secundarias fue reducido o nulo, por lo tanto, la media fue muy baja lo que hizo que al dividirla entre la desviación estándar provocó la elevación considerablemente del valor de C V.

En cuanto al rendimiento de grano y sus componentes entre regiones de origen, se encontró que entre regiones de origen hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el RG; las poblaciones de origen templado mostraron mayor RG (3.90 kg/parcela), tal como se esperaba, dadas las condiciones ambientales favorables para su desarrollo; el segundo mejor rendimiento lo presentaron las poblaciones del subtrópico (2.96 kg/parcela), mientras que las de origen frío fueron las de menor respuesta (2.04 kg/parcela); por lo tanto, la capacidad de adaptación fue mayor en las

subtropicales que en las frías, comportamiento también mencionado por Blum (1988), al encontrar que poblaciones de origen tropical pueden adaptarse más fácilmente a condiciones de menor temperatura, que aquellas de origen frío a condiciones de temperatura alta. El valor promedio mostró que las diferentes regiones de origen no superaron el RG del testigo (Cuadro 12), lo cual era esperado, dada la mayor heterosis y adaptación de éste sobre las poblaciones nativas.

Se observó que el RG entre las regiones de origen, además de ser resultado del potencial genético de las poblaciones, estuvo relacionado con el grado de adaptación o a la capacidad de cada población para adaptarse al ambiente templado, concordando con lo que lo descrito por Pecina *et al.* (2009); en sentido contrario, las poblaciones con menor capacidad de adaptación, al presentar menor rendimiento, fueron las poblaciones de origen frío. Otra explicación a la tendencia en los rendimientos encontrados está asociada con las unidades calor necesarias para completar su ciclo biológico (Lafitte, 2001); mientras que para las poblaciones templadas las temperaturas incidentes fueron las normales, para las de frío fueron contrastantes, provocando el desarrollo acelerado y por lo tanto, el acortamiento de las etapas fenológicas (*e.g.* periodo de llenado de grano), que finalmente se traducen en afectaciones al RG, además de que la mayoría de las poblaciones de origen frío se cultivan en temporal, en sus regiones de origen; comportamiento similar ocurrió en las subtropicales, aunque en este caso, dado el mayor requerimiento de calor, ocurrió el alargamiento del ciclo biológico, volviéndolas tardías, aunque con menor efecto sobre el RG, comparadas con las poblaciones de origen frío.

En los componentes del rendimiento, las poblaciones de origen templado, que presentaron mayor RG, mostraron mayor PmzsPals, IDg, LMz, DMz, NHMz, PMz, Pgr y PIG; cuyas características se asocian con el mayor número de granos por unidad de superficie y mayor peso, lo cual explica la expresión del rendimiento, tal como lo mencionan Espinosa *et al.* (2004) en su estudio con maíces prolíficos. Las características superiores también están relacionadas con su raza: Chalqueño es sobresaliente por su alta capacidad productiva (Goodman y Brown, 1988). Las poblaciones subtropicales, con el segundo mejor rendimiento, mostraron mayor

MzsPals, MzasSecs, PmzsSecs y NGH; en sentido contrario, el menor RG en la región fría se explica por sus componentes de rendimiento inferiores, comparados con el resto de las regiones de origen.

Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de la región fría

El RG entre las poblaciones de origen frío (Cuadro 12) fue estadísticamente el mismo ($p \leq 0.05$); aun cuando su intervalo de variación fluctuó de 1.26 kg/parcela (Hgo7) a 3.63 kg/parcela (Hgo9). La semejanza del rendimiento entre las poblaciones se explicó por la similitud en los componentes del rendimiento como PMzPals, MzasSecs, PMzSecs, DMz, PMz y Pgr, lo cuales según Espinosa *et al.* (2004) y Pecina *et al.* (2009) están asociados directamente con el rendimiento.

A pesar de la semejanza en el RG, destacaron las poblaciones Hgo1, Hgo2, Hgo3, Hgo5, Hgo6 e Hgo9, las cuales presentaron RG por encima del valor medio regional (2.04 kg/parcela), los cuales se explican por la mejor expresión en los componentes de rendimiento en donde hubo diferencias significativas como MzsPals, LMz, NGH y PIG. Las poblaciones mencionadas constituyeron un subgrupo de origen, el cual concentró a las poblaciones que son cultivadas a menos de 2900 msnm, y con temperaturas medias anuales de entre 14 y 19 °C (Cuadro 10). El resto de las poblaciones del mismo origen frío, presentaron menor RG con respecto al valor medio regional, asociado con la menor expresión en sus componentes del rendimiento; la mayoría fueron aquellas que se cultivan por encima de los 2900 msnm con temperatura media anual de 12 °C (Cuadro 10) y en condiciones de temporal extremo, por lo tanto, tuvieron menor posibilidad o capacidad de adaptarse a las condiciones climáticas templadas.

Las poblaciones de origen frío con RG superior al valor promedio regional (2.04 kg/parcela), mostraron en proporción de rendimiento entre 40 % (Hgo9) y 62 % (Hgo5) menor que el testigo H-San Josecito (5.94 kg/parcela); en el caso de la población con menor RG (Hgo7) la diferencia fue 79 %.

Cuadro 12. Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico establecidas en condiciones ambientales templadas.

Población	RG	MzsPals	PMzsPals	MzsSecs	PMzsSecs	IDg
Región fría						
Hgo1	2.89 a	37 ab	4.87 a	5 a	0.118 a	0.82 ab
Hgo2	2.46 a	37 ab	2.96 a	6 a	0.034 a	0.91 a
Hgo3	2.47 a	42 ab	3.31 a	3 a	0.013 a	0.92 a
Hgo4	1.66 a	27 ab	1.99 a	0 a	0.000 a	0.88 ab
Hgo5	2.26 a	36 ab	3.23 a	2 a	0.011 a	0.90 ab
Hgo6	2.95 a	35 ab	3.74 a	2 a	0.017 a	0.91 a
Hgo7	1.26 a	21 b	1.58 a	1 a	0.002 a	0.87 ab
Hgo8	1.48 a	30 ab	2.73 a	2 a	0.016 a	0.75 b
Hgo9	3.63 a	48 ab	4.48 a	3 a	0.014 a	0.91 a
Hgo10	1.83 a	37 ab	2.31 a	3 a	0.018 a	0.91 a
Hgo11	1.60 a	29 ab	2.01 a	2 a	0.008 a	0.89 ab
Hgo12	1.56 a	25 ab	1.90 a	4 a	0.009 a	0.89 ab
Hgo13	1.56 a	31 ab	1.79 a	3 a	0.007 a	0.91 a
Hgo14	1.64 a	35 ab	2.39 a	5 a	0.043 a	0.89 ab
Hgo15	1.42 a	33 ab	1.66 a	4 a	0.003 a	0.88 ab
Prom	2.04 B	35 B	3.21 B	3 B	0.030 B	0.87 AB
DHS Pob	3.5	23	5.0	10	0.215	0.15
Región templada						
StaCatA	1.64 b	22 b	2.04 b	2 b	0.014 b	0.90 a
StaCatB	3.97 ab	47 a	5.49 ab	4 b	0.075 ab	0.92 a
Tequex	3.98 ab	45 a	5.09 ab	6 b	0.041 b	0.92 a
Calpul	3.46 ab	37 ab	4.50 ab	1 b	0.011 b	0.92 a
Poxtla	2.87 ab	38 ab	4.21 ab	4 b	0.030 b	0.87 a
Tlapala	5.43 a	47 a	7.44 a	15 a	0.243 a	0.87 a
Prom	3.50 A	39 B	4.8 A	5.3 B	0.069 B	0.90 A
DHS Pob	2.9	19.0	4.10	8	0.178	0.12
Región subtropical						
Tam1	3.55 a	44 a	5.45 a	12 a	0.093 b	0.87 a
Tam2	3.00 a	51 a	5.30 a	13 a	0.337 a	0.85 a
Tam3	2.33 a	41 a	3.49 a	9 a	0.079 b	0.81 a
Prom	2.96 AB	46 A	4.75 A	11 A	0.170 A	0.84 B
DHS Pob	2.80	18	3.95	8	0.170	0.12
DHS Reg	1.01	6.5	1.42	2.69	0.061	0.04
Testigo	5.94	43	8.74	18	0.442	0.85

RG = Rendimiento de grano (kg/parcela), **MzsPals** = Número de mazorcas principales; **PMzsPals** = Peso de mazorcas principales (kg); **MzsSecs** = Número de mazorcas secundarias; **PMzsSecs** = Peso de mazorcas secundarias (kg); **IDg** = Índice de desgrane. **DHS** = Diferencia honesta significativa (Tukey $\alpha=0.05$). En columnas, entre las poblaciones de cada región de origen, letras iguales (minúsculas) y entre regiones (mayúsculas) indican diferencias no significativas.

Cuadro 12, continuación. Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico establecidas en condiciones ambientales templadas.

Población	LMz	DMz	DO	NHMz	NGH	PMz	Pgr	PIG
Región Fría								
Hgo1	13.9 a	4.1 a	2.8 a	14 bcd	29 a	111.8 a	92.2 a	255 ab
Hgo2	13.3 a	4.6 a	2.3 ab	16 ab	28 ab	120.4 a	109.1 a	291 ab
Hgo3	13.1 ab	4.3 a	2.0 b	12 de	29 a	115.2 a	105.7 a	325 ab
Hgo4	12.3 ab	4.5 a	2.3 ab	17 a	24 ab	92.3 a	81.7 a	244 b
Hgo5	12.5 ab	4.5 a	2.4 ab	13 cde	24 ab	119.0 a	107.7 a	359 a
Hgo6	13.0 ab	4.6 a	2.3 ab	14 cd	25 ab	126.3 a	114.9 a	350 ab
Hgo7	12.5ab	4.3 a	2.4 ab	13 cde	20 b	84.5 a	73.4 a	362 a
Hgo8	12.4b	4.1 a	2.1 b	13 cde	26 ab	105.7 a	75.4 a	329 ab
Hgo9	12.3 ab	4.2 a	2.1 b	15 ab	27 ab	111.3 a	101.8 a	272 ab
Hgo10	13.4 a	4.2 a	2.0 b	11 e	26 ab	102.3 a	93.8 a	344 ab
Hgo11	12.5 ab	4.3 a	2.3 ab	14 bcd	24 ab	99.5 a	88.5 a	357 a
Hgo12	13.2 ab	4.2 a	2.2 ab	12 de	25 ab	95.5 a	85.4 a	339 ab
Hgo13	10.1 b	4.1 a	1.9 b	14 bcd	21 ab	73.9 a	67.9 a	253 ab
Hgo14	13.4 a	4.2 a	2.1 b	13 cde	27 ab	101.6 a	90.8 a	289 ab
Hgo15	11.5 ab	3.9 a	2.2 ab	14 bcd	24 ab	78.4 a	69.3 a	242 ab
Promedio	12.8 B	4.27 B	2.2 B	14 B	25 C	109.61 B	95.76 B	310 B
DHS Pob	3.1	0.9	0.6	2.3	8.4	64.1	60.6	114
Región templada								
StaCatA	11.9 b	4.2 b	2.2 c	15 b	24 a	91.90 c	83.40 b	263 c
StaCatB	14.4 ab	4.9 ab	2.4 c	15 b	28 a	172.2 ab	157.7 a	405 a
Tequex	14.2 ab	4.5 b	2.1 c	13 c	30 a	140.2 bc	129.3 ab	375 ab
Calpul	13.5 ab	4.8 ab	2.2 c	13 c	27 a	146.4 b	135.0 a	401 a
Poxtla	14.1 ab	4.4 b	2.5 bc	15 b	28 a	135.4 bc	118.1 b	313 abc
Tlapala	14.7 a	5.4 a	3.1 a	18 a	27 a	200.2 a	174.9 a	369 ab
Promedio	13.8 A	4.7 A	2.4 A	15 A	28 B	150.0 A	133.8 A	354 A
DHS Pob	2.6	0.8	0.5	1.9	6.9	53.1	50.2	94.4
Región Subtropical								
Tam1	12.6 a	4.1 a	2.4 a	12 a	33 a	99.6 a	87.2 a	232 a
Tam2	13.3 a	4.0 a	2.5 a	12 a	34 a	97.2 a	82.9 a	205 a
Tam3	14.1 a	3.4 a	2.6 a	11 a	32 a	65.8 a	53.3 a	146 a
Promedio	13.3 AB	3.8 C	2.5 A	12 C	33 A	87.52 B	74.4 B	194 C
DHS Pob	2.5	0.7	0.5	1.9	6.6	50.7	48.0	90.2
DHS Reg	0.89	0.26	0.18	0.66	2.38	18.27	17.28	32.5
Testigo	15.1	4.3	3.0	14	34	164.0	138.8	296

LMz = Longitud de mazorca (cm); **DMz** = Diámetro de mazorca (cm); **DO** = Diámetro de olote (cm); **NHMz** = Número de hileras por mazorca; **NGH** = Número de granos por hilera; **PMz** = Peso de mazorca (g); **Pgr** = Peso del grano por mazorca (g); **PIG** = Peso individual de grano (mg). **DHS** = Diferencia honesta significativa (Tukey $\alpha=0.05$). En columnas, entre las poblaciones de cada región de origen, letras iguales (minúsculas) y entre regiones de ecológicas (mayúsculas) indican diferencias no significativas.

Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de la región templada

El rendimiento de grano de las poblaciones templadas fue el mayor entre las regiones de origen, demostrando su adaptación al ambiente de evaluación; entre poblaciones, hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), donde Tlapala tuvo el mayor rendimiento de grano (5.43 kg/parcela) y StaCatA el más bajo (1.64 kg/parcela); el resto presentó rendimientos intermedios, con un intervalo de variación entre 3.98 y 2.87 kg/parcela, aunque aún mayores al valor promedio de las regiones de origen. Con respecto al testigo, las poblaciones con mayor RG (Tlapala) y menor (StaCatA), mostraron una diferencia de 10 y 73 % menos RG, respectivamente; sin embargo, considerando que Poxtla y Tlapala son poblaciones con varios ciclos de mejoramiento en los Valles Altos, podría entenderse el mayor RG, al menos en el caso de Tlapala.

El mayor RG de Tlapala se explicó por la superioridad, con respecto al resto de las poblaciones del mismo origen, en la mayoría de los componentes del rendimiento. Con respecto al testigo, Tlapala tuvo valores mayores en componentes de rendimiento como MzsPals, IDg, DMz, NHMz, PMz, Pgr y PIG, por lo cual se consideró como sobresaliente entre todas las poblaciones evaluadas. Las poblaciones con RG intermedio (StaCatB, Tequex, Calpul y Poxtla) presentaron componentes de rendimiento similares, sobresaliendo StaCatB y Tequex, al presentar PIG mayor a 400 mg.

Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones de maíz nativo de la región subtropical

Para RG, las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 12) no presentaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), esto es explicado por la semejanza en la mayoría de sus componentes, salvo en el PMzsSecs, donde Tam2 fue menor; esto demuestra que el ambiente templado provocó el mismo efecto sobre los componentes del rendimiento entre las poblaciones subtropicales, además, pudiera considerarse la existencia de menor variabilidad genética, que aunque el número de poblaciones fue reducido y éstas fueron colectadas de diferentes municipios, las

condiciones climáticas de las que provienen son muy semejantes, lo cual afecta considerablemente la variabilidad.

4.5.2. Comportamiento de la floración en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

La evaluación de las características de la floración se realizó mediante la determinación del número de días a la floración masculina (DFM) y femenina (DFF), la asincronía floral (AsF) entre éstas, el periodo de floración masculina (PFM) y femenina (PFF), ya que como lo señalan Pecina *et al.* (2009) la evaluación de los DFM y los DFF, junto con otras variables como la longitud de entrenudos, altura de planta y número de hojas, podrían ser consideradas como indicadores de la respuesta al ambiente de las poblaciones introducidas.

En la evaluación de los PFM y PFF, aunque se encontraron diferencias significativas, no hubo ninguna relación con el ciclo fenológico (precoz, intermedio o tardío); sin embargo, aunque tales periodos fueron similares con los del testigo, dada la asincronía floral, son deseables periodos largos de liberación de polen para la eficiente fecundación de las flores femeninas, aunque la energía requerida podría considerarse alta, lo cual es indeseable dado que puede ser aprovechada durante el período de llenado del grano.

El análisis de varianza mostró diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre poblaciones, entre regiones y en las poblaciones anidadas en las regiones de origen, para todas las variables relacionadas con la floración (Cuadro 13).

La significancia estadística encontrada en la mayoría de las variables estudiadas en los diferentes factores de variación considerados se explicó por las diferencias fenológicas existentes entre las poblaciones de una misma región y por supuesto entre poblaciones de distintos orígenes, provocadas por la adaptación de cada población nativa al microclima en el cual se desarrolla cotidianamente, que contrastó con el ambiente (templado) en el cual se llevó a cabo la evaluación en campo.

Cuadro 13. Cuadrados medios y niveles de significancia de características fenológicas de las poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico

FV	GL	DFM	DFF	AsF	PFM	PFF
Poblaciones	24	206**	169**	12*	7.48**	20.37**
Regiones	2	1337**	1069**	15.01*	2.36**	6.07**
Poblaciones (Regiones)	22	104**	88.14**	11.74*	7.94**	21.67**
Error		20.65	22	5.2	0.00001	0.00013
C V (%)		5.7	5.4	32.53	6.25	0.086

DFM = Días a la floración masculina; **DFF** = Días a la floración femenina; **AsF** = Asincronía Floral; **PFM** = Período de floración masculina; **PFF** = Período de floración femenina. **= Diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$); * = Diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$); ns = diferencias estadísticas no significativas.

De acuerdo con los valores promedio de las regiones de origen (Cuadro 14) las poblaciones de origen frío y templado mostraron ciclo precoz, de acuerdo a la clasificación utilizada por Sánchez (2009) en mestizos de líneas prolíficas evaluadas en los Valles Altos, al presentar DFM de 77 a 80 días después de la siembra, respectivamente, mientras que las poblaciones de origen subtropical mostraron un ciclo tardío (95 días). El ciclo de las poblaciones templadas pudo considerarse normal, dadas las condiciones climáticas en las cuales fueron establecidas; sin embargo, tanto las poblaciones de origen frío (precozes) y las poblaciones subtropicales (tardías), fueron afectadas por el ambiente; este comportamiento puede explicarse por los diferentes requerimientos de unidades calor característicos de cada población para completar sus fases fenológicas, tal como lo menciona Lafitte, 2001.

La asincronía floral (AsF) mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre regiones de origen; la AsF presentó un intervalo de variación de 5.3 a 7.3 días, siendo mayor e igual entre las poblaciones de frío y templado, y menor en el caso de las subtropicales; sin embargo, aun cuando la AsF sea explicada por la variabilidad genética dentro de las poblaciones nativas, se consideró alta, tal como se refleja al ser comparadas con el testigo (3 días).

La evaluación del PFM y PFF mostró diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre regiones de origen; el PFM presentó un intervalo de variación de 11.4 a 12 días, donde, estadísticamente las poblaciones templadas mostraron un PFM más prolongado que las frías y éstas sobre las subtropicales, aunque las diferencias hayan sido menores a un día. El PFF presentó un intervalo de variación de 12.9 a 14 días,

también con diferencias de un día y siguiendo el mismo comportamiento que el PFM, entre regiones de origen.

Floración en poblaciones de maíz nativo de la región fría

En la evaluación de los DFM y los DFF no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre las poblaciones de origen frío, aunque el intervalo de variación de los DFM haya sido de 73 a 86 días después de la siembra y en los DFF de 80 a 90 días después de la siembra; sin embargo, de acuerdo con la clasificación empleada, Hgo1 (86 días) presentó un ciclo intermedio, mientras que el resto de las poblaciones fueron de ciclo precoz (70-80 DFM); la expresión de precocidad se debió a la aceleración del ciclo biológico de las plantas, ya que éstas fueron estresadas por las condiciones térmicas del clima en el que fueron establecidas (templado), pudiendo cubrir las unidades calor necesarias más rápidamente, comparadas con aquellas donde comúnmente eran cultivadas (frío).

Las poblaciones de la región fría mostraron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en la AsF, donde el intervalo de variación fue de 4 a 11 días; siendo menor y aceptable en Hgo1 y Hgo12, con 4 días de AsF, pero alto en el resto de las poblaciones (6 a 11 días), tal como se observa al ser comparadas con el testigo cuya AsF fue de 3 días.

En los PFM y PFF hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$); en el PFM hubo una variación de 10 a 14 días, donde Hgo7 presentó el mayor período mientras que en Hgo10 e Hgo13 fueron las del menor período. El PFF fue mayor por un día que el PFM, variando de 11 a 15 días, aunque el intervalo fue igual (4 días); las poblaciones con mayor PFF fueron Hgo3, Hgo7 y Hgo14, las cuales no coinciden con la mayor o menor AsF; aquéllas con menor PFF fueron Hgo1, Hgo2 e Hgo8; se encontró correspondencia en Hgo7 entre el mayor PFM con el mayor PFF; sin embargo, más que el período de floración masculina o femenina largos, lo deseable es que las poblaciones presenten la menor asincronía floral.

Floración en poblaciones de maíz nativo de la región templada

En la evaluación de la floración de las poblaciones de origen templado hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en los DFM, PFM y PFF, mientras que en los DFF y AsF no se presentaron diferencias.

Los DFM presentaron un intervalo de variación de 74 a 83 días; StaCatA, StaCatB, Tequex y Calpul, mostraron ciclo precoz, mientras que Tlapala y Poxtla presentaron ciclo intermedio; lo cual podría explicar en parte el mayor rendimiento de Tlapala.

La asincronía floral varió de 5 a 10 días; Tlapala mostró la menor AsF, aunque tuvo dos días más con respecto al testigo, mientras Tequex y Calpul fueron las poblaciones con mayor AsF, 7 días más que el testigo.

El PFM en las poblaciones templadas mostró una variación de 10 a 13 días, mientras que en el PFF la variación fue mayor, de 11 a 17 días; Tequex mostró el mayor PFM y StaCatA el mayor PFF; sin embargo, no se encontró relación alguna entre los períodos de floración con la AsF, por lo que podría considerarse una característica propia de cada población que no controlada sólo por el genotipo; sin embargo, se busca, en los materiales mejorados que la AsF sea mínima o nula, y que los periodos de floración sean más cortos, para evitar la pérdida de energía que implica la liberación del polen.

Cuadro 14. Características fenológicas de las poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico

Población	DFM	DFF	AsF	PFM	PPF
Región Fría					
Hgo1	86 a	90 a	4 b	13 b	11 e
Hgo2	74 a	80 a	6 ab	11 d	11 e
Hgo3	74 a	83 a	9 ab	11 d	15 a
Hgo4	75 a	86 a	11 a	13 b	13 c
Hgo5	77 a	83 a	6 ab	11 d	14 b
Hgo6	76 a	84 a	8 ab	11 c	12 d
Hgo7	76 a	84 a	8 ab	14 a	15 a
Hgo8	79 a	86 a	7 ab	11 d	11 e
Hgo9	73 a	82 a	9 ab	12 c	15 a
Hgo10	76 a	84 a	8 ab	10 e	12 d
Hgo11	79 a	86 a	7 ab	11 d	13 c
Hgo12	80 a	84 a	4 b	12 c	13 c
Hgo13	73 a	81 a	8 ab	10 e	13 c
Hgo14	78 a	84 a	6 ab	11 d	15 a
Hgo15	73 a	81 a	8 ab	11 d	14 b
Prom	77 B	84 B	7.3 A	11.5 B	13 B
DHS Pob	13.4	13.8	6.7	0.00	0.02
Región Templada					
StaCatA	80 ab	87 a	7 a	12 b	17 a
StaCatB	77 ab	84 a	7 a	11 c	12 d
Tequex	74 b	84 a	10 a	13 a	14 c
Calpul	74 b	84 a	10 a	12 b	11 e
Poxtla	81 ab	89 a	8 a	12 b	14 c
Tlapala	83 ab	88 a	5 a	10 d	15 b
Prom	80 B	87 B	7.0 AB	12 A	14 A
DHS Pob	11.1	11.4	5.6	0	0.02
Región Subtropical					
Tam1	96 b	100 b	5 a	9 b	10 b
Tam2	81 c	85 c	4 a	16 a	21 a
Tam3	110 a	117 a	7 a	9 b	8 c
Prom	95 A	101 A	5.3	11.4 C	12.9 C
DHS Pob	10.6	10.9	5.3	0.0	0.02
DHS Reg	3.81	3.94	1.9	0.00	0.00097
Testigo	89	92	3	13	15

DFM = Días a la floración masculina; **DFF** = Días a la floración femenina; **AsF** = Asincronía Floral; **PFM** = Período de floración masculina; **PPF** = Período de floración femenina. **DHS** = Diferencia honesta significativa (Tukey $\alpha=0.05$). En columnas, entre las poblaciones de cada región de origen, letras iguales (minúsculas) y entre regiones de ecológicas (mayúsculas) indican diferencias no significativas.

Floración en poblaciones de maíz nativo de la región subtropical

Los DFM, DFF, PFM y PFF mostraron diferencias estadísticas significativas entre las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 14), mientras que en la AsF no se presentaron diferencias.

Entre las poblaciones del subtrópico, los DFM presentaron una variación de 81 a 110, existiendo un mes de diferencia entre los extremos; estos resultados reflejan la desadaptación para este carácter de las poblaciones subtropicales a las condiciones ambientales templadas, cuyo principal efecto es la prolongación del ciclo biológico, asociado con el requerimiento de unidades calor, entre otros factores. Tam2 presentó un ciclo intermedio, mientras el resto fueron de ciclo tardío, siendo aún mayor en Tam3.

La AsF tuvo un intervalo de variación de 4 a 7 días, y fue menor en Tam2. El PFM varió de 9 a 16 días, también mayor en Tam2 e igual en Tam1 y Tam3. A diferencia de las poblaciones de las otras regiones de origen, en las subtropicales, el PFF mostró una mayor variación, ya que osciló entre 8 y 21 días, siendo mayor en Tam2.

4.5.3. Altura de la planta y de la mazorca e índice de posición de la mazorca en poblaciones nativas de maíz de diferente origen ecológico

De acuerdo con el ANAVA para las características de altura de planta y de mazorca (Cuadro 15) hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las poblaciones y entre las regiones de origen para altura de planta (AltPta) y altura de mazorca (AltMz) y solo para AltMz entre las poblaciones anidadas en regiones de origen. El índice de posición de mazorca (relación AltMz/AltPta) en los diferentes factores de variación y para poblaciones anidadas entre regiones de origen, no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). La similitud estadística en AltMz/AltPta en los diferentes factores de variación indicó que la mazorca estuvo ubicada a la misma altura en proporción al tamaño de la planta.

Cuadro 15. Cuadrados medios de la altura de la planta, de la mazorca y de la relación entre éstas en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

FV	GL	AltPta	AltMz	IPosMz
Poblaciones	24	1929**	812**	0.004 ^{ns}
Regiones	2	15102**	4428**	0.0009 ^{ns}
Poblaciones (Regiones)	22	731 ^{ns}	484*	0.004 ^{ns}
Error		423.18	249.41	0.002
CV (%)		9.97	12.34	8.29

FV = Factor de variación; **GL**= Grados de libertad; **AltPta** = Altura de la planta; **AltMz** = Altura de la mazorca; **IPosMz** = Relación de la altura de la mazorca/ altura de planta; **CV**= Coeficiente de variación.

De acuerdo con la prueba de medias (Tukey, $\alpha= 0.05$) las poblaciones de origen subtropical presentaron las plantas más altas (243 cm), seguidas de las poblaciones de origen templado (224 cm), mientras que las plantas más pequeñas fueron las de las poblaciones de origen frío (190 cm) (Cuadro 16); estos resultados muestran la variabilidad genética en respuesta al ambiente de las poblaciones de diferente origen ecológico.

La mazorca significativamente estuvo ubicada a la misma altura de la planta, entre las poblaciones del subtrópico (148 cm) y templado (138 cm) y a menor altura en las poblaciones de origen frío (119 cm), asociado, por supuesto, con el menor tamaño de la semilla; sin embargo, tal como se mencionó anteriormente aunque la altura de inserción de la mazorca en la planta fue la misma, ésta fue proporcional al tamaño de la planta.

Cuadro 16. Altura de la planta, de la mazorca y su relación entre estas dos variables en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

Población	AltPta	AltMz	IPosMz
Región Fría			
Hgo1	157 a	80.0 b	0.50 b
Hgo2	196 a	119 ab	0.60 ab
Hgo3	204 a	124 ab	0.61 ab
Hgo4	183 a	112 ab	0.62 ab
Hgo5	213 a	132 a	0.62 ab
Hgo6	212 a	135 a	0.64 a
Hgo7	173 a	103 ab	0.60 ab
Hgo8	201 a	122 ab	0.60 ab
Hgo9	188 a	129 a	0.69 a
Hgo10	187 a	120 ab	0.64 a
Hgo11	189 a	129 a	0.68 a
Hgo12	195 a	121 ab	0.62 ab
Hgo13	189 a	130 a	0.69 a
Hgo14	195 a	126 ab	0.64 a
Hgo15	173 a	106 ab	0.61 ab
Prom	192 C	117 B	0.61 A
DHS Reg	60.7	46.6	0.13
Región Templada			
StaCatA	202 a	135 a	0.67 a
StaCatB	238 a	148 a	0.62 a
Tequex	210 a	130 a	0.62 a
Calpul	218 a	130 a	0.60 a
Poxtla	233 a	143 a	0.62 a
Tlapala	244 a	150 a	0.62 a
Prom	224 B	138 A	0.62 A
DHS Reg	50.2	38.6	0.11
Región Subtropical			
Tam1	236 a	146 a	0.62 a
Tam2	228 a	139 a	0.61 a
Tam3	266 a	159 a	0.60 a
Prom	243 A	148 A	0.61 A
DHS Pob	48.0	36.8	0.10
DHS Reg	17.2	13.2	0.04
Testigo	222.7	126.9	0.57

AltPta = Altura de la planta; **AltMz** = Altura de la mazorca (cm); **IPosMz**: relación altura de la mazorca/altura de la planta. **DHS**: Diferencia honesta significativa (Tukey $\alpha=0.05$). En columnas, entre las poblaciones de cada región de origen, letras iguales (minúsculas) y entre regiones de ecológicas (mayúsculas) indican diferencias no significativas.

Altura de planta y de mazorca e índice de posición de la mazorca en poblaciones nativas de la región fría

Las poblaciones de origen frío (Cuadro 16), de acuerdo a la prueba de medias, no mostraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en AltPta; sin embargo, la variación fue desde 157 cm hasta 213 cm. La altura de inserción de la mazorca mostró diferencias significativas, en un intervalo de variación de 80 hasta 132 cm, donde Hgo1 presentó la inserción de la mazorca menor e Hgo5 la altura mayor. Considerando el arquetipo de la planta de maíz, es necesario que las mazorcas estén ubicadas por encima de la mitad de la planta, para mayor eficiencia en la translocación de asimilados, lo cual corresponde al valor de IPosMz de 0.60; de acuerdo a esta característica Hgo1, Hgo9, Hgo11 y Hgo13, presentaron altura de inserción de la mazorca indeseable.

Altura de planta y de mazorca e índice de posición de la mazorca en poblaciones de la región templada

En las poblaciones de origen templado no hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en ninguna de las variables consideradas (Cuadro 16); todas las poblaciones de origen templado mostraron alturas de planta superiores a 2 m, variando desde 202 cm hasta 244 cm; la altura de la mazorca varió de 130 cm a 150 cm y el IPosMz varió de 0.60 a 0.67.

De acuerdo con los resultados del Cuadro 16, StaCatB y Tlapala fueron las poblaciones con características no deseables, debido a la mayor altura de la planta.

Altura de planta y de mazorca e índice de posición de la mazorca en poblaciones de la región subtropical

Las poblaciones de origen subtropical (Cuadro 16) mostraron plantas con las mayores alturas entre regiones de origen, sin encontrar diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre las poblaciones; pero presentaron un intervalo de variación de 228 cm hasta 266 cm, con alturas de la mazorca desde 139 cm a 159 cm. El IPosMz en las diferentes poblaciones de esta región de origen fue similar a la deseable (0.60).

De las poblaciones de esta región, Tam3 presentó plantas muy altas (265 cm), característica no deseable de acuerdo al arquetipo de los maíces mejorados.

4.5.4. Susceptibilidad a enfermedades, uniformidad y sanidad de mazorca de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico

El ANAVA (Cuadro 17) para calificación de sanidad de las mazorcas, uniformidad e infestación o daño por enfermedades de las plantas de cada población mostró diferencias significativas entre poblaciones, al igual que entre regiones de origen. No hubo diferencias entre las poblaciones dentro de las regiones de origen, en estas variables.

Cuadro 17. Cuadrados medios y significancia en la evaluación de la sanidad de las mazorcas, uniformidad y susceptibilidad a enfermedades en las plantas de poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

FV	GL	SanMz	UnifMz	EnfPta
Poblaciones	24	0.89**	0.75NS	1.2**
Regiones	2	6.17**	3.24*	8.0**
Poblaciones (Regiones)	22	0.41 ^{ns}	0.52 ^{ns}	0.58 ^{ns}
Error		0.3	0.5	0.35
C V (%)		17.11	23.62	26.91

FV= Factor de variación; **GL** = Grados de libertad; **SanMz** = Sanidad de la mazorca; **UnifMz** = Uniformidad de la mazorca; **EnfPta** = Susceptibilidad a enfermedades; **CV**= Coeficiente de variación

De acuerdo al análisis por regiones, las poblaciones de origen templado y subtropical tuvieron mazorcas más sanas y de mayor uniformidad que las de origen frío. Finalmente, tal como se esperaba, dado que el ensayo se realizó en condiciones de ambiente templado, las poblaciones menos dañadas por las enfermedades fueron las de este origen, mientras que las de origen frío y subtropical mostraron susceptibilidad a las enfermedades, lo cual está de acuerdo a lo esperado, dado el nivel de desadaptación de las poblaciones (Cuadro 18).

De manera general, las poblaciones de la región fría fueron más afectadas por el ambiente en el cual se desarrollaron, mostrando mazorcas con mayor daño, más desuniformes y plantas con más infestación por plagas y enfermedades.

Cuadro 18. Sanidad de la mazorca, uniformidad y susceptibilidad a las enfermedades en poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico.

Población	SanMz	UnifMz	EnfPta
Región Fría			
Hgo1	2.8 ab	3.0 ab	2.0 abcd
Hgo2	3.8 ab	3.0 ab	2.0 abcd
Hgo3	3.5 ab	3.2 ab	2.3 abcd
Hgo4	3.7 ab	3.0 ab	3.7 a
Hgo5	3.2 ab	2.8 ab	2.3 abcd
Hgo6	3.5 ab	2.7 ab	2.3 abcd
Hgo7	3.8 ab	3.3 ab	2.7 abcd
Hgo8	3.3 ab	3.2 ab	2.7 abcd
Hgo9	3.7 ab	3.2 ab	2.7 abcd
Hgo10	3.2 ab	3.0 ab	2.0 abcd
Hgo11	3.7 ab	3.5 ab	2.3 abcd
Hgo12	3.3 ab	3.2 ab	2.3 abcd
Hgo13	4.3 a	3.0 ab	2.3 abcd
Hgo14	3.5 ab	4.2 ab	3.0 abc
Hgo15	4.3 a	4.3 a	3.3 ab
Prom	3.5 A	3.0 A	2.5 A
Región Templada			
StaCatA	2.8 ab	3.0 ab	2.0 abcd
StaCatB	3.0 ab	3.0 ab	1.3 bcd
Tequex	2.7 ab	2.7 ab	1.7 bcd
Calpul	2.8 ab	2.3 ab	1.7 bcd
Poxtla	3.2 ab	3.0 ab	1.7 bcd
Tlapala	2.5 b	2.5 ab	0.8 d
Prom	2.7 B	2.4 B	1.5 B
Región Subtropical			
Tam1	2.7 ab	2.7 ab	2.3 abcd
Tam2	3.0 ab	2.7 ab	2.3 abcd
Tam3	2.7 ab	2.5 ab	2.0 abcd
Prom	2.7 C	2.6 AB	2.2 B
DHS Pob	1.75	2.23	1.87
DHS Reg	0.46	0.59	0.49
HSn.Josecito	2.2 b	2.0 b	1.2 cd

SanMz = Sanidad de la mazorca; **UnifMz** = Uniformidad de la mazorca; **EnfPta** = Susceptibilidad a enfermedades; **DHS** = Diferencia honesta significativa (Tukey $\alpha=0.05$). En columnas, entre las poblaciones de cada región de origen, letras iguales (minúsculas) y entre regiones de ecológicas (mayúsculas) indican diferencias no significativas.

Dado que no hubo diferencias significativas entre las poblaciones anidadas en las regiones de origen, el análisis se realizó entre el total de las poblaciones, donde se encontró que Tlapala, de origen templado y sobresaliente por el mayor rendimiento entre las poblaciones y el híbrido San Josecito mostraron la mayor sanidad de las mazorcas, mientras que en sentido contrario, las mazorcas más dañadas se encontraron en Hgo13 e Hgo15, ambas poblaciones de origen frío, donde se consideró que el efecto ambiental tuvo mayor impacto sobre estas poblaciones. El resto de las poblaciones mostró un comportamiento intermedio.

La uniformidad de las plantas, tal como se esperaba, fue mayor en el testigo mejorado, mientras que la mayor desuniformidad, debida a la variabilidad genética y a que son poblaciones nativas, se encontró en la población Hgo15. El resto de las poblaciones mostró un comportamiento intermedio. En la evaluación del daño e infestación de enfermedades, se encontró que las poblaciones más afectadas fueron las frías, donde Hgo4 presentó la mayor infestación, mientras que Tlapala fue la menos afectada, seguida por el testigo.

4.6. CONCLUSIONES

El ensayo de rendimiento en campo, en ambiente templado, provocó la expresión de la variabilidad genética para la capacidad de adaptación entre las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, permitiendo la identificación y selección de aquellas sobresalientes.

Las poblaciones sobresalientes por su rendimiento fueron Hgo1, Hgo2, Hgo3, Hgo5, Hgo6, Hgo9 de origen frío, Poxtla y Tlapala de la región templada y Tam1 y Tam2 del subtropico.

4.7. BIBLIOGRAFÍA

Carrera, V. J. A., T. Cervantes S. 2002. Comportamiento *per se* y en cruizas de poblaciones tropicales de maíz seleccionadas en Valles Altos. *Agrociencia* 36:693-701.

- Castillo, G. F. 1994. Aprovechamiento de la diversidad genética del maíz en México. Memorias del II Congreso Latinoamericano de Genética. Sociedad Mexicana de Fitogenética. Monterrey, México. pp.78-98.
- Compton, W. A., R.F. Mumm, y B. Mathema. 1979. Progress from adaptive mass selection in incompletely adapted maize populations. *Crop Science* 19:531-533.
- Dowswell, C.R., R. L. Paliwal, y R. P. Cantrell. 1996. *Maize in the Third World*. Boulder, CO, USA, Westview Press.
- Eagles, H. A. y J. E. Lothrop. 1994. Highland maize from central Mexico-Its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Science* 34: 11-19.
- Espinosa, T. E., M. C. Mendoza C., y J. Ortiz C. 2004. Rendimiento de grano y sus componentes en poblaciones prolíficas de maíz en dos densidades de siembra. *Nota Científica. Revista Fitotecnia Mexicana* 27(1):39-41.
- Goodman, M. 1985. Exotic maize germplasm: Status prospects and remedies. *Iowa State Journal of Research* 59(4): 497-527.
- Goodman, M. 1988. The history and evaluation of maize. *Critical Reviews in Plant Sciences* 7: 197-220.
- Goodman M M, W L Brown (1988) Races of corn. In: *Corn and Corn Improvement*. ASA. G F Sprague (ed). Agronomy Monograph N°18. 3rd ed. pp:33-79.
- Lafitte, H. R. 2001. Fisiología del maíz tropical. *In: R. L. Paliwal, G. Granados, H. Renée L., A. D. Violic. (eds.) El maíz en los Trópicos: Mejoramiento y Producción*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Molina, G. J. D. 1990. Uso potencial del plasma germinal exótico de maíz. *In: Resúmenes XIII Congreso Nacional de Fitogenética*. 3-7 de septiembre. Cd. Juárez, Chihuahua pp. 344.
- Morales R. M. M., J. Ron P., J. J. Sánchez G., J. L. Ramírez D., L. Cruz L., S. Mena M., y S. Hurtado P. 2007. Relaciones fenotípicas y heterosis entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz en Jalisco, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30: 285-294.
- Paterniani, E. 1990. Maize breeding in the tropics. *Critical Reviews in Plant Sciences* 9(2):125-154.

- Pecina M. J. A., M. C. Mendoza C., J. A. López S., F. Castillo G., y M. Mendoza R. 2009. Respuesta morfológica y fenológica de maíces nativos de Tamaulipas a ambientes contrastantes de México. *Agrociencia* 43(7):681-694
- Pecina, M. J. A., M. C. Mendoza C., J. A. López S., F. Castillo G., M. Mendoza R., y J. Ortiz C. 2009a. Rendimiento de grano y sus componentes en maíces nativos de Tamaulipas evaluados en ambientes contrastantes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34(2): 85-92.
- Pérez, C. A., J. D. Molina G., A. Martínez G. 2000. Adaptación a clima templado de una variedad de maíz tropical mediante selección masal visual estratificada. *Agrociencia* 34:533- 542.
- Paliwal, R. L. 2001. Recursos Genéticos. *In*: R. L. Paliwal, G. Granados, H. Renée L., A. D. Violic (eds.). *El Maíz en los Trópicos: Mejoramiento y producción*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Sánchez, J. y M. Goodman. 1992. Relations among Mexican and some North American and South American races of maize. *Maydica* 37: 41-51.
- Sánchez, R. F. J. 2009. Prueba de mestizos para ACG de líneas prolíficas de Maíz (*Zea mays* L.) para los Valles Altos de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo.
- Wellhausen, E. J., L. M. Roberts, E. Hernández X., y P. C. Mangelsdorf. 1951. Razas de Maíz de México. Su Origen, Características y Distribución. Secretaría de Agricultura y Ganadería–Oficina de Estudios Especiales. México, D. F. Folleto Técnico No. 5. 236 p.
- Ortega, P. R. A., J. J. Sánchez G., F. Castillo G., y J. M. Hernández C. 1991. Estado actual de los estudios sobre maíces nativos en México. *In*: R. A. Ortega P., G. Palomino H., F. Castillo G., V. A. González H., M. Livera M. (eds). *Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México*. SOMEFI. Chapingo, México. pp: 161-185.

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

La evaluación de 24 poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico (frío, templado y subtropical), que involucró distintas pruebas, condiciones térmicas y estados fenológicos de la planta, permitió conocer la variabilidad genética entre ellas, así también entender hasta cierto punto, cómo se da la respuesta en cada población para adaptarse y sobrevivir a las diferentes condiciones ambientales, condiciones a las que están expuestas en sus localidades de origen, donde las modificaciones térmicas durante la estación de crecimiento son cada vez más evidentes, dado el efecto del cambio climático.

El objetivo de evaluar la germinación radica en conocer la capacidad de las semillas de un determinado genotipo para producir plántulas normales, además, como es el caso, los porcentajes de germinación en los diferentes tiempos de evaluación y el porcentaje de germinación total (PGT), permitieron hacer comparaciones del potencial germinativo y de la duración del proceso de germinación entre las diferentes poblaciones en cada región de origen ante tratamientos de temperatura contrastantes, desde el subóptimo hasta el supraóptimo extremo.

Se encontró que el efecto de las temperaturas contrastantes fue negativo, al provocar afectaciones en el proceso de germinación; sin embargo, el efecto se manifestó sobre la duración del proceso y no sobre el PGT, salvo en el tratamiento de 40 °C. Las modificaciones sobre la germinación se observaron principalmente a temperatura subóptima (15 °C) donde el proceso fue más lento, ocurriendo el mayor porcentaje a las 96 h mientras que en el resto de los tratamientos sucedió a las 48 h; las poblaciones de origen frío expuestas a 40 °C expresaron menor PGT (91 %), aunque fue aceptable dentro de los parámetros establecidos por el ISTA (1985)

Aun cuando se presentaron resultados sobresalientes en algunas poblaciones para la prueba de germinación a temperaturas contrastantes, los resultados aún no son concluyentes para la selección y determinación de poblaciones prometedoras, por lo que en complemento se evaluó la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula,

la termosensibilidad de las membranas celulares de tejido foliar de las poblaciones en estado vegetativo, algunas variables morfológicas de importancia agronómica y su respuesta en campo para rendimiento y sus componentes, puesto que el efecto de las temperaturas adversas, como lo señaló Reimer (2010), no es tan evidente en la germinación como en la etapa reproductiva y en el rendimiento, aunque sí refleja el efecto sobre el establecimiento del cultivo.

Al evaluar la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula se encontró que la biomasa contenida en la semilla durante el proceso de germinación y crecimiento de la plántula, que se cuantificó a las 144 h después de establecida la prueba de germinación, se pudo utilizar a) para el crecimiento de la plántula y así obtener la biomasa en la plántula (BP) b) servir como fuente de asimilados para la respiración (BCR) y c) permanecer sin uso en el pericarpio y endospermo (P + E). Se observó que tal distribución de la biomasa seminal fue afectada negativamente y modificada por el efecto de las temperaturas, tanto subóptima como supraóptimas, no obstante, la variabilidad genética entre las poblaciones de una misma región de origen mostró diferentes comportamientos, permitiendo identificar a aquellas poblaciones con mayor potencial y capacidad para responder favorablemente a condiciones térmicas estresantes, mostrando principalmente, la mayor acumulación de biomasa en la plántula y en algunos casos, la misma cantidad de biomasa consumida en la respiración.

A temperatura óptima las poblaciones de las diferentes regiones de origen mostraron el mejor comportamiento en el uso de la biomasa, ya que se tuvo la mayor BP con la menor BCR; quedando verificado que independientemente de las diferentes condiciones ambientales en las cuales se desarrolla comúnmente una población y/o a las cuales está adaptada (dependiendo de su origen ecológico), su mejor desarrollo ocurre en condiciones ambientales óptimas, que para el caso del maíz es de 25 °C, temperatura a la cual los diferentes procesos fisiológicos y metabólicos alcanzan su punto óptimo y por lo tanto, el crecimiento y desarrollo de la planta es el idóneo. Entre las poblaciones de las diferentes regiones de origen, a temperatura subóptima, la BP al igual que la BCR fueron limitadas, equivalentes a aproximadamente la mitad de la BP

y la BCR utilizada a temperatura óptima. A temperatura supraóptima la BCR se incrementó dramáticamente y la BP fue reducida; en la supraóptima extrema, la BP fue aún más pequeña mientras que la BCR fue similar que a 35 °C.

Con base en estos resultados, se encontró que el tamaño de la semilla no tuvo ningún efecto sobre el crecimiento y el vigor de la plántula; dado que las semillas más pequeñas (de poblaciones subtropicales) presentaron plántulas con el mismo vigor que aquellas de semillas más grandes (templadas); sin embargo, el origen ecológico sí estuvo relacionado con la respuesta ante los tratamientos de temperatura, principalmente en condiciones supraóptimas, donde las poblaciones frías fueron las más afectadas, comparadas con las subtropicales que fueron menos alteradas, mostrando mayor BP y menor BCR. Se encontró una relación directa entre el tamaño de la semilla y la BCR, mas no con la BP, donde las poblaciones de origen templado, que tuvieron el mayor PSI fueron las más ineficientes al mostrar mayor BCR.

La evaluación de la termoestabilidad de la membrana celular se realizó mediante diferencias conductimétricas obtenidas entre el tejido tratado con temperatura alta (50 ± 1 °C) y aquél mantenido a temperatura ambiente (testigo) para estimar el daño de la membrana celular (DMC), básicamente mediante el protocolo desarrollado por Sullivan (1972), utilizando un tratamiento de temperatura de 50 ± 1 °C; con ello se pudo hacer las valoraciones de la capacidad de respuesta al estrés por temperatura alta en cada población y conocer la variabilidad genética para la termoestabilidad entre las poblaciones en estudio.

Entre las diferentes regiones de origen no se detectaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) para dif24h y diFinal; resultados que indican que todas las poblaciones llegaron al mismo nivel de daño en la membrana celular y que las poblaciones *per se* poseen la misma concentración de solutos, entonces podría considerarse también que sus membranas celulares tienen similar ultraestructura, aún cuando provienen de diferente origen ecológico.

La evaluación del efecto inmediato de la temperatura alta (dif2h) mostró diferencias estadísticas significativas en la afectación del tejido, cuyas diferencias conductimétricas

pueden ser atribuidas a las características genéticas termoestables de cada población. Las poblaciones de la región templada, estadísticamente mostraron valores menores de dif2h y por lo tanto, fueron las menos dañadas y las más termoestables. Las poblaciones de frío y las del subtropical fueron igualmente afectadas y estadísticamente presentaron mayor daño que las poblaciones de origen templado.

Las respuestas termoestables por regiones de origen resultaron insospechadas; se esperaba que las poblaciones subtropicales fueran las menos afectadas por el tratamiento de temperatura alta, dada su adaptación a las condiciones de temperatura alta en las que comúnmente se desarrollan; también porque se pensaba que las poblaciones de origen frío expresarían cierta capacidad termotolerante, dada su frecuente exposición a condiciones adversas de temperatura (frío extremo), donde la membrana celular también juega un papel importante para la evasión del daño; sin embargo, estos comportamientos no ocurrieron en ninguna de las poblaciones de estas dos regiones de origen.

Los resultados muestran que el daño causado por el tratamiento de temperatura alta fue mayor en las poblaciones de las regiones ecológicas donde el clima presenta eventos extremos (heladas o temperatura alta) y menor en las poblaciones con clima menos extremo como las de la región templada, donde las condiciones ambientales son más estables.

En la evaluación del daño de la membrana celular, el efecto del tratamiento de temperatura alta provocó diferencias estadísticas entre las poblaciones; la respuesta dependió de la termoestabilidad propia de cada población, misma que de acuerdo con Ottaviano *et al.* (1991) está relacionada con las características ultraestructurales y de funcionamiento de la membrana celular, tales como las características de los lípidos y proteínas que la constituyen y la relación entre éstos en la membrana. Otro aspecto que afectó el comportamiento y la expresión de la estabilidad de la membrana celular, mencionado por Shanahan *et al.* (1990), y Blum y Ebercon (1981) fue el efecto del ambiente sobre el acondicionamiento de las plantas utilizadas para realizar la prueba.

Las poblaciones de origen templado mostraron menor variabilidad en termoestabilidad, siendo todas clasificadas como moderadamente termotolerantes. Las poblaciones de origen frío presentaron la mayor variabilidad en termoestabilidad, encontrando en ellas los tres tipos de termoestabilidad (termotolerancia, moderada termotolerancia y termosensibilidad). En el caso de las poblaciones de origen subtropical, contrario a lo que se esperaba, mostraron variabilidad en la termoestabilidad, siendo la mayoría moderadamente termotolerantes, aunque también hubo termosensibilidad y sólo se encontró una población termotolerante.

Los resultados confirman que la prueba de estabilidad de la membrana celular puede utilizarse como un índice fisiológico-biofísico que permite conocer la variabilidad genética de la termoestabilidad en maíz y en poblaciones nativas de esta especie. Con base en los resultados y en la clasificación establecida, cinco poblaciones fueron clasificadas como termotolerantes (Hgo1, Hgo11, Hgo12, Hgo15 y Tam2, de origen ecológico contrastante: frío y subtropical).

Haber detectado poblaciones termotolerantes de origen frío hace suponer que la termosensibilidad no está asociada a una región de origen específica, sino por el contrario, que existe potencial genético aún fuera de la región ecológica para la cual se busca realizar mejoramiento genético. Las poblaciones termotolerantes cuyo origen racial fue diferente, conducen a establecer que la termotolerancia tampoco es específica de alguna raza en especial, aunque sí pudiera estar asociada con el desarrollo de las poblaciones bajo ambientes con condiciones térmicas estresantes, en ambos sentidos (frío o calor).

La evaluación del rendimiento de grano se realizó para valorar el potencial productivo y la capacidad de adaptación de las poblaciones nativas provenientes de diferente origen ecológico desarrolladas en el ambiente templado, también para conocer las características morfológicas de las mazorcas de cada población que permitieran explicar su rendimiento; sin embargo, aun cuando se consideró el impacto del ambiente sobre las poblaciones, de acuerdo con Pecina *et al.* (2009) la temperatura en el ambiente templado (medias anuales de 18.5 a 22 °C), fue adecuada para el desarrollo

de todas las poblaciones, donde los autores encontraron la mejor expresión de las variables, al evaluar materiales de origen ecológico contrastante.

Se encontró que entre regiones de origen hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el RG; las poblaciones de origen templado mostraron mayor RG (3.90 kg/parcela), tal como se esperaba, dadas las condiciones ambientales favorables para su desarrollo; el segundo mejor rendimiento lo presentaron las poblaciones del subtrópico (2.96 kg/parcela), mientras que las de origen frío fueron las de menor respuesta (2.04 kg/parcela); por lo tanto, la capacidad de adaptación fue mayor en las subtropicales que en las frías, comportamiento también mencionado por Blum (1988), al encontrar que poblaciones de origen tropical pueden adaptarse más fácilmente a condiciones de menor temperatura, que aquellas de origen frío a condiciones de temperatura alta.

El RG entre las regiones de origen, además de expresar su potencial genético, obedece al grado de adaptación o capacidad para adaptarse al ambiente templado, lo cual demuestran claramente las poblaciones de este origen, comportamiento que también es mencionado por Pecina *et al.* (2009); en sentido contrario, las poblaciones con menor capacidad de adaptación, al presentar menor rendimiento, fueron las poblaciones de origen frío. Otra explicación a la tendencia en los rendimientos encontrados está asociada con las unidades calor necesarias para completar su ciclo biológico (Lafilltte, 2001); mientras que para las templadas las temperaturas incidentes fueron las comunes, para las de frío fueron contrastantes, provocando el desarrollo acelerado y por lo tanto, el acortamiento de las etapas fenológicas (*p.e.* el período de llenado de grano), que finalmente se traducen en afectaciones al RG, además de que la mayoría de las poblaciones de origen frío en sus regiones de origen se cultivan en temporal; comportamiento similar ocurrió con las poblaciones subtropicales, aunque en este caso, dado el mayor requerimiento de calor, ocurrió el alargamiento del ciclo biológico, volviéndolas tardías, pero con menor efecto sobre el RG, comparadas con las poblaciones de origen frío.

En los componentes del rendimiento, las poblaciones de origen templado, que presentaron mayor RG, mostraron mayor PmzsPals, IDg, LMz, DMz, NHMz, PMz, Pgr y PIG; cuyas características se asocian con el mayor número de granos por unidad de superficie y mayor peso, lo cual explica la expresión del rendimiento, tal como lo mencionan Espinoza *et al.* (2004) en su estudio con maíces prolíficos. Las características de superioridad también están relacionadas con su raza: Chalqueño, es sobresaliente por su alta capacidad productiva (Goodman y Brown, 1988). Las poblaciones subtropicales, con el segundo mejor rendimiento, mostraron mayor MzsPals, MzasSecs, PmzsSecs y NGH; en sentido contrario, el menor RG en las poblaciones de la región fría se explica por sus componentes de rendimiento inferiores, comparados con el resto de las regiones de origen.

Poblaciones sobresalientes

Los resultados de la evaluación en la germinación a temperaturas contrastantes, permitió la expresión de la variabilidad genética entre las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico; encontrando que las poblaciones Hgo2, Hgo3, Hgo4, mostraron el mejor comportamiento en la evaluación con temperatura subóptima, comparadas con el resto; a temperaturas supraóptimas, en general, todas las poblaciones sufrieron de estrés, aunque la susceptibilidad fue mayor en Hgo2 e Hgo6.

La respuesta de las poblaciones de origen templado fue similar en condiciones de temperatura óptima y supraóptima, mientras que en los extremos (subóptima y supraóptima extrema) Tequex y Poxtla coincidieron en el mejor comportamiento, por lo que se les consideró termoestables.

Las poblaciones de origen subtropical mostraron poca variabilidad en las respuestas a los tratamientos de temperatura, que puede deberse a un sesgo por el reducido número de poblaciones estudiadas, aunque las condiciones ecológicas de sus orígenes son muy semejantes, lo cual también afecta la expresión de la variabilidad genética. Sin embargo, a temperatura subóptima, destacó Tam3 sobre Tam1 y Tam2.

La evaluación de la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula, evaluada a temperaturas contrastantes, permitió también la expresión de la variabilidad y la discriminación de las poblaciones con menor potencial.

Aun cuando existió una interacción entre el origen ecológico y los tratamientos de temperatura; a temperaturas bajas el comportamiento de las poblaciones de origen frío fue mejor que a temperaturas altas; se encontraron poblaciones sobresalientes dentro de cada origen ecológico, no solo en las temperaturas similares a las de su origen, sino en condiciones contrastantes. Hgo3, Hgo5, Hgo6, Hgo8, Hgo9, Hgo11, Hgo12, Poxtla, Tlapala, Tam1 y Tam2, fueron las poblaciones sobresalientes, por lo que se demuestra que existe variabilidad genética dentro de las regiones de origen, además del potencial que tienen aún en condiciones térmicas contrastantes.

Hgo9, Hgo10, Hgo15, Calpul, Poxtla, Tlapala, Tam1 y Tam2, fueron las poblaciones sobresalientes en la dinámica de acumulación de biomasa en la plántula a temperatura supraóptima (35 °C), mientras que para la temperatura supraóptima extrema (40 °C), se encontró que Hgo10, Hgo11, Hgo14, Hgo15 y todas las subtropicales, como era de esperarse, mostraron, aún con reducida biomasa acumulada en la plántula, ser sobresalientes con respecto al resto de las poblaciones. Destacan Hgo10, Hgo11, Hgo14 e Hgo15 por la eficiencia en el uso de sus reservas seminales, al comparar la cantidad de biomasa acumulada en la plántula con la biomasa consumida en la respiración. En este sentido, las poblaciones de origen templado, cuya semilla presentó las más altas reservas (> PSI), fueron las poblaciones más ineficientes.

En la evaluación de la estabilidad de la membrana celular, abordada mediante dos metodologías, aunque permitieron la expresión de la variabilidad genética, se tuvo discrepancia en los resultados, principalmente en el grupo de poblaciones de origen frío, en la cual se detectó la mayor variación en el comportamiento de la estabilidad de la membrana, encontrando, de acuerdo a la clasificación establecida, tres tipos posibles de termoestabilidad (termotolerancia, termotolerancia moderada y termosensibilidad). Por las diferencias conductimétricas Hgo4 e Hgo9 fueron termotolerantes y de acuerdo al DMC fueron Hgo1, Hgo11, Hgo12, Hgo15. En las poblaciones de origen templado,

ambas evaluaciones coinciden con el comportamiento de moderadamente termotolerantes; en el grupo de poblaciones subtropicales la discrepancia vuelve a expresarse, al considerar mediante la diferencias conductimétricas como termosensibles a Tam1 y Tam2, mientras que el DMC indicó que son moderadamente termotolerantes y termotolerantes, respectivamente; estos últimos resultados coinciden con el comportamiento de las poblaciones en el estudio de germinación y dinámica de acumulación de biomasa, por lo tanto, parecen ser los correctos.

De acuerdo a la evaluación del rendimiento de grano y sus componentes, así como la evaluación de la floración y características morfológicas; aun cuando se considera la superioridad de las poblaciones de origen templado, dada su adaptación al ambiente en el que se evaluaron, fueron sobresalientes las poblaciones Hgo1, Hgo2, Hgo3, Hgo5, Hgo6, Hgo9, Tlapala y Tam1 y Tam2.

Considerando las diferentes evaluaciones realizadas y la respuesta de cada población se encontró que las poblaciones con mayor potencial genético para afrontar los retos del cambio climático fueron Hgo4, Hgo5, Hgo8, Hgo9, Hgo11 de la región fría, Poxtla y Tlapala de la región templada, Tam1 y Tam2 de la región subtropical.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES GENERALES

Las metodologías empleadas sobre las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico permitieron la identificación de la variabilidad genética para termoestabilidad entre las poblaciones consideradas.

La evaluación de la germinación y la acumulación de biomasa en condiciones térmicas contrastantes permitió la identificación del nivel termoestable de cada población, haciendo posible la discriminación entre las mismas.

La prueba de la estabilidad de la membrana celular como un índice fisiológico permitió valorar la variabilidad genética de la termoestabilidad de las poblaciones de maíz nativo de diferente origen ecológico, facilitando la identificación de aquellas con potencial termotolerante.

La evaluación en campo en condiciones ambientales contrastantes a las del origen de las poblaciones permitió evaluar la variación de la capacidad de adaptación entre las mismas y la identificación de las modificaciones (fenológicas y morfológicas) realizadas por las plantas para minimizar su desadaptación.

CAPÍTULO VII

BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN Y DISCUSIÓN GENERAL

- Castro N. S., V. H. Ortiz R., J. A. López S., F. Briones E. y Alfredo J. Huerta. 2010. Maíces criollos de Tamaulipas como fuente de tolerancia a temperatura altas. *In*: Najera R. M. y C. A. Ramírez M. 2010. Mejoramiento, conservación y uso de maíces criollos. Sociedad Mexicana de Fitogenética, A. C. México. p. 247.
- Ceccarelli S., Grando S., Maatougui M., Michael, Slash M., Haghparast R., Rahmanian M., Taheri A., Al-yassin A., Benbelkacem A., Labdi M., Mimoun H. and Nachit M. 2010. Plant breeding and climate changes. *The Journal of Agricultural Science*. 148:627-637.
- Conde C., R. M. Ferrer, C. Gay y R. Araujo. 2004. Impactos del cambio climático en la agricultura en México. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. Mexico. <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/>
- Dowswell, C. R., Paiwal L. and Cantrel R. 1996. Maize in the Third World. CYMMYT. Ed. Westview. USA. 268 p.
- Esteva G. y Marielle C. 2003. Sin Maíz no hay país. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. Dirección General de Culturas Populares e Indígenas. México, D. F. 154 p.
- Global Partnership Initiative for Plant Breeding Capacity Building (GIPB). 2010. Tackling Climate Change through Plant Breeding and Better Use of Plant Genetic Resources. GIPB Knowledge Resource Center <http://km.fao.org/gipb/>
- Goodman M. M. and Brown W. L. 1988. Races of corn. *In*: G. F. Sprague (ed). Corn and corn improvement. ASA. Agronomy Monograph No. 18 3^{er} ed. p.79.
- Goodman M. M. and Brown. 1988. Races of corn. *In*: G. F. Sprague (ed.). Corn and corn improvement. ASA. Agronomy Monograph No. 18 3rd edition. pp.37-79.
- H.R. Lafitte. 2001. Fisiología del maíz tropical. *In*: R. L. Paliwal, G. Granados, H. Renée L., A. D.Violic. El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Halford N. G. 2011. The role of plant breeding and biotechnology in meeting the challenge of global warming. *Planet Earth: Global Warming Challenges and Opportunities for Policy and Practice*. pp. 493-506.
- Limón, E. 1988. La investigación para el mejoramiento del cultivo de maíz aplicando la genética, en el Campo Experimental de León, Gto., durante los años de 1941 a 1945. Libro de resúmenes del Primer Congreso Mexicano de historia de la Ciencia y la Tecnología. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. p.39.

- Márquez, B. S., Schewentesius R., Almaguer V. G. y Velia G. 2007. Nuevos escenarios para el maíz en México. *Rumbo Rural*, 6:27-45.
- Pecina M. J. A., M. C. Mendoza C., J. A. López S., F. Castillo G., M. Mendoza R. 2009. Respuesta morfológica y fenológica de maíces nativos de Tamaulipas a ambientes contrastantes de México. *Agrociencia* 43(7):681-694
- Polanco J. A y Flores M. T. 2008. Bases para un política de I&D e innovación de la cadena de valor del maíz. *Foro Consultivo Científico y Tecnológico*, A.C. México.
- R, L. Paliwal. 2001. Recursos Genéticos. *In*: R. L. Paliwal, G. Granados, H. Renée L., A. D.Violic. *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- R. Landa, Magaña V. y C. Neri. 2008. Agua y clima: elementos para la adaptación al cambio climático. *Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales*. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, México, D.F.
- Ramos O. V. H., S. Castro N., J.A. López S., F. Briones E. y A. Huerta J. 2009. Impacto del estrés hídrico y la temperatura alta sobre las plantas cultivadas: el caso de maíz (*Zea mays* L.) en Tamaulipas. *TURevista Digi.U@T* 3(3)[Julio 2011]
- Reimer R. 2010. Response of maize (*Zea mays* L.) seedlings to low and high temperature: association mapping of root growth and photosynthesis-related traits. Thesis of Doctor of Sciences. University Giessen, Zurich, Germany.
- Semenov M. A. and Shewry P. R. 2011. Modeling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe. *Nature* 1-66.
- Liverman M. D. 1990. Drought impacts in Mexico: Climate, Agriculture, Technology, and Land Tenure in Sonora and Puebla. *Annals of the Association of American Geographers* 80(1):49-72.
- Ortega P.R., Sánchez G.J., Castillo G.F. y Hernández C. M. 1991. Estado actual de los estudios sobre maíces nativos de México. *In*: *Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México*. SOMEFI. Chapingo, México.
- Conde C., Ferrer R. M. y Liverman D. 2006. Estudio de la vulnerabilidad de la agricultura de maíz de temporal mediante el modelo CERE-Maize. *In*: *México y el cambio climático global*. UNAM-Dirección General de Divulgación de la Ciencia. México, D.F.
- Small, D. 2007. El etanol y el libre comercio en México presagian inflación, hambruna y emigración en masa. *Estudios Estratégicos*. Enero-Febrero.

APÉNDICE

Cuadro A-1. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación en diferentes tiempos de evaluación, la geminación total y las plántulas anormales en poblaciones de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA								
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT										
Fría	Hgo1		36	ab	64	ab	0	a	100	a	0	a		90	abc	10	a	0	a	100	a	0	a
	Hgo2		56	a	38	c	0	a	94	ab	0	a		92	abc	0	a	0	a	92	ab	8	a
	Hgo3		52	ab	44	c	2	a	98	a	2	a		98	ab	2	a	0	a	100	a	0	a
	Hgo4		56	a	32	c	6	a	94	ab	10	a		88	abc	2	a	8	a	98	a	0	a
	Hgo5		14	c	76	ab	8	a	98	a	2	a		96	abc	0	a	0	a	96	ab	0	a
	Hgo6		8	c	82	ab	10	a	100	a	0	a		82	abc	6	a	6	a	94	ab	2	a
	Hgo7		10	c	62	abc	8	a	80	c	8	a		76	c	2	a	0	a	78	c	4	a
	Hgo8	15	6	c	90	a	2	a	98	a	0	a	25	98	ab	2	a	0	a	100	a	4	a
	Hgo9		28	bc	68	ab	0	a	96	ab	0	a		100	a	0	a	0	a	100	a	4	a
	Hgo10		28	bc	58	bc	10	a	96	ab	8	a		92	abc	2	a	2	a	96	ab	8	a
	Hgo11		42	ab	56	bc	0	a	98	a	0	a		100	a	0	a	0	a	100	a	6	a
	Hgo12		22	bc	74	ab	4	a	100	a	2	a		94	abc	6	a	0	a	100	a	4	a
	Hgo13		40	ab	60	abc	0	a	100	a	2	a		96	abc	2	a	0	a	98	a	4	a
	Hgo14		34	ab	62	abc	4	a	100	a	0	a		98	ab	2	a	0	a	100	a	4	a
	Hgo15		8	c	70	ab	8	a	86	b	6	a		78	bc	6	a	0	a	84	bc	6	a
Prom		29	bA	62	aC	4	aA	94	aB	3	aA		92	aB	3	bA	1	aA	95.7	aB	4	aA	
DHS 15°C x Pob		27.4		31.4		16.9		11.5		11.8		DHS 25°Cx Pob	21		14		9		12		15		
Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA								
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT										
Fría	Hgo1		96	ab	0	a	0	a	96	abc	2	a		98	a	0	a	0	b	98	a	2	a
	Hgo2		96	ab	0	a	4	a	100	a	2	a		86	ab	0	a	0	b	86	b	2	a
	Hgo3		100	a	0	a	0	a	100	a	4	a		98	a	0	a	0	b	98	a	0	a
	Hgo4		92	ab	2	a	0	a	94	abc	10	a		86	ab	2	a	0	b	88	ab	4	a
	Hgo5		98	ab	0	a	2	a	100	a	4	a		90	ab	4	a	0	b	94	ab	4	a
	Hgo6		96	ab	0	a	0	a	96	abc	4	a		80	b	2	a	2	ab	84	b	6	a
	Hgo7		84	b	2	a	0	a	86	bc	18	a		54	c	4	a	0	b	58	c	0	a
	Hgo8	35	94	ab	0	a	0	a	94	abc	6	a	40	94	ab	0	a	0	b	94	ab	0	a
	Hgo9		100	a	0	a	0	a	100	a	2	a		94	ab	2	a	0	b	96	ab	0	a
	Hgo10		92	ab	0	a	0	a	92	abc	6	a		88	ab	2	a	4	a	94	ab	0	a
	Hgo11		98	a	0	a	0	a	98	ab	4	a		94	ab	4	a	2	ab	100	a	2	a
	Hgo12		96	a	0	a	0	a	96	abc	6	a		94	ab	4	a	0	b	98	a	4	a
	Hgo13		94	a	2	a	2	a	98	ab	4	a		90	ab	4	a	0	b	94	ab	2	a
	Hgo14		98	a	0	a	0	a	98	ab	4	a		100	a	0	a	0	b	100	a	2	a
	Hgo15		84	b	0	a	0	a	84	c	2	a		80	b	2	a	0	b	82	b	8	a
Prom		95	aA	0	bA	1	aA	95	aA	5	aA		88	aB	2	bA	1	aA	91	aB	2	aA	
DHS 35°C x Pob		15		5		6		13		16		DHS 40°C x Pob	19		8		3.8		18		11		
DHS Fría x Trats (min)		16		13		8		10		10													

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PGT** = Porcentaje de germinación total; **PPA** = Porcentaje de plantas anormales **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia honesta significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-2. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación en diferentes tiempos de evaluación, la geminación total y las plántulas anormales en poblaciones de origen ecológico templado.

Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA							
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT									
Templada	StaCatA	15	0	b	80	a	16	a	96	ab	8	ab	90	a	6	a	0	a	96	a	4	B
	StaCatB		6	ab	68	a	14	ab	88	b	12	a	88	a	4	a	4	a	96	a	22	A
	Calpul		0	b	94	a	4	ab	98	ab	2	ab	94	a	6	a	0	a	100	a	4	B
	Tequex		24	a	74	a	2	ab	100	a	2	ab	96	a	0	a	0	a	96	a	0	B
	Poxtla		18	ab	82	a	0	b	100	a	0	b	100	a	0	a	0	a	100	a	4	B
	Tlapala		4	ab	92	a	2	ab	98	ab	0	b	100	a	0	a	0	a	100	a	4	B
	Prom		9	bB	82	aB	6	aA	97	aAB	4	aA	95	aAB	3	bA	1	aA	98	aAB	6	aA
DHS 15°C x Pob			23		23		14		10		10	DHS 25°C x Pob	17		11		8		10		12	
Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA							
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT									
Templada	StaCatA	35	94	a	2	a	0	b	96	ab	10	b	88	ab	2	a	0	a	90	ab	4	b
	StaCatB		78	b	0	a	8	a	86	b	26	a	82	b	2	a	0	a	84	b	22	a
	Calpul		92	a	0	a	0	b	92	ab	12	ab	96	ab	0	a	0	a	96	ab	6	b
	Tequex		98	a	0	a	0	b	98	a	8	b	94	ab	0	a	0	a	94	ab	8	b
	Poxtla		100	a	0	a	0	b	100	a	0	b	100	a	0	a	0	a	100	a	4	b
	Tlapala		96	a	0	a	0	b	96	ab	0	b	98	ab	0	a	0	a	98	ab	2	b
	Prom		93	aA	0	bA	1	aA	95	aA	9	aA	93	aAB	1	Ba	0	aA	94	aAB	8	aA
DHS 35°C x Pob			13		4		5		11		14	DHS 40°C x Pob	16		7		3		15		9	
DHS Reg x Trats			16		13		8		10		10											

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PGT** = Porcentaje de germinación total; **PPA** = Porcentaje de plantas anormales **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia honesta significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-3. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la germinación en diferentes tiempos de evaluación, la geminación total y las plántulas anormales en poblaciones de origen ecológico subtropical.

Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA									
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT											
Subtropical	Tam1		6	a	94	a	0	b	100	a	2	a		98	a	0	a	0	a	98	a	0	b	
	Tam2	15	0	a	100	a	0	b	100	a	2	a	25	100	a	0	a	0	a	100	a	2	b	
	Tam3		0	a	88	a	8	a	96	a	10	a		98	a	2	a	0	a	100	a	22	a	
	Prom		2	bB	94	aA	3	aA	99	aA	5	aA		99	aA	1	bA	0	aA	99	aA	8	aA	
DHS 15°C x Pob			19		22		12		8		8		DHS 25°C x Pob			14		9		6		8		10
DHS 15°C x Reg (may)			8.1		9.3		5.0		3.4		3.5		DHS 25°C x Reg (may)			6.1		4.3		2.7		3.5		4.4
Región	Pob	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA	Trat (°C)	Germinación (%)					PPA									
			48 h	96 h	144 h	PGT				48 h	96 h	144 h	PGT											
Subtropical	Tam1		98	a	2	a	0	a	100	a	4	b		96	a	2	a	0	a	98	a	0	a	
	Tam2	35	100	a	0	a	0	a	100	a	0	b	40	100	a	0	a	0	a	100	a	0	a	
	Tam3		94	a	2	a	2	a	98	a	24	a		98	a	0	a	0	a	98	a	2	a	
	Prom		97	aA	1	bA	1	aA	99	aA	9	aA		98	aA	1	bA	0	aA	99	aA	1	aB	
DHS 35°C x Pob			10		3		4		9		11		DHS 40°C x Pob			13		6		3		12		8
DHS Reg x Trats			16		13		8		10		10													
DHS 35°C x Reg (may)			4.5		1.4		1.8		3.9		4.8		DHS 40°C x Pob (may)			5.7		2.4		1.11		5.26		3.31

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PGT** = Porcentaje de germinación total; **PPA** = Porcentaje de plantas anormales **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia honesta significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-4. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)		BP (mg)		BCR (mg)		Trat (°C)	P + E (mg)		BP (mg)		BCR (mg)			
	Hgo1		316	j	229	bcd	42	d	45	cde		132	bcd	101	ab	83	bc	
	Hgo2		339	f	182	e	55	bcd	102	a		108	d	82	b	149	a	
	Hgo3		327	i	212	de	61	abc	53	bcde		127	cd	83	b	117	abc	
	Hgo4		302	n	192	e	67	abc	44	cde		116	d	106	ab	80	bc	
	Hgo5		394	d	269	ab	66	abc	59	cd		174	a	117	a	103	abc	
	Hgo6		383	e	262	abc	62	abc	60	abcd		176	a	104	ab	99	abc	
	Hgo7		415	b	278	a	44	d	93	ab		187	a	128	a	99	abc	
Fría	Hgo8	15	417	a	271	a	69	ab	78	abc	25	186	a	125	a	107	abc	
	Hgo9		332	h	217	de	67	abc	48	cde		123	cd	111	ab	99	abc	
	Hgo10		306	l	204	de	51	cd	51	bcde		118	d	114	ab	74	c	
	Hgo11		298	o	204	de	67	abc	27	de		116	d	117	a	65	c	
	Hgo12		398	c	263	abc	76	a	59	bcd		167	ab	103	ab	128	ab	
	Hgo13		308	k	205	de	55	bcd	48	cde		120	d	96	ab	92	bc	
	Hgo14		338	g	236	bcd	58	bcd	44	cde		160	abc	108	ab	70	c	
	Hgo15		305	m	238	abcd	51	cd	16	e		116	d	99	ab	90	bc	
	Prom		345	B	231	aB	59	b AB	55	cA		142	bB	106	aA	97	bB	
DHS 15°C x Pob			0		40.3		17.5		42.6		DHS 25°C x Pob			39.5		33.1		53.8

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PSI** = Peso seminal inicial; **P + E** = Peso del pericarpio más los restos del endospermo; **BP** = Biomasa de la plántula; **BCR** = Biomasa consumida en la respiración; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-4, continuación. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)	Trat (°C)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)		
	Hgo1		316 j	108 ef	80 ab	128 de		175 abcdef	20 ab	122 e		
	Hgo2		339 f	99 ef	69 ab	171 abc		134 f	19 ab	186 abc		
	Hgo3		327 i	122 def	75 ab	130 cde		145 ef	21 ab	161 bcde		
	Hgo4		302 n	113 ef	75 ab	114 e		155 cdef	24 ab	124 e		
	Hgo5		394 d	159 abcd	70 ab	165 abcd		193 abc	18 ab	184 abcd		
	Hgo6		383 e	163 abc	57 b	163 abcd		204 ab	15 ab	165 bcde		
	Hgo7		415 b	165 ab	59 b	191 ab		189 abcd	9 b	216 a		
Fría	Hgo8	35	417 a	180 ab	72 ab	166 abcd	40	210 a	20 ab	188 abc		
	Hgo9		332 h	112 ef	86 a	134 cde		163 bcdef	14 ab	154 cde		
	Hgo10		306 l	123 def	76 ab	108 e		154 cdef	13 ab	140 de		
	Hgo11		298 o	103 ef	64 ab	131 cde		134 f	16 ab	148 cde		
	Hgo12		398 c	134 bcde	61 b	203 a		180 abcde	17 ab	201 ab		
	Hgo13		308 k	94 f	67 ab	146 cde		157 cdef	20 ab	130 e		
	Hgo14		338 g	102 ef	76 ab	160 bc		178 abcde	25 a	135 e		
	Hgo15		305 m	98 ef	82 a	125 de		151 df	24 ab	130 e		
	Prom		345 B	125 cB	71 bB	149 aB		168 bB	18 cC	159 aB		
DHS 35°C x Pob			0	37.8	23.9	41.9	DHS 40°C x Pob			41.8	15.3	44.6
DHS Fría x Trats (min)			0	30	17.7	34.6						

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PSI** = Peso seminal inicial; **P + E** = Peso del pericarpio más los restos del endospermo; **BP** = Biomasa de la plántula; **BCR** = Biomasa consumida en la respiración; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-5. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico templado.

Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)	Trat (°C)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)	
Templado	StaCatA	15	510	a 379	a 58	b 73	a	243	a 98	b 168	abc
	StaCatB		359	f 280	b 43	c 37	b	165	b 68	c 126	c
	Calpul		470	c 355	a 58	b 57	ab	175	b 148	a 147	ab
	Tequex		416	e 313	b 61	b 42	ab	156	b 125	ab 132	b
	Poxtla		423	d 311	b 71	ab 41	ab	176	b 105	b 142	ab
	Tlapala		497	b 358	a 77	a 61	ab	181	b 137	a 179	a
	Prom		446	A 333	aA 61	bA 52	dA	183	cA 113	aA 149	cA
DHS 15°C x Pob		0	33.7	14.6	35.6	DHS 25°C x Pob		33	27.7	45	
Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)	B.P. (mg)	B.C.R. (mg)	Trat (°C)	P + E (mg)	B.P. (mg)	B.C.R. (mg)	
Templado	StaCatA	35	510	a 215	a 36	de 259	a	278	a 29	ab 202	b
	StaCatB		359	f 139	d 27	e 192	c	175	c 16	c 167	b
	Calpul		470	c 201	ab 69	ab 200	c	226	b 24	bc 220	a
	Tequex		416	e 161	c 48	cd 207	bc	223	b 24	bc 169	b
	Poxtla		423	d 176	bc 63	bc 184	c	211	b 37	a 175	b
	Tlapala		497	b 171	bc 86	a 239	ab	218	b 23	bc 256	a
	Prom		446	A 177	cA 55	bC 214	aA	222	bA 26	cB 198	aA
DHS 35°C x Pob		0	31.6	20	35	DHS 40°C x Pob		35	12.8	37.3	
DHS Templada x Trats (min)		0	30	17.7	34.6						

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PSI** = Peso seminal inicial; **P + E** = Peso del pericarpio más los restos del endospermo; **BP** = Biomasa de la plántula; **BCR** = Biomasa consumida en la respiración; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-6. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa seminal en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico subtropical.

Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)	Trat (°C)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)
Subtropical	Tam1		273 c	185 b	55 b	32 a		76 b	116 a	80 a
	Tam2	15	288 b	210 b	62 a	16 a	25	98 b	113 a	76 a
	Tam3		330 a	267 a	42 c	21 a		146 a	81 b	103 a
Prom			297 C	221 aB	53 cB	23 cB		107 cC	104 aA	86 bB
DHS 15°C x Pob			0	27.6	12	29.2	DHS 25°C x Pob	27	22.7	36.9
DHS 15°C X Reg			0	11.9	5.2	12.6	DHS 25°C x Reg	11.7	9.8	15.9
Región	Pob	Trat (°C)	PSI (mg)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)	Trat (°C)	P + E (mg)	BP (mg)	BCR (mg)
Subtropical	Tam1		273	66 b	87 a	119 a		148 b	49 a	76 a
	Tam2	35	288	68 b	93 a	127 a	40	159 b	52 a	77 a
	Tam3		330	124 a	63 b	143 a		203 a	25 b	102 a
Prom			297 C	86 cC	81 bA	130 aC		170 bB	42 cA	85 bC
DHS 35°C x Pob			0	25.9	16.4	28.7	DHS 40°C x Pob	28.6	10.5	30.6
DHS Subtropical x Trats (min)			0	30	17.7	34.6				
DHS 35°C X Reg (may)			0	11.1	7.1	12.4	DHS 40 °C x Reg (may)	12.4	4.5	13.2

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **PSI** = Peso seminal inicial; **P + E** = Peso del pericarpio más los restos del endospermo; **BP** = Biomasa de la plántula; **BCR** = Biomasa consumida en la respiración; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS**= Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-7. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	Biomasa (mg)					Trat (°C)	Biomasa (mg)						
			BRa	BMe	BPa		BRa		BMe	BPa					
	Hgo1		23.1	d	7.1	c	12.1	b	34.7	ab	20.7	ab	45.9	a	
	Hgo2		26.8	bcd	11.0	bc	17.4	ab	33.3	ab	7.4	b	41.4	a	
	Hgo3		29.6	bcd	13.7	bc	18.2	ab	31.8	b	9.4	b	41.8	a	
	Hgo4		26.9	bcd	19.2	ab	20.6	a	39.4	ab	21.4	ab	45.1	a	
	Hgo5		32.9	abcd	16.4	ab	16.3	ab	43.7	ab	24.4	a	50.9	a	
	Hgo6		26.2	cd	19.2	ab	16.7	ab	44.4	ab	14.8	ab	45.1	a	
	Hgo7		23.4	d	9.5	c	10.8	b	50.6	a	24.1	a	53.4	a	
Fría	Hgo8	15	31.2	abcd	23.5	a	14.6	ab	25	48.7	ab	23.9	a	52.7	a
	Hgo9		38	ab	12.6	bc	16.2	ab	44	ab	18.4	ab	48.1	a	
	Hgo10		27.9	bcd	11.6	bc	11.6	b	41.5	ab	22.3	a	50.6	a	
	Hgo11		37.4	abc	13.4	bc	16.5	ab	47.6	ab	24.5	a	44.5	a	
	Hgo12		42.4	a	15.8	abc	18.2	ab	36.6	ab	17.8	ab	48.3	a	
	Hgo13		28.9	bcd	11.0	bc	15	ab	40.7	ab	18.5	ab	36.7	a	
	Hgo14		32.2	abcd	10.9	bc	15.4	ab	45.4	ab	22.7	a	40.1	a	
	Hgo15		27.5	bcd	10.4	bc	13.4	ab	37.6	ab	20.1	ab	41.4	a	
	Prom		30.3	bAB	13.7	A	15.5	A	41.3	aB	19.4	A	45.7	AB	
DHS15°C x Pob			11.6		9.2		7.9	DHS25°C x Pob	17.7		14.2		18.9		

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **BRa** = Biomasa de la raíz; **BMe** = Biomasa del mesocótilo; **BPa** = Biomasa de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS**= Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-7, continuación. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (° C)	Biomasa (mg)					Trat (° C)	Biomasa (mg)						
			BRa	BMe	BPa		BRa		BMe	BPa					
Fría	Hgo1	35	31.9	a	10.2	b	37.8	a	8.1	a	2.9	a	8.5	ab	
	Hgo2		28.8	a	12.3	ab	28	ab	7.0	a	5.8	a	6.4	ab	
	Hgo3		28.6	a	13.8	ab	32.7	ab	11.0	a	2.3	a	7.3	ab	
	Hgo4		35.2	a	12.0	ab	28.1	ab	7.9	a	3.4	a	12.5	a	
	Hgo5		30.5	a	14.0	ab	25.3	ab	10.8	a	2.1	a	5.0	ab	
	Hgo6		25.2	a	11.6	ab	20.5	b	7.7	a	1.7	a	5.5	ab	
	Hgo7		25.5	a	11.6	ab	22.2	b	6.4	a	0.1	a	2.8	b	
	Hgo8		28.1	a	14.9	ab	29	ab	40	10.4	a	2.4	a	6.7	ab
	Hgo9		33.8	a	17.6	a	34.5	ab	7.2	a	0.8	a	6.1	ab	
	Hgo10		29.6	a	13.1	ab	32.9	ab	7.8	a	0.8	a	4.1	b	
	Hgo11		30.2	a	10.5	b	23.3	ab	8.5	a	2.0	a	5.9	ab	
	Hgo12		25.6	a	10.2	b	24.9	ab	8.4	a	1.6	a	6.9	ab	
	Hgo13		29.0	a	10.1	b	28.2	ab	9.3	a	2.1	a	8.9	ab	
	Hgo14		35.0	a	12.5	ab	28.6	ab	11.5	a	3.1	a	10.7	ab	
	Hgo15		35.8	a	10.6	b	35.8	a	12.7	a	3.4	a	8.1	ab	
Prom			30.2	cA	12.3	cA	28.8	bB	9	dB	2.3	dC	7	dC	
DHS35°C x Pob			13		6.5		15.2	DHS40°C x Pob	7.4		6.7		7.9		
DHS Fría x Trats (min)			0.0096		0.0019		0.0099								

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **BRa** = Biomasa de la raíz; **BMe** = Biomasa del mesocótilo; **BPa** = Biomasa de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS**= Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-8. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico templado.

Región	Pob	Trat (°C)	Biomasa (mg)			Trat (°C)	Biomasa (mg)							
			BRa	BMe	BPa		BRa	BMe	BPa					
Templada	StaCatA	15	32.5	ab	11.5	ab	13.9	b	43	b	16.8	abc	38.6	bc
	StaCatB		24.1	b	8.1	b	10.5	b	27.5	c	8.3	c	32.3	c
	Calpul		31.9	ab	11.7	ab	14.2	b	58.5	a	23.8	a	65.4	a
	Tequex		33.0	ab	13.2	ab	15.1	ab	48.6	ab	22.9	ab	53.5	ab
	Poxtla		39.9	a	15.1	ab	16.2	ab	51.3	ab	11.7	bc	41.7	bc
	Tlapala		39.3	ab	16.0	a	21.3	a	61.7	a	8.3	c	66.7	a
	Prom		33.5	bA	12.6	bA	15.2	cA	48.4	aA	15.3	aA	49.7	aA
DHS 15°C x Pob			9.7		7.7		6.6	DHS 25°C x Pob			14.8	12	15.8	
Región	Pob	Trat (°C)	Biomasa (mg)			Trat (°C)	Biomasa (mg)							
			BRa	BMe	BPa		BRa	BMe	BPa					
Templada	StaCatA	35	17.6	bc	5.8	b	12.9	b	11.9	ab	7.2	a	10.5	ab
	StaCatB		13.0	c	4.2	b	10.3	b	6.6	b	3.3	a	6.5	b
	Calpul		24.9	b	13.2	a	31.0	a	10.7	ab	6.4	a	6.8	b
	Tequex		20.5	bc	9.6	ab	18	b	12	ab	4.2	a	7.9	b
	Poxtla		33.5	a	14.0	a	15.3	b	14	a	8.3	a	15.1	a
	Tlapala		37.1	a	13.0	a	35.8	a	9.3	ab	5.1	a	8.1	b
	Prom		24.4	cB	10	cB	20.5	bC	10.7	dB	5.7	dB	9.2	dB
DHS35°C x Pob			10.9		5.5		12.7	DHS40°C x Pob			6.2	5.6	6.6	
DHS Templada x Trats (min)			0.0096		0.0019		0.0099							

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **BRa** = Biomasa de la raíz; **BMe** = Biomasa del mesocótilo; **BPa** = Biomasa de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS**= Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-9. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la distribución de la biomasa en la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico subtropical.

Región	Pob	Trat (°C)	Biomasa (mg)						Trat (°C)	Biomasa (mg)						
			BRa		BMe		BPa			BRa		BMe		BPa		
Subtropical	Tam1	15	31.9	b	8.8	a	14.5	ab	25	45.2	a	28.2	a	43.1	a	
	Tam2		33.8	a	9.4	a	18.4	a		46.4	a	21.5	a	45.6	a	
	Tam3		23.5	c	6.7	a	11.3	b		31.7	b	11.3	b	38.2	a	
	Prom		29.7	bB	8.3	cB	14.7	cA		41.1	aB	20.3	aA	42.3	bB	
DHS15°C x Pob			7.9		6.3		5.4		DHS25°C x Pob			12.1		9.8		12.9
DHS 15 °C x Reg			3.4		2.7		2.3		DHS 25 °C x Reg			5.2		4.2		5.6
Región	Pob	Trat (°C)	Biomasa (mg)						Trat (°C)	Biomasa (mg)						
			BRa		BMe		BPa			BRa		BMe		BPa		
Subtropical	Tam1	35	29.6	ab	7.0	a	50.6	a	40	22.7	a	11.3	a	15.6	a	
	Tam2		33.9	a	8.8	a	50.2	a		20.5	a	12.4	a	18.8	a	
	Tam3		21.2	b	9.1	a	32.7	b		10.0	b	5.4	b	9.4	b	
	Prom		28.2	cA	8.3	cC	44.5	aA		17.7	dA	9.7	bA	14.6	dA	
DHS35°C x Pob			8.9		4.5		10.4		DHS40°C x Pob			5.1		4.6		5.4
DHS Subtropical x Trats (min)			0.0096		0.0019		0.0099									
DHS 35 °C x Reg			3.8		1.92		4.5		DHS 40 °C x Reg			2.2		1.9		2.32

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **BRa** = Biomasa de la raíz; **BMe** = Biomasa del mesocótilo; **BPa** = Biomasa de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS**= Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-10. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo y calificación de raíz y de la parte aérea de la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación				Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación					
				CalRa		CalPa				CalRa		CalPa			
	Hgo1		9.0	e	3.5	ab	4.5	ab	13.0	e	2.3	ab	2	b	
	Hgo2		35.0	ab	3.0	bc	4.1	d	29.0	ab	1.9	abc	2.7	a	
	Hgo3		33.0	ab	2.7	c	4.1	d	23.0	bcd	2.3	ab	2.7	a	
	Hgo4		40.0	a	2.8	c	4.2	c	26.0	abc	1.5	c	2.8	a	
	Hgo5		35.0	ab	2.7	c	4.3	bcd	20.0	cd	1.7	bc	2.9	a	
	Hgo6		32.0	ab	3.1	abc	4.4	abc	25.0	bc	1.9	abc	2.8	a	
	Hgo7		26.0	bc	3.6	a	4.6	a	24.0	bcd	2.2	abc	3.3	a	
Fría	Hgo8	15	29.0	bc	2.8	c	4.5	ab	25	24.0	bcd	1.5	c	2.9	a
	Hgo9		28.0	bc	2.9	c	4.3	bcd	29.0	ab	1.6	bc	2.7	a	
	Hgo10		29.0	bc	3.2	abc	4.4	abc	23.0	bcd	1.7	bc	2.9	a	
	Hgo11		31.0	ab	3.0	bc	4.4	abc	21.0	cd	2.2	abc	2.9	a	
	Hgo12		31.0	ab	3.0	bc	4.4	abc	21.0	cd	1.8	abc	2.7	a	
	Hgo13		21.0	d	2.8	c	4.4	abc	32.0	a	2.3	ab	2.7	a	
	Hgo14		21.0	d	3.1	abc	4.5	ab	18.0	de	1.9	abc	3	a	
	Hgo15		28.0	bc	3.6	a	4.4	abc	22.0	cd	2.5	a	2.8	a	
	Prom		29.0	aA	3.0	bB	4.4	bB	23.0	aB	1.9	dA	2.8	dA	
	DHS15°C x Pob		9.4		0.5		0.2		DHS25°C x Pob	6.6	0.7		0.6		

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **LMe** = Longitud del mesocótilo; **CalRa** = Calificación de la raíz; **CalPa** = Calificación de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-10, continuación. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo y calificación de raíz y de la parte aérea de la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico frío.

Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación			Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación						
				CalRa	CalPa				CalRa	CalPa					
	Hgo1		15.0	ab	2.8	ab	2.2	c		1.0	c	4.5	c	4.8	c
	Hgo2		15.0	ab	2.7	ab	3.7	ab		3.0	abc	4.2	g	4.7	d
	Hgo3		13.0	b	2.4	ab	3.3	ab		1.0	c	4.3	e	4.9	b
	Hgo4		19.0	ab	2.2	b	3.7	ab		3.0	abc	4.5	c	4.7	d
	Hgo5		15.0	ab	2.4	ab	3.8	a		1.0	c	4.4	d	4.8	c
	Hgo6		13.0	b	2.5	ab	3.7	ab		1.0	c	4.3	e	4.8	c
	Hgo7		15.0	ab	3.0	a	3.8	ab		1.0	c	4.7	a	5.0	a
Fría	Hgo8	35	15.0	ab	2.6	ab	3.6	ab	40	1.0	c	4.3	e	4.9	b
	Hgo9		18.0	ab	2.4	ab	3.5	ab		1.0	c	4.7	a	5.0	a
	Hgo10		13.0	b	2.9	a	3.3	ab		1.0	c	4.7	a	4.9	b
	Hgo11		20.0	a	2.8	ab	3.6	ab		1.0	c	4.2	f	4.9	b
	Hgo12		15.0	ab	2.8	ab	3.5	ab		2.0	bc	4.6	b	4.8	c
	Hgo13		14.0	ab	2.7	ab	3.1	b		5.0	a	4.1	g	4.6	e
	Hgo14		16.0	ab	2.7	ab	3.6	ab		4.0	ab	4.1	g	4.7	d
	Hgo15		17.0	ab	2.6	ab	3.4	ab		5.0	a	4.2	f	4.6	e
	Prom		16.0	abA	2.6	cB	3.4	cB		2.0	bC	4.4	aA	4.8	aA
	DHS35°C x Pob		6.0		0.6	0.6			DHS40°C x Pob	2.2		0.0	0.0		
	DHS Fría x Trats (min)		17.9		0.38	0.32									

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **LMe** = Longitud del mesocótilo; **CalRa** = Calificación de la raíz; **CalPa** = Calificación de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-11. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo y calificación de raíz y de la parte aérea de la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico templado.

Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación				Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación					
				CalRa		CalPa				CalRa		CalPa			
Templada	StaCatA	15	17.0	b	3.4	ab	4.4	ab	25	16.0	c	2.5	a	3.6	a
	StaCatB		33.0	a	3.8	a	4.3	b		22.0	b	2.6	a	3.2	ab
	Calpul		28.0	a	2.9	c	4.4	ab		31.0	a	1.7	b	2.9	b
	Tequex		29.0	a	3.0	bc	4.4	ab		32.0	a	1.6	b	2.8	b
	Poxtla		27.0	a	2.9	c	4.5	a		29.0	a	1.6	b	2.9	b
	Tlapala		27.0	a	3.1	bc	4.4	ab		24.0	b	1.3	b	2.2	c
	Prom		27.0	aB	3.2	bA	4.4	aB		26.0	aA	1.9	cA	2.9	cA
DHS15°C x Pob			7.9		0.4		0.1	DHS25°C x Pob	5.6		0.6		0.5		
Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación				Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación					
				CalRa		CalPa				CalRa		CalPa			
Templada	StaCatA	35	5.0	c	3.6	a	4.2	a	40	1.0	c	4.1	c	4.6	c
	StaCatB		11.0	b	3.9	a	3.9	ab		3.0	b	4.6	a	4.8	b
	Calpul		13.0	b	3.6	a	3.8	ab		2.0	bc	4.2	b	4.9	a
	Tequex		19.0	a	3.5	ab	3.4	bc		2.0	bc	4.1	c	4.8	b
	Poxtla		15.0	ab	3.3	b	3.8	ab		5.0	a	4	d	4	e
	Tlapala		17.0	a	3.0	b	2.9	c		2.0	bc	4.1	c	4.5	d
	Prom		13.0	abB	3.5	bA	3.7	bA		3.0	bB	4.2	aB	4.6	aB
DHS35°C x Pob			5.0		0.5		0.5	DHS40°C x Pob	1.8		0.00		0.00		
DHS Templada x Trats (Min)			17.9		0.38		0.32								

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **LMe** = Longitud del mesocótilo; **CalRa** = Calificación de la raíz; **CalPa** = Calificación de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.

Cuadro A-12. Efecto de temperaturas contrastantes sobre la longitud del mesocótilo y calificación de raíz y de la parte aérea de la plántula de maíz de las poblaciones nativas de origen ecológico subtropical.

Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación				Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación					
				CalRa		CalPa				CalRa		CalPa			
Subtropical	Tam1		10.0	a	2.9	b	4.6	a		13.0	a	1.4	a	1.7	b
	Tam2	15	9.0	a	2.9	b	4.6	a	25	15.0	a	1.5	a	1.6	b
	Tam3		10.0	a	3.4	a	4.6	a		16.0	a	1.9	a	2.8	a
	Prom		10.0	aC	3.1	bAB	4.6	aA		15.0	aC	1.6	dB	2	cB
	DHS15°C x Pob		6.4		0.3		0.1	DHS25°C x Pob	4.6		0.5		0.4		
	DHS 15 °C x Reg		2.8		0.1		0.05	DHS25 °C x Reg	1.96		0.19		0.17		
Región	Pob	Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación				Trat (°C)	LMe (mm)	Calificación					
				CalRa		CalPa				CalRa		CalPa			
Subtropical	Tam1		10.0	a	1.6	b	1.5	b		4.0	a	3.7	b	4.0	a
	Tam2	35	9.0	a	1.6	b	1.5	b	40	5.0	a	3.6	c	3.8	b
	Tam3		8.0	a	3.1	a	2.9	a		2.0	b	4.0	a	4.0	a
	Prom		9.0	aC	2.1	cC	2.0	cC		4.0	aA	3.8	aC	3.9	bC
	DHS35°C x Pob		4.1		0.4		0.4	DHS40°C x Pob	1.5		0.00		0.00		
	DHS Subtropical x Trats (min)		17.9		0.38		0.32								
	DHS 35 °C x Reg (may)		1.7		0.18		0.17	DHS 40 °C x Reg (may)	0.64		0.00		0.00		

Pob = clave de origen de la población; **Trat** = Tratamiento de temperatura; **LMe** = Longitud del mesocótilo; **CalRa** = Calificación de la raíz; **CalPa** = Calificación de la parte aérea; **Prom** = Promedio por tratamiento de temperatura; **DHS** = Diferencia Honesta Significativa. Las DHS fueron calculadas a partir del cuadrado medio del error para cada condición específica de temperatura. En columnas, letras iguales, indican diferencias no significativas (Tukey $\alpha=0.05$) entre poblaciones. En los promedios por tratamiento, las letras minúsculas (min) indican el comportamiento entre tratamientos de temperatura en la región de origen considerada y las letras mayúsculas (may) muestran el comportamiento entre regiones ecológicas de origen en cada condición térmica.