



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO
DE CIENCIAS DE LA VIDA Y DE LA
NATURALEZA (ILACVN)**

BIOTECNOLOGÍA

**EFFECTOS DEL ESTRÉS TERMICO SOBRE GENOTIPOS DE MAÍZ
PALOMERO (*Zea mays* L. *Everta*)**

Análisis de su etapa inicial de desarrollo en altas temperaturas

IVAN MATEO ESPITIA NAVARRETE

Foz do Iguaçu
2024

EFECTOS DE ESTRÉS TÉRMICO SOBRE GENOTIPOS DE MAÍZ PALOMERO
(Zea mays L. Everta)

Análisis de su etapa inicial de desarrollo en altas temperaturas

IVAN MATEO ESPITIA NAVARRETE

Trabajo de conclusión de curso presentado para el Instituto Latino-Americano de Ciencias de la Vida y la Naturaleza de la Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial a la obtención de título de Licenciado en Biotecnología.

Orientador: Prof. Dr. Samuel Henrique Kamphorst

Foz do Iguaçu
2024

IVÁN MATEO ESPITIA NAVARRETE

EFFECTOS DE ESTRÉS TÉRMICO SOBRE GENOTIPOS DE MAÍZ PALOMERO
(*Zea Mays L. Everta*)

Análisis de su etapa inicial de desarrollo en altas temperaturas.

Trabajo de conclusión de curso presentado para el Instituto Latino-Americano de Ciencias de la Vida y la Naturaleza de la Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial a la obtención de título de Licenciado en Biotecnología.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Samuel Henrique Kamphorst
UNILA

Prof. Dr. Cristian Antonio Rojas
UNILA

Prof. Dr. Valter Jairo de Lima
UVA

Carolina Macedo Carvalho
UENF

Foz do Iguaçu, 15 de outubro de 2024.

Dedico este Trabajo a mis padres y hermana.

AGRADECIMIENTOS

A medida que este periodo académico está llegando a su final, en primer lugar, quiero expresar todo el agradecimiento y dedicatoria de este trabajo de conclusión de curso a mis padres (Orlando y Consuelo) así como a mis familiares más cercanos (en especial a mi hermana Sara, tíos y primos cercanos), gracias por todo ese amor y apoyo incondicional que me han brindado durante todos estos años, haciendo posible este sueño realidad, siendo inspiración y fuerza para superar los desafíos y lecciones que la vida me ha puesto en el camino. Gracias a ustedes me convertí en el humano integro que soy ahora, todo esto porque fueron construyendo y puliendo con todo ese amor que me mantiene vivo hasta el día de hoy, los amo y siempre los tengo presentes en mi corazón.

Quiero agradecer a mi orientador de tesis, el profesor Samuel Henrique Kamphorst por todo el apoyo, paciencia y dedicación a lo largo de todo este proceso, y sobre todo por brindarme su amistad desde un inicio. Así mismo, me gustaría agradecer a los profesores y maestros miembros de la banca examinadora por aceptar participar en este momento tan decisivo en mi proceso académico (Profesor Cristian Rojas, Profesor Valter de Lima y la ingeniera agrónoma Carolina Carvalho), de la misma manera quiero agradecer a todos los docentes y profesores que me brindaron parte de su sabiduría académica y de la vida y que con su esfuerzo moldean a profesionales de alta calidad para el futuro. Así como Isaac Newton menciono en su frase icónica, tuve el privilegio de poder pararme en los hombros de estos gigantes para contemplar un mundo que va más allá de lo que pudiera imaginar, siendo los principales artesanos del conocimiento y las bases que le da una esperanza a la humanidad.

Quiero agradecer a todos mis amigos (En especial a Bruno, Jonathan, Grecia, Luis Henrique y Andrés) por todos estos años que dedicamos a estudiar esta bonita profesión y por todos estos momentos que pasamos que serán inolvidables, durante esas épocas de estudio interminables me di cuenta de la calidad de personas que me rodean; también quiero agradecer a mi pareja Gabriela y nuestras mascotas Nikko y Gaia por estar a mi lado apoyándome en los momentos buenos y malos, los considero como mi familia adoptiva y también hacen parte de mi corazón y me han enseñado que la vida tiene muchos colores.

Finalmente, pero no menos importante, quiero agradecer a todo el equipo de profesores, doctores y maestros de la UENF por recibirme con los brazos abiertos y darme la posibilidad de experimentar y haber hecho posible los experimentos de mi trabajo, gracias por las amistades nuevas y por la oportunidad de conocer a humanos que se apasionan por la ciencia, quiero dar un

agradecimiento especial al doctor Valter Jairo de Lima por su acogedora amabilidad y amistad así como la maestra Carolina Macedo por haberme dado la posibilidad de poder trabajar en su línea de investigación. De la misma manera quiero agradecer a el profesor Antonio Teixeira do Amaral Junior por brindar todos los equipamientos, recursos para que fuera posible ejecutar los experimentos y realizar las medidas de manera exitosa, gracias por la amistad así como por todo el apoyo de todos los miembros de todos los laboratorios que tuve el privilegio de conocer y aprender mucho y por toda la amabilidad que recibí. Solo puedo decir gracias a la Universidad Federal de la Integración Latino Americana (UNILA) por todos estos años de educación y por la oportunidad de poder conocer un país tan lindo como Brasil, así como al Programa de Apoyo al Estudiante financiero PAD-TCC por los recursos brindados para este proyecto.

“Haz lo que amas y serás feliz, y el que hace lo que ama, está benditamente condenado al éxito, que llegará cuando deba llegar, porque lo que debe ser será, y llegará naturalmente”

Facundo Cabral.

RESUMEN

Estudios que abordan el estrés de choque térmico por altas temperaturas son imperativos para entender cómo los cultivos agrícolas, incluyendo la variedad de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*) responden contra el aumento de la temperatura en el ambiente. La comprensión de estos efectos es crucial para desarrollar estrategias de manejo y mejoramiento genético más eficaces, velando por la seguridad y productividad de cultivos frente a condiciones climáticas adversas. Frente a esto, este trabajo tuvo como objetivo evaluar los efectos morfológicos y fisiológicos bajo condiciones de temperatura supra-óptima de diez linajes de maíz palomero obtenidos del banco de germoplasma de la UENF durante las etapas iniciales de desarrollo, con el objetivo de indicar genotipos que presenten un desempeño superior para programas de mejoramiento genético. En el laboratorio de tecnología de semillas de la UENF, fueron conducidos los experimentos para la evaluación de los diez linajes, las cuales fueron cultivadas en BODs bajo condiciones controladas de luz (12 horas de luz y 12 horas de oscuridad) durante un periodo de 15 días. Además, las plántulas fueron sometidas a dos condiciones térmicas, siendo 30°C, considerada como temperatura de control (C) y a 45°C, siendo esta la condición de temperatura supra óptima (TS). Se realizaron 4 repeticiones por cada linaje, donde la parcela se constituyó de una planta cultivada por tubo. fueron analizadas las características de pigmentos foliares, siendo el índice relativo de clorofila (SPAD), contenido foliar de antocianinas (Anth) y flavonoides (Flv); así como la evaluación de características morfológicas, siendo el área del sistema radicular y aéreo (AF y AR), así como su peso seco aéreo y radicular (PSA e PSR); mientras que las características de intercambio gaseoso, fueron mensuradas la transpiración (e), la tasa de fotosíntesis (A) y la conductancia estomática (gs); fue medida la eficiencia fotoquímica de cada plántula de maíz palomero (Fv/ Fm). En base a los datos colectados de las características evaluadas fue realizado un análisis de varianza conjunta, individual y de agrupamiento de medias. Además, fue conducido un análisis de componentes principales (ACP). Los análisis de varianza relevaron que las variables de características foliares, AR, A e gs presentaron diferencias significativas en la condición de control (C). En la condición de estrés térmico (TS), las variables SPAD, Fv/Fm, PSA, PSR y gs presentaron una diferencia significativa. En el análisis de conjunta, las variables FA y Anth no presentaron una diferencia significativa para la fuente de variación G, todas las variables a excepción de e presentaron diferencias significativas para la fuente de variación T, las variables AF, PSA, PSR y Anth presentaron diferencias significativas para las fuentes de variación de la interacción G*T. Los índices de SPAD presentaron una reducción del 61,28%, mientras que las concentraciones de Flv e Anth aumentaron en un 84,74% y 164,56%, respecto a Fv/Fm, hubo una reducción del 39,13% mientras que para sus características morfológicas AF y AR presentaron una drástica disminución del 81,47% y 79,56%, mientras que PSA y PSR se redujeron en un 85,71% y 66,67%; el intercambio gaseoso presento una reducción del 65,97% en A y 47,95% en gs, mientras que E mostro un aumento del 7,06%. Adicionalmente, se identificó que los linajes L54, L76 y L688 fueron los linajes con mayor desempeño de acuerdo con las características evaluadas bajo las condiciones C y TS. Estos resultados sugieren que los genotipos con mayor tolerancia poseen un potencial para ser usados en programas de mejoramiento vegetal visando garantizar la sustentabilidad de la productividad en cultivos de maíz palomero, por medio del desarrollo de híbridos.

Palabras clave: Cambios climáticos; estrés supra-óptimo; Mejoramiento vegetal; Seguridad alimentar.

RESUMO

Estudos que abordam o estresse de choque térmico por altas temperaturas são fundamentais para entender como as culturas agrícolas, incluindo a variedade de milho pipoca (*Zea mays L. Everta*), respondem ao aumento da temperatura no ambiente. A compreensão desses efeitos é crucial para desenvolver estratégias de manejo e melhoramento genético mais eficazes, visando a segurança e a produtividade das culturas em condições climáticas adversas. Assim, este estudo teve como objetivo avaliar os efeitos morfológicos e fisiológicos sob condições de temperatura supra ótima em dez linhagens de milho pipoca obtidas do banco de germoplasma da UENF durante as etapas iniciais de desenvolvimento, com o objetivo de indicar genótipos com desempenho superior para programas de melhoramento genético. No laboratório de tecnologia de sementes da UENF, foram conduzidos experimentos para a avaliação das dez linhagens, as quais foram cultivadas em BODs sob condições controladas de luz (12 horas de luz e 12 horas de escuridão) por um período de 15 dias. Além disso, as plântulas foram submetidas a duas condições térmicas: 30°C, considerada como temperatura de controle (C), e 45°C, sendo esta a condição de temperatura supra ótima (TS). Cada linhagem foi submetida a 4 repetições, com a parcela constituída por uma planta cultivada por tubo. Foram analisadas as características dos pigmentos foliares, sendo o índice relativo de clorofila (SPAD), o conteúdo foliar de antocianinas (Anth) e flavonoides (Flv); bem como características morfológicas, incluindo área do sistema radicular e aéreo (AF e AR) e seus respectivos pesos secos (PSA e PSR); enquanto que as características de trocas gasosas, como transpiração (E), taxa de fotossíntese (A) e condutância estomática (gs), também foram mensuradas; além da eficiência fotoquímica de cada plântula de milho pipoca (Fv/Fm). Com base nos dados coletados das características avaliadas, foi realizada uma análise de variância conjunta, individual e de agrupamento de médias. Ademais, foi realizada uma análise de componentes principais (ACP). As análises de variância revelaram que as variáveis de características foliares, AR, A e gs apresentaram diferenças significativas na condição de controle (C). Na condição de estresse térmico (TS), as variáveis SPAD, Fv/Fm, PSA, PSR e gs apresentaram diferença significativa. Na análise conjunta, as variáveis FA e Anth não apresentaram diferença significativa para a fonte de variação G, todas as variáveis com exceção de E apresentaram diferenças significativas para a fonte de variação T, e as variáveis AF, PSA, PSR e Anth apresentaram diferenças significativas para as fontes de variação da interação G*T. Os índices de SPAD apresentaram uma redução de 61,28%, enquanto as concentrações de Flv e Anth aumentaram em 84,74% e 164,56%, respectivamente. O Fv/Fm apresentou uma redução de 39,13%, enquanto as características morfológicas AF e AR apresentaram uma diminuição drástica de 81,47% e 79,56%, e PSA e PSR foram reduzidos em 85,71% e 66,67%; as trocas gasosas apresentaram uma redução de 65,97% em A e 47,95% em gs, enquanto E apresentou um aumento de 7,06%. Adicionalmente, as linhagens L54, L76 e L688 foram identificadas como as de melhor desempenho de acordo com as características avaliadas nas condições C e TS. Esses resultados sugerem que os genótipos com maior tolerância possuem potencial para serem utilizados em programas de melhoramento vegetal visando garantir a sustentabilidade da produtividade nas culturas de milho pipoca por meio do desenvolvimento de híbridos.

Palavras-chave: Mudanças climáticas; estresse supra ótimo; melhoramento vegetal; segurança alimentar.

ABSTRACT

Studies addressing thermal shock stress due to high temperatures are imperative to understand how agricultural crops, including the popcorn maize variety (*Zea mays L. Everta*), respond to increased environmental temperatures. Understanding these effects is crucial to develop more effective management and genetic improvement strategies, ensuring crop security and productivity in adverse climatic conditions. Accordingly, this study aimed to evaluate the morphological and physiological effects under supra-optimal temperature conditions on ten popcorn maize inbred lines obtained from the UENF germplasm bank during the early development stages, with the objective of identifying genotypes with superior performance for breeding programs. In the seed technology laboratory at UENF, experiments were conducted to evaluate the ten inbred lines, cultivated in BOD chambers under controlled light conditions (12 hours of light and 12 hours of darkness) for a period of 15 days. Additionally, the seedlings were subjected to two temperature conditions: 30°C as the control temperature (C) and 45°C as the supra-optimal temperature condition (TS). Each inbred line was replicated four times, with each plot consisting of a single plant grown per tube. Leaf pigment characteristics, including the relative green index (SPAD), anthocyanin content (Anth), and flavonoid content (Flv), were analyzed; as well as morphological characteristics, such as the root and shoot area (AF and AR), and their respective dry weights (PSA and PSR); while gas exchange characteristics, including transpiration rate (E), photosynthesis rate (A), and stomatal conductance (gs), were measured. The photochemical efficiency (Fv/Fm) of each popcorn maize seedling was also assessed. Based on the data collected from these evaluated characteristics, a joint, individual, and mean clustering analysis of variance was conducted. Additionally, a principal component analysis (PCA) was performed. The variance analyses revealed that the variables of leaf characteristics, AR, A, and gs showed significant differences in the control condition (C). Under thermal stress conditions (TS), the variables SPAD, Fv/Fm, PSA, PSR, and gs showed significant differences. In the joint analysis, the FA and Anth variables did not present significant differences for the G source of variation. All variables except for E showed significant differences for the T source of variation. The AF, PSA, PSR, and Anth variables showed significant differences for the G*T interaction sources of variation. SPAD indices showed a 61.28% reduction, while Flv and Anth concentrations increased by 84.74% and 164.56%, respectively. Fv/Fm showed a 39.13% reduction, while for morphological characteristics, AF and AR exhibited a drastic decrease of 81.47% and 79.56%, respectively; PSA and PSR were reduced by 85.71% and 66.67%. Gas exchange showed a reduction of 65.97% in A and 47.95% in gs, while E increased by 7.06%. Additionally, inbred lines L54, L76, and L688 were identified as the highest-performing lines according to the evaluated characteristics under both C and TS conditions. These results suggest that the genotypes with higher tolerance have the potential to be used in plant breeding programs aimed at ensuring sustainable productivity in popcorn maize crops through hybrid development.

Keywords: Climate change; supra-optimal stress; plant breeding; food security.

LISTA DE ILUSTRACIONES

Ilustración 1- Comparación entre el maíz moderno (<i>Zea mays</i>) y su ancestro más probable teocintle (<i>Zea perennis</i>), presentando síndrome de domesticación.....	15
Ilustración 2- Registro fotográfico de los linajes de maíz palomero (<i>Zea mays L. Everta</i>) cultivados bajo condiciones experimentales TS (Temperatura Supra óptima) y C (Control) en incubadoras BOD.	25
Ilustración 3- Registro fotográfico de las mediciones de pigmentos foliares con los equipos descritos en la metodología de cada linaje de maíz palomero (<i>Zea mays L. Everta</i>) con sus respectivas repeticiones.	26
Ilustración 4- Registro fotográfico de las mediciones del grupo de características de intercambio gaseoso de los linajes de maíz palomero (<i>Zea mays L. Everta</i>) empelando el equipo IRGA.	28
Ilustración 5- Comparación gráfica tipo radar de las medias (%) obtenidas de los genotipos de maíz palomero (<i>Zea mays L. Everta</i>) en condiciones ambientales de crecimiento óptimo (Radar azul) y crecimiento en condiciones supra óptimas (Radar rojo) luego de 15 DDS.....	30
Ilustración 6- Resumen gráfico de agrupamientos por medio del test UPGMA (CRUZ, C. <i>et al.</i> 2014), de los linajes estudiados bajo la condición de temperatura supra óptima (A) y condiciones de control (B).....	12
Ilustración 7- Agrupamiento grafico de linajes de maíz palomero (<i>Zea mays L. Everta</i>), en base a el análisis de los componentes principales (CPA), por medio de índices de tolerancia en temperaturas supra óptimas TS (Grafico A) y condiciones de crecimiento C (Grafico B) en función de las características evaluadas.	13

LISTA DE TABLAS

Tabla 1- Descripción de los 10 linajes s de maíz palomero (<i>Z. mays L. Everta</i>) evaluadas en condiciones de temperatura control (C) y condiciones supra óptimas (TS).	24
Tabla 2- Resumen de los análisis de varianzas, los coeficientes de variación experimental y las medias generales de 10 linajes de maíz palomero (<i>Z. mays L. Everta</i>) según las 11 variables estudiadas bajo condiciones de estrés en temperaturas supra óptimas (TS) y en temperaturas consideradas adecuadas (C).	29
Tabla 3- Resumen de resultados del agrupamiento de medias empleando el test estadístico <i>Tukey</i> a un 5% de probabilidad para las 11 variables estudiadas de los 10 linajes (<i>Z. mays L. Everta</i>) evaluados en la condición C.....	33
Tabla 4- Resumen de resultados del agrupamiento de medias empleando el test estadístico <i>Tukey</i> a un 5% de probabilidad para las 11 variables estudiadas de los 10 linajes (<i>Z. mays L. Everta</i>) evaluados en la condición TS.....	12

Sumário

LISTA DE TABLAS	12
1. INTRODUCCIÓN.....	12
2. REVISIÓN DE LITERATURA	14
2.1 DOMESTICACIÓN Y ASPECTOS GENERALES DEL CULTIVO DE LA VARIEDAD DE MAÍZ PALOMERO (Z. MAYS L. EVERTA).....	14
2.2 ESTRÉS TÉRMICO POR ALTAS TEMPERATURAS EN CULTIVOS DE MAÍZ	17
2.3 CARACTERÍSTICAS RELACIONADAS A LA TOLERANCIA DE ESTRÉS POR TEMPERATURAS SUPRA-ÓPTIMAS EN Z. MAYS.	20
3. OBJETIVOS	23
3.1. OBJETIVO GENERAL	23
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
4. METODOLOGÍA	24
4.1 GENOTIPOS UTILIZADOS	24
4.2 CONDICIONES Y DESARROLLO EXPERIMENTAL	24
4.3 ANÁLISIS DE PIGMENTOS FOLIARES	25
4.4 ANÁLISIS DE LA EFICIENCIA FOTOQUÍMICA	26
4.5 ANÁLISIS DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS.....	26
4.5.1 Medidas de la Parte Aérea	26
4.5.2 Medidas del Sistema radicular	27
4.6 ANÁLISIS DE INTERCAMBIO GASEOSO.....	27
4.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	28
5. RESULTADOS	30
5.1 VARIABILIDAD GENÉTICA EN LAS CONDICIONES DE CONTROL Y ESTRÉS	30
5.2 TEST DE SEPARACION DE MEDIAS	31
5.3. ANÁLISIS DE LOS COMPONENTES PRINCIPALES (CPA) EN CONDICIONES CONTROL Y SUPRA OPTIMO	12
6. DISCUSIÓN.....	14
6.1. EFECTOS DE LA CONDICION TS EN LAS CARACTERISTICAS EVALUADAS DE LOS LINAJES DE MAIZ PALOMERO EN RESPUESTA AL ESTRÉS TERMICO	14

6.2 INTERACCION GENOTIPO-AMBIENTE (GXT) Y SUS IMPLICACIONES EM LA SELECCION DE LINAJES DE MAIZ PALOMERO FRENTE ESTRÉS TERMICO 16

7. CONCLUSIÓN 18

8. REFERENCIAS 19

1. INTRODUCCIÓN

Durante el transcurso de la historia de la humanidad, ocurrió una serie de eventos significativos los cuales tornaron a los pequeños bandos de cazadores-recolectores en las primeras grandes civilizaciones acentuadas alrededor del mundo; uno de los eventos más significativos para que ocurriera esta transición, fue el surgimiento de la agricultura en diferentes regiones del globo (BHARGAVA, A *et al.* 2019). Esto involucró mudanzas morfológicas, metabólicas, fisiológicas y genéticas en varias características de diferentes plantas silvestres, como consecuencia de la influencia del hombre en la selección de los genes que serán transmitidos de generación en generación; esto dio como resultado la aparición de las variedades domésticas de plantas comúnmente usadas en diferentes áreas de la industria (CASAS, *et al.* 2017).

Dentro de las nuevas variedades que surgieron, el maíz común (*Zea mays*) y sus variedades derivadas del teocintle silvestre, son consideradas hoy en día plantas de alta importancia alimenticia alrededor del mundo y, por tanto, juegan un rol importante en la economía de los países productores de maíz. La variedad de maíz palomero (*Zea mays* L. Everta), es una de tantas variedades que ha tenido un auge en la cultura y gastronomía de diferentes sociedades y países, dando un lugar importante en el mundo agrícola e industrial a lo largo del transcurso de la historia de la humanidad (SWELEY, J *et al.* 2013; FAO. 2006).

El cambio climático es considerado como una de las problemáticas más relevantes en nuestros días, considerando las serias repercusiones que tendría en sectores como la agricultura y economía de diferentes países, además de ser responsable por crear una inestabilidad en el medio ambiente y biodiversidad. Si no se toman medidas adecuadas, se prevé que las emisiones de CO₂ por parte de la actividad humana, comprometan la seguridad alimentaria alrededor del mundo, al verse afectados cultivos de alto valor como cereales, como lo son las variedades de maíz. Esto, junto con la actividad de fenómenos meteorológicos como El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) produce un aumento en la temperatura y anomalías en la precipitación del agua causando sequías y periodos de inundaciones, dependiendo de la región en cuestión (FAO. 2006; JIMÉNEZ, M, *et al.* 2016).

En consecuencia, varios productores agrícolas de cultivos de maíz, potencialmente se enfrentan a condiciones ambientales de estrés térmico e hídrico, causando una reducción significativa en la calidad y desempeño de producción del grano; esto se ve reflejado en individuos con características de menor rendimiento en diferentes etapas de su ciclo de vida, limitando así el potencial de productividad de cultivares (HUACHAMBER, E. 2020). Con todo esto; es imperativo la caracterización y producción de variedades de maíz palomero que presenten características de

tolerancia para condiciones de temperaturas supra óptimas; por medio de la explotación de la variabilidad genética evaluada de diferentes variedades de bancos de germoplasmas en el mejoramiento genético, junto con técnicas y modelos de cultivo más eficientes (NORIEGA-NAVARRETE, J, *et al* 2021). Sin embargo, existen pocos estudios en la actualidad sobre la caracterización de variedades de *Zea mays L.* Everta tolerantes a altas temperaturas, especialmente en las primeras etapas de desarrollo; apenas existen investigaciones realizadas como las de CARVALHO (2023), KAMPHORST (2020) son limitadas a la caracterización de variedades de maíz palomero tolerantes a estreses abióticos de otras naturalezas como lo es a nivel hídrico y contaminantes presentes en el suelo (PINTO, V. *et al* 2023).

Por lo tanto, en este trabajo de conclusión de curso, realizado en colaboración con la “*Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro*” (UENF), se propone la caracterización de diez variedades de maíz palomero obtenidos en el banco de germoplasma de la UENF frente a la capacidad de tolerancia a condiciones de temperatura supra-óptimas, evaluando características morfofisiologías durante las primeras etapas de desarrollo de la planta. Con la intención de registrar linajes de maíz palomero que puedan ser potencialmente usadas en futuros programas de mejoramiento vegetal, para la producción de nuevos híbridos de maíz palomero que sean capaces de crecer bajo condiciones de estrés térmico.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 DOMESTICACIÓN Y ASPECTOS GENERALES DEL CULTIVO DE LA VARIEDAD DE MAÍZ PALOMERO (Z. MAYS L. EVERTA)

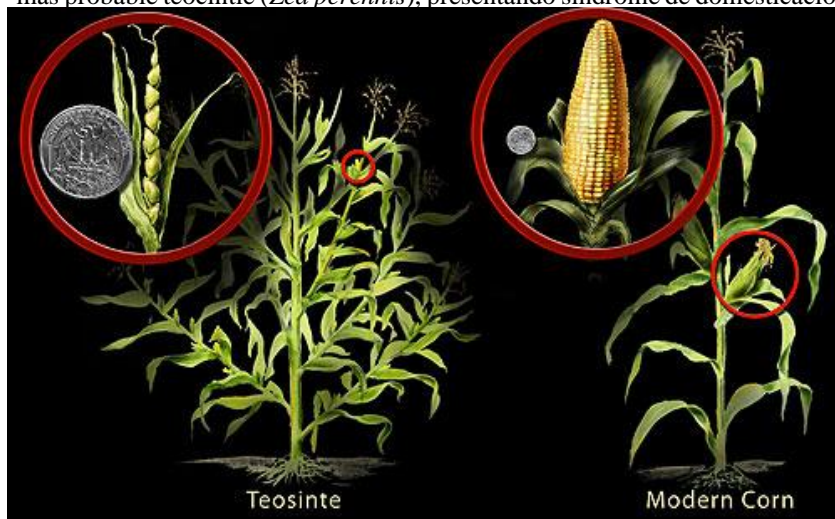
Se sabe que en la actualidad las variedades vegetales que son producidas, distribuidas y vendidas alrededor del mundo por empresas agricultoras, son el producto de la larga interacción que ha tenido el ser humano en relación a las otras formas de vida en su entorno. Este proceso es denominado como domesticación y ocurrió tanto en especies animales, vegetales y otros organismos, incluso, tal interacción también puede ser denominada como selección artificial y/o coevolución mutualista (ROBERTSON, A. 1996). Tal fenómeno ha sido descrito e interpretado por diferentes autores, algunos que podrían ser mencionados están, “El origen de las especies” (1859) escrito por el distinguido naturalista Charles Darwin (1809-1882), la obra “*Origine des plantes cultivées*” (1883) del botánico Alphonse Pyrame de Candolle (1806-1893) y estudios clave como los que fueron realizados por el botánico soviético Nikolái Vavilov sobre la descripción del centro de origen de diferentes variedades vegetales altamente consumidas alrededor del mundo (EGUIARTE, L. *et al.* 2018).

Algunos autores como SERPELL, J & DUFFY, D (2014) y CAGAN, A & BLASS, T (2016) estiman que la domesticación de animales y plantas fue provocada por cambios climáticos y comenzó con animales por lo menos hace 15.000 años atrás, al final del Pleistoceno tardío en las regiones de Eurasia; donde interacciones sociales de grupos de cazadores recolectores con lobos (*Canis lupus*) derivaron en el surgimiento del primer perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) según evidencias arqueológicas y genéticas. Por otro lado, se estima que aproximadamente hace 12.000 años atrás, a comienzos del periodo Holoceno; estos centros de domesticación de diferentes ubicaciones geográficas, desarrollaron las primeras técnicas de cultivo agrícola, permitiendo así el asentamiento de las primeras civilizaciones. De esta manera, surgió el “arte” de controlar la reproducción y dispersión de otras especies vegetales; por medio de la selección de los futuros precursores con características y perfiles enfocados a suplir las necesidades del ser humano (PURUGGANAN. 2019; CASAS, *et al.* 2017). Esta coevolución provocó mudanzas drásticas en la fisiología, morfología, metabolismo e incluso ciclo de vida de las especies silvestres que pasaron por este proceso de selección artificial (fenómeno conocido también como síndrome de domesticación, para las especies que sufrieron alguna mudanza drástica por la actividad humana); dieron paso a las variedades domesticadas-comerciales que usualmente son utilizadas en la

actualidad como fuente de alimento y de manera industrial (PURUGGANAN, M & FULLER, D. 2009).

Un ejemplo de domesticación vegetal puede ser observado en el origen y las variedades que surgieron a partir del maíz (*Z. mays*) que existe en la actualidad. Aunque todavía está en discusión el origen del maíz, la hipótesis más aceptada hasta el momento estima que hace 12.000 a 7500 años atrás, las culturas que habitaban las regiones del Golfo de México y el eje Neovolcánico, fueron los responsables por la domesticación del teocintle silvestre (*Zea perennis*) (RONEY, J & HARD, 2009). Gracias a similitudes morfológicas como una envoltura rígida presente tanto en los granos de teocintle y de maíz, junto con estudios de identificación y mapeamiento molecular son evidencias que respaldan que el origen del maíz involucró la mutación de varios *loci* importantes en las formas primitivas de teocintle, a partir de ahí, estos genes se trasladaron a estructuras genéticas favorables, que tuvo como resultado una serie de cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos (*Ilustración 1*); esta importante transición de características dio paso a las variedades de *Zea mays* que conocemos hoy en día (PALIWAL, R. 2001).

Ilustración 1-Comparación entre el maíz moderno (*Zea mays*) y su ancestro más probable teocintle (*Zea perennis*), presentando síndrome de domesticación



Fuente: RAGER, 2009.

El maíz (*Z. mays*) posee una rica importancia cultural, económica y alimentaria en varios países alrededor del mundo. Desde la domesticación del teocintle (*Zea perennis*), las nuevas variedades de maíz que surgieron en Mesoamérica se esparcieron rápidamente por toda Sudamérica y posteriormente, fueron llevadas a Europa y otras partes del mundo a finales del siglo XV y principios del XVI (GROBMAN, A. *et al*, 2012). A partir de sus orígenes, este cultivo ha ganado una notoria influencia cultural, siendo un ingrediente fundamental en la gastronomía de varios países, incluso adoptando variaciones de su nombre a lo largo de diferentes países, como ocurre en

Argentina, Chile, Ecuador donde al maíz es conocido como “choclo” mientras que en Colombia y Venezuela es “mazorca” así como lo es “elote” en México y en el Brasil como “milho” (RAMÍREZ, 2018).

En la actualidad, el maíz es considerado de alta importancia económica considerando que es uno de los tres cereales de mayor producción a nivel mundial, se estima que la producción de maíz es de aproximadamente 875 millones de toneladas de grano anualmente, siendo equivalente a un cultivo de 139 millones de hectáreas aproximadamente, siendo Estados Unidos, China y Brasil los mayores productores (RANUM, P. *et al.* 2014). Esto se debe a la diversa variedad de aplicaciones y usos que tiene el maíz; dentro de las que se destaca su uso como alimento balanceado para alimentación animal, también es usado como ingrediente de productos con una huella de maíz incorporada (Aceites, harinas, jarabes, bebidas, entre otros), e incluso posee aplicaciones como biocombustible (RTRS, 2022; RANUM, P. *et al.* 2014). Dentro de las variedades de maíz (*Z. mays* L.) existe la variedad *Exerta*, o también conocida como maíz palomero o maíz reventón, se estima que las ventas anuales en Estados Unidos de maíz palomero son alrededor de 100 millones de dólares americanos, tornando este cultivo como un potencial foco de crecimiento económico para países productores de esta variedad, como es el caso del Brasil (KIST, B. *et al.* 2019). Considerando que este país aporta con un 8,8% de la producción global de este cultivo. Siendo los estados de Mato Grosso (MG), Paraná (PR), Minas Gerais y São Paulo (SP) los mayores productores de esta variedad (LIMA FLORENCIO, M & SOUZA MELO, A 2022).

Dentro de las principales características que posee la variedad de maíz palomero (*Zea mays* L. *Exerta*) y lo distinguen del maíz común y otras variedades, sus granos presentan una forma redonda u ovoide, además, se puede mencionar la dureza y elasticidad de las fibras vegetales que componen la capa más externa del grano, también conocido como pericarpo, también poseen un endospermo con almidón y proteínas que lo vuelven más duro que otras variedades y por lo tanto con una consistencia vítrea. Gracias a esto, cuando el grano de *Z. mays* L. *Exerta* se expone a altas temperaturas, el almidón que se encuentra dentro del grano de maíz comienza a tener un aumento de presión a medida que la temperatura aumenta, hasta que llega el punto en que el pericarpo no puede contener la presión que está siendo ejercida dentro del grano, causando una “explosión” dando como resultado una expansión del almidón del endospermo del grano, dejando el interior del grano expuesto al exterior, además de tener un volumen mayor y una consistencia blanda. (RTRS, 2022; PALIWAL, R. 2001).

La creciente demanda que ha surgido a nivel alimentar, industrial e incluso cultural de los cultivos de maíz palomero alrededor del mundo, junto con metas de garantizar una seguridad

alimentar para las generaciones futuras (RANUM, P. *et al.* 2014) irremediablemente, esta variedad de cultivos como la producción agrícola a nivel global se enfrentaran a los desafíos impuestos por el cambio climático y fenómenos meteorológicos, torna fundamental la necesidad de invertir recursos en programas de investigación y desarrollo de híbridos tolerantes y que presenten un buen desempeño de producción de granos bajo escenarios de estrés abiótico como lo es el caso de periodos de altas temperaturas (NEIFF, 2017)

2.2 ESTRÉS TÉRMICO POR ALTAS TEMPERATURAS EN CULTIVOS DE MAÍZ

Dentro de las amenazas globales que existen en la actualidad para los cultivos de maíz, el cambio climático representa una problemática que afecta diferentes cuestiones, como lo es la seguridad alimentaria y nutricional del ser humano, principalmente por la disminución de producción agrícola; así como el impacto que tiene en la conservación de hábitats y biodiversidad; si no se toman medidas adecuadas, se prevé que hasta el año 2100, la temperatura media mundial aumente aproximadamente 2°C (MALHI, et al, 2021). Este aumento de temperatura y variación de precipitaciones de lluvia son el resultado del acumulo y aumento de concentraciones de gases de efecto invernadero, principalmente emisiones de dióxido de carbono (CO₂), óxido nitroso (N₂O), metano (CH₄) y gases fluorados que afectan la capa de ozono y gran parte son generados por actividad humana (ganadería, quema de combustibles fósiles, prácticas agrícolas, procesos industriales, entre otros); estos gases retienen el calor en forma de radiación producido por el sol durante el día e interrumpen la disipación del calor al espacio, provocando así el calentamiento global; y a pesar de que existen políticas como el protocolo de París (2016) y Kioto (2005), han fracasado como modelos frente a la reducción de estas emisiones (DUCH, J. 2023; ROSEN, A. 2015).

En el sector de la agricultura, el cambio climático provoca impactos fuertes en su economía, debido al aumento de temperaturas, así como la variación en los periodos de precipitación, y la descompensación de suelos afectados por falta de microorganismos y moléculas esenciales para el crecimiento, esto afecta el rendimiento de cosecha debido a que las plantas son sometidas a varios factores de estrés abióticos e incluso bióticos; esta pérdida de rendimiento en cultivos de cereales puede desencadenar un aumento masivo en los precios de los alimentos además de su calidad nutricional (KUMAR, R & GAUTAM, 2014).

Fenómenos naturales como lo es “El niño y La niña” o también conocido como “El Niño Oscilación Sur (ENOS)”; son anomalías climáticas persistentes que pueden llegar a durar periodos

extensos, estas son responsables por los desvíos extremos de temperatura en relación al clima normal, causando el calentamiento anormal en aguas del océano pacífico; esto ocurre por medio de la formación de regiones oceánicas o “piscinas” calientes en regiones de Melanesia y Micronesia por medio del efecto *Coriolis/Rossby*, posteriormente estas corrientes de agua caliente migran por la corriente Kelvin hacia el litoral ecuatorial y se extienden por todo el hemisferio sur, causando un debilitamiento de los vientos alisios medios y expandiéndose por toda la región intertropical del continente americano, afectando la presión atmosférica y alterando la frecuencia de precipitaciones junto a un aumento en la temperatura, esta fase es denominada como “El niño”. (ALIZADEH, O. 2022; DA CUNHA, *et al*, 2011).

El impacto del fenómeno del niño puede generar diferentes repercusiones dependiendo de la región que se esté abordando. Lo que corresponde a la región de América latina y el Caribe, el fenómeno se manifiesta con un aumento de temperatura del aire y mar, esto se puede asociar con episodios fuertes de sequía hidrológica, meteorológica y agrícola, además de favorecer la aparición de diferentes tipos de plagas; se han registrado en el pasado que en países como El Salvador, Honduras, Guatemala y Nicaragua han tenido pérdidas de más del 80% de producción de granos básicos como el maíz; mientras que en países en el sur del continente Americano, como Venezuela y Colombia han registrado graves déficits hídricos mayores del 50% aumentando la temperatura en 1.3°C, Mientras que en países como el Perú se estima que la temperatura podría subir 4°C a más (JIMENEZ, M. *et al*. 2016). Mientras que, en el Brasil, la región del Nordeste brasileño se ha visto afectado por oscilaciones de volumen y distribución temporal de precipitaciones volumétricas, causando severas sequías y afectando de manera directa el desarrollo socioeconómico de la región según registros de este fenómeno meteorológico (DE ARAUJO COSTA, J. 2012).

Tanto el fenómeno de El Niño (ENOS) como los efectos de la actividad humana que contribuyen con la crisis climática; afectan de manera directa e indirecta a cultivos de granos básicos, incluyendo casos como el maíz comercial (*Zea mays* L.) (NEIFF, 2017). Cuando se trata de estrés térmico, principalmente refiriéndose a altas temperaturas; los efectos negativos pueden ser divididos en diferentes etapas de desarrollo de *Zea mays*; durante la etapa vegetativa del cereal, comprende el surgimiento del coleóptilo empujado por el mesocotilo emergiendo del sustrato, al mismo tiempo el sistema radicular temporario es desarrollado, a medida que pasan los días, el tallo de la planta comienza a ganar una mayor rigidez y surgen las primeras hojas verdaderas (Sin ser el cotiledón), mientras que se originan las raíces fasciculadas a medida que se reducen el sistema radicular temporario; finalmente, la etapa vegetativa finaliza con la inflorescencia de la mazorca o también conocida como espiga masculina, ubicada en la parte superior del tallo de la planta, y por tanto el maíz se caracteriza como una planta protándrica, visto que, posteriormente ocurre el

amadurecimiento e inflorescencia de la espiga femenina de la planta en las yemas axilares de las hojas. A partir de este punto la etapa es conocida como fase “reproductiva”. Donde se define el número de óvulos (o potencial de granos) de cada espiga así como su tamaño, luego comienza el crecimiento de los estigmas o también conocidos comúnmente como “cabellos de la espiga femenina”, que tendrá como función principal ser un órgano receptivo del polen masculino que proviene de la borla de otra planta de maíz, donde ocurre un contacto directo del grano de polen con el estigma, siendo llevado el material haploide masculino hacia el interior de la espiga femenina para fecundar el óvulo. proceso denominado como polinización, y posteriormente se desarrollarán los granos del maíz (MAGALHAES, P & OZANAN, F.).

Durante las etapas de desarrollo de las variedades de *Zea mays*, algunos síntomas fisiomorfológicos se pueden identificar e indicar que la planta está bajo estrés de altas temperaturas, en algunas variedades, en la fase de reproducción; el porcentaje de germinación puede sufrir una disminución, así como una pérdida en la emergencia de las plántulas, además, fenómenos como perturbaciones en el sistema de troca gaseosa, división celular y crecimiento pueden ser afectados, así mismo, puede llegar a presentarse una restricción en el crecimiento de sistema radicular en la fase vegetativa de la planta, lo que puede afectar la absorción y distribución de nutrientes a lo largo de la planta; incluso, la ampliación de las hojas pueden presentar una significativa reducción y por ende, el índice de fotosíntesis podría verse afectado, indicando que una menor eficiencia del fotosistema II y por tanto, presentar un desorden en el contenido de clorofila de las hojas en la etapa vegetativa del maíz (TIWARI, Y & YADAV, S. 2019). Alteraciones en el cierre de estomas pueden causar una disminución en los índices de asimilación de CO₂ y transpiración foliar durante todas las etapas de vida del maíz. Conjuntamente, las estructuras sexuales se ven comprometidas también, como lo es un deterioro en la calidad del polen producido por las anteras de la panícula, ya que este podría causar daños en la estructura de la pared celular, lesiones en el tubo polínico e incluso, reducir el tiempo de viabilidad; mientras que en la inflorescencia femenina, se ha evidenciado que en temperaturas superiores a 35°C desarrollo de normal óvulos y la receptividad del estigma puede estar comprometida; Además de afectar la producción del cereal en etapas posteriores, principalmente puede ocurrir una notable disminución en el ciclo de relleno de los granos de maíz (EL-SAPPAH, A, *et al.* 2022).

2.3 CARACTERÍSTICAS RELACIONADAS A LA TOLERANCIA DE ESTRÉS POR TEMPERATURAS SUPRA-ÓPTIMAS EN Z. MAYS.

Existe una diversa variedad de mecanismos que ayudan a contrarrestar los efectos negativos que tienen las temperaturas supra-óptimas en cultivos de maíz, dichos atributos son útiles para determinar la capacidad de una planta para tolerar condiciones desfavorables del ambiente; dentro de los mecanismos de tolerancia, en la escala que envuelven pigmentos foliares y compuestos fenólicos, cuando las concentraciones de flavonoides y antocianinas presentes en la epidermis y parénquima de las hojas de una variedad de maíz se mantienen estables bajo temperaturas supra-óptimas, y las concentraciones totales de pigmentos verdes (Clorofila a y b) no se ven afectadas, son indicativos que el individuo de maíz en cuestión, presenta un perfil superior de tolerancia a condiciones de estrés térmico (PALIWAL, 2001).

Igualmente las características morfológicas juegan un rol importante en la identificación de potenciales genotipos; el tamaño del sistema radicular y el desarrollo de las hojas durante las etapas de plántula del maíz, tendrá un mejor crecimiento en etapas posteriores de desarrollo, considerando que el área foliar influye con la cantidad de radiación incidente interceptada (TENG, L. *et al.* 2022); además este grupo de características no requiere de metodologías complejas de medición ni equipamientos costosos.

Por otro lado, al analizar características fisiológicas de diferentes genotipos de maíz se emplean indicadores del proceso de fotosíntesis; la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII) es un parámetro altamente empleado para determinar el rendimiento de la planta y si está en condiciones ideales, cuanto más alta sea la razón entre fluorescencia variable y la fluorescencia mínima (F_v/F_m) mayor se puede inferir que no presenta alteraciones comprometedoras en el PSII del sistema fotosintético de un individuo bajo condiciones de calor extremo (CAMPOSTRINI, E. 2001).

Dentro del grupo de características que pueden ser usadas como herramienta de selección de genotipos tolerantes a temperaturas supra-óptimas, la de transpiración es un mecanismo esencial y juega un papel importante en la regulación térmica de la planta, el transporte de nutrientes y la pérdida de agua; además, la entrada de CO₂ para el interior de las hojas juega un papel importante en la eficiencia fotosintética, este gas entra por medio de la apertura de estomas (TAIZ, L. *et al.* 2017). De la misma manera la conductancia estomática (g_s) en las variedades de maíz con índices bajos durante episodios de calor son variables útiles para determinar el desempeño en el flujo de Carbono y eventual fotosíntesis. Esta característica, como otros factores que influyen directa e

indirectamente la asimilación líquida de carbono y la maquinaria fotosintética pueden ser medidos por medio de equipos especializados; El analizador de gas infrarrojo (IRGA) es un instrumento altamente usado para cuantificar efectos ambientales de diferentes genotipos de maíz (SANDHU, K. *et al.* 2022).

Dentro de otras características que también son utilizadas para seleccionar genotipos más tolerantes, se pueden mencionar la susceptibilidad frente a los daños de las membranas celulares de la planta por causa de altas temperaturas, metabólicamente ocurre una inactivación en el centro de reacción del fotosistema II (*PSII*), así como una pérdida en las proteínas y estructura de la membrana celular y tilacoidal, esto causa una perturbación en el equilibrio de intercambio iónico y de electrolitos, además de la producción de compuestos tóxicos (NIJABAT. *et al.*, 2020). Igualmente, las membranas celulares de las plantas pueden sufrir daños por la acumulación de especies reactivas de oxígeno (*ERO*), Cuando ocurre la síntesis de *ERO* por estrés térmico, se promueve la peroxidación de lípidos membranosos, inactivación enzimática, degradación de proteínas, y blanqueamiento en pigmentos de clorofila, causando una progresiva necrosis y una alteración tanto en la permeabilidad de la membrana como su fluidez (He Y & Hader, D. 2002).

La conductancia estomática (*gs*) juega un rol fundamental en diferentes procesos fisiológicos de la planta de maíz frente a altas temperaturas, ya que es considerado como un mecanismo de dispersión de calor por medio de la transpiración de la planta; cuando la conductancia estomática es baja, los estomas de las hojas se cierran impidiendo la salida de H_2O , de esta manera la planta mantiene una mayor eficiencia en el uso del agua evitando estrés hídrico, conjuntamente, al mantener sus estoma cerrados, también se bloquea el intercambio gaseoso de CO_2 hacia el interior de la planta; a pesar que la planta de maíz es una planta *C4*, lo que le posibilita tener reservas internas de carbono, haciéndola menos dependiente de este intercambio gaseoso a comparación de plantas *C3*, cuando está bajo estrés por calor y su *gs* es baja, la planta disminuye su eficiencia en disipar el calor del ambiente, comprometiendo la capacidad fotosintética de la planta; siendo un parámetro clave cuando se pretende discriminar diferentes variedades de maíz en programas de mejoramiento vegetal (AHMED, H. *et al.* 2022).

La caracterización de linajes de maíz palomero *Zea mays. Everta* es un proceso que requiere seleccionar plantas a partir de diferentes atributos de cada individuo, además de las características mencionadas anteriormente, la termo estabilidad de la membrana, la depresión de temperatura de dosel y testes de trifeniltetrazolio (TTC), son otros ejemplos de atributos altamente usados para la selección de plantas, además de las características de genotipos, el ambiente juega un rol esencial durante el proceso de selección, considerando que este tipo de situaciones es común la ocurrencia

de interacción genotipos x ambientes, llevando la selección apenas en linajes de maíz que tengan una respuesta positiva de tolerancia en ambientes de estrés y condiciones normales; Posteriormente se evaluará cómo responde cada linaje a la interacción con más condiciones ambientales específicas (Tolerancia a estrés hídrico) para complementar la cantidad de información e identificar si se obtuvo en grano deseado en términos de rendimiento de producción. Finalmente, los linajes caracterizados podrán ser usadas en programas de desarrollo de híbridos tolerantes a condiciones radicales climáticas; así como el uso de herramientas biotecnológicas, con el objetivo de tener un mayor entendimiento de los mecanismos de tolerancia de los linajes de maíz estudiados (SANTOS, T. & FELICIO, M & DOMINGUES, D. 2022).

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la variabilidad genética y el desempeño fisiológico y morfológico de 10 diferentes linajes de maíz palomero sobre condiciones de temperatura supra óptima y control, con el propósito de identificar genotipos más eficientes en la adaptación de estreses abióticos de temperatura.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar la influencia del estrés térmico supra óptimo sobre los pigmentos foliares (clorofila, flavonoides y antocianinas) en diferentes genotipos de maíz palomero.
- Evaluar el comportamiento de la eficiencia fotoquímica (F_v/F_m) en condiciones de control y estrés térmico.
- Determinar las variaciones morfológicas en las características de peso seco de la parte aérea y radicular (PSA y PSR) así como el área foliar y radicular (AF y AR) sobre diferentes condiciones de temperatura
- Comparar la capacidad fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y tasa de transpiración (e) entre las condiciones de control y estrés térmico.
- Identificar los genotipos que presenten mayor resistencia al estrés térmico en base a los parámetros analizados.

4. METODOLOGÍA

4.1 GENOTIPOS UTILIZADOS

Los genotipos que fueron caracterizados en este experimento fueron proporcionados por la colección de germoplasma que posee la “*Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro*” (UENF); que consiste en 10 linajes diferentes de germoplasma de la variedad de *Zea mays L. Everta*, también conocido como maíz palomero. Las cuales fueron testadas bajo condiciones de estrés hídrico, siendo promisoras para esta condición considerando que el calor y la sequía son eventos que usualmente están presentes en un mismo ambiente.

Tabla 1- Descripción de los 10 linajes s de maíz palomero (*Z. mays L. Everta*) evaluadas en condiciones de temperatura control (C) y condiciones supra óptimas (TS).

Genotipo	GY (Kg/Ha)	PE (mL/g)	FM (días)	Origen
L54	652	24	60	BEIJA-FLOR
L76	2011	30	59	VIÇOSA
L220	965	31	60	IAC 125
L292	2438	24	64	URUG 298
L381	1724	19	59	SAM
L688	1367	27	63	UNEF 14
L263	1736	20	70	PARA 172
L507	1549	26	70	PA 170 ROXO
L61	889	31	67	ANGELA
L594	1477	20	62	RS 20

GY: Productividad de Grano; PE: capacidad de expansión; FM: Floración Masculina; Origen: Origen del material; *Fuente:* Adaptación de Leite *et al.* (2022).

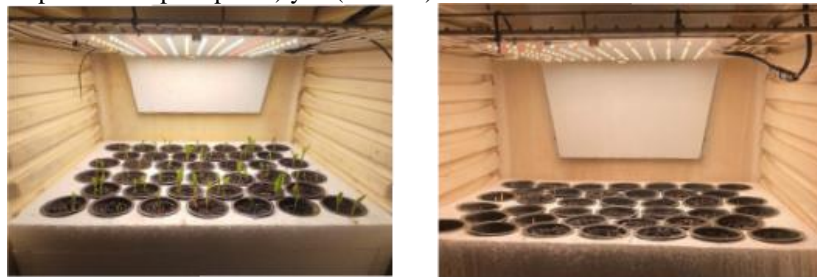
4.2 CONDICIONES Y DESARROLLO EXPERIMENTAL

Los experimentos fueron realizados en el área experimental de tecnología de semillas de los laboratorios de Fitotecnia de la Universidad Estadual del norte Fluminense (UENF)- RJ, Brasil. En tubos cónicos de 290 cm³ perforados en la base inferior del cono, fueron colocadas 2 semillas por tubo por cada linaje, además de implementar 4 repeticiones por genotipo evaluado. Los tubos se apoyaron en soportes de espuma de poliestireno con el fin de que la temperatura ambiente se mantenga uniforme a lo largo de la planta, estos se acomodaron en bandejas para facilitar su manipulación en la incubadora BOD, Adicionalmente los tubos fueron reacomodados a lo largo de la bandeja con el fin de evitar algún margen de error por poseer ventaja a la accesibilidad a la fuente luminosa.

Se usó el fertilizante completo de fertirrigación Basaplant® como sustrato con el objetivo

de brindar los nutrientes y moléculas esenciales para su desarrollo habitual, así como su facilidad de ser retirado del sistema radicular de la planta para análisis posteriores; a su vez, las plántulas recibieron agua corriente periódicamente para mantener su humedad común junto con un fotoperiodo de luz de 12 horas, con una potencia de LED de aproximadamente 700 μ moles proveídos por una lámpara de tipo LED (SAMSUNG®) y durante 12 horas las luces LED fueron apagadas para simular el periodo nocturno del ciclo de vida del maíz. Además de dejar una bandeja de plástico con aproximadamente 500g de arena de sílice con la finalidad de absorber el exceso de agua y mantener estable la humedad relativa dentro de la incubadora BOD.

Ilustración 2-Registro fotográfico de los linajes de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*) cultivados bajo condiciones experimentales TS (Temperatura Supra optima) y C (Control) en incubadoras BOD.



Fuente: *Del Autor*. 2024.

Los genotipos de *Z. mays L. Everta* fueron estudiados bajo dos tipos de condiciones ambientales, la condición supra-óptima con una temperatura de 45°C (TS) durante el periodo de luminiscencia, mientras que la temperatura en el periodo nocturno fue de aproximadamente 30°C ; conjuntamente, la temperatura de control (C) fueron empleadas la temperatura de 30°C durante el fotoperiodo y durante el periodo nocturno fue de 10°C menos que del periodo de luz (20°C), siendo una temperatura previamente usada en proyectos anteriores como lo es en el trabajo de (CARVALHO, C. 2022). La colecta de datos de las características morfológicas y fisiológicas se llevaron a cabo durante el día 15 después de la siembra.

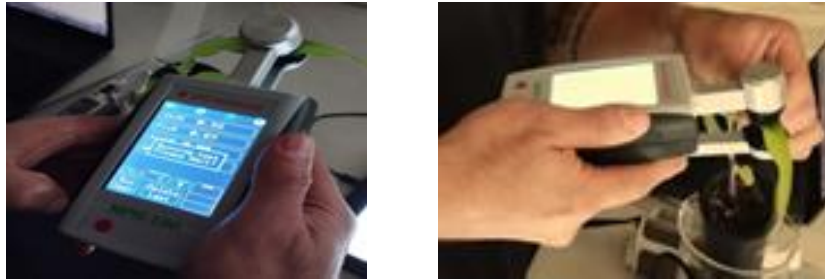
4.3 ANÁLISIS DE PIGMENTOS FOLIARES

Para estimar en Índice de Clorofila (SPAD) de genotipos de maíz, se usó un medidor de clorofila *SPAD-502 Plus (Konica Minolta®)* se realizó la medida de una manera no invasiva para la hoja, obteniendo una media a partir de 3 lecturas realizadas en 3 puntos diferentes de la hoja V1 (primera hoja verdadera que emerge de cada plántula) de cada genotipo.

Además, fueron medidas, las concentraciones de compuestos fenólicos de la planta siendo el Contenido Foliar de Flavonoides (Flv) y Antocianinas (Anth) por medio de un Medidor Multi Pigmentos *MPM-100 (Marconi®)*. Previamente, las plántulas fueron adaptadas a la oscuridad

dejándolas en una caja de poliestireno con tapa durante 30 minutos en total oscuridad. realizando las mediciones en oscuridad total tomando la medida en la V1 de cada genotipo y de sus respectivas repeticiones.

Ilustración 3-Registro fotográfico de las mediciones de pigmentos foliares con los equipos descritos en la metodología de cada linaje de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*) con sus respectivas repeticiones.



Fuente: *Del Autor*. 2024.

4.4 ANÁLISIS DE LA EFICIENCIA FOTOQUÍMICA

Una vez las plántulas adaptadas a la oscuridad (4.3) fueron reditadas las hojas V1 de cada Germoplasma para realizar los análisis de Fluorescencia por imagen. Las hojas fueron secadas con papel estéril y colocadas dentro de una placa de Petri; posteriormente, fueron analizadas las hojas de cada genotipo con un Fluorómetro por Imagen Modulado *FluorCam 800 MF (Photon System Instruments®)*, Utilizando la configuración predeterminada “*Quenching*” del sistema. Fue usado para monitorear la condición metabólica y fisiológica del sistema fotosintético de las plántulas, con la finalidad de obtener una estimación en relación a la eficiencia cuántica máxima de la actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII) cuando los centros de reacción del PSII se encuentran abiertos (Fv/Fm) siendo altamente usada para la detección de perturbaciones en el sistema fotosintético de las plantas (BAKER, N & ROSENQVIST, E. 2004).

4.5 ANÁLISIS DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

Las observaciones que fueron realizadas durante el día 15 (DSS), se pueden dividir en dos partes; la primera comprende lo que es la zona aérea de la planta, es decir, abarca la parte desde la base de la planta que sale del sustrato hasta las primeras hojas verdaderas, mientras que la otra comprende todo el sistema radicular de las plántulas.

4.5.1 Medidas de la Parte Aérea

Con la ayuda de una cámara digital (*Nikon D3100®*) fue tomada una fotografía de cada

plántula, cada foto fue tomada a una distancia de aproximadamente 1 metro de distancia de la planta, posicionando la planta en una caja para estudios fotográficos para la fotografía de plantas con fondo negro y luz ambiente sin usar el flash de la cámara. Fueron medidas el Área Foliar (AF) estimada por el software de procesamiento de imágenes *ImageJ*[®], utilizando la unidad de medida cm^2 , siguiendo los ajustes de configuración utilizados en el trabajo de CARVALHO, (2022).

Luego la parte aérea de las plántulas fueron transferidas para bolsas de papel y fueron secadas dentro de una estufa con circulación forzada de aire, (*SPlabor*[®]), durante 72 horas a una temperatura aproximadamente de 70° C. De la misma forma, las plántulas previamente secas fueron pesadas para determinar el Peso de Masa Seca (PSA) utilizando una balanza analítica usando la medida de *mg*.

4.5.2 Medidas del Sistema radicular

Antes de realizar los análisis en el sistema radicular, las raíces previamente separadas de la parte aérea de la plántula, fueron lavadas gentilmente con agua corriente y con la ayuda de un Tamiz se separó el sistema radicular (SR) del sustrato *Basaplant*[®]. Posteriormente, las raíces fueron secadas en una estufa durante 72 horas a una temperatura media de 70° C. El SR fue pesado para determinar el Peso de Masa Seca Radicular (PSR), utilizando una balanza analítica y empleando las unidades de *mg* como unidad de medida.

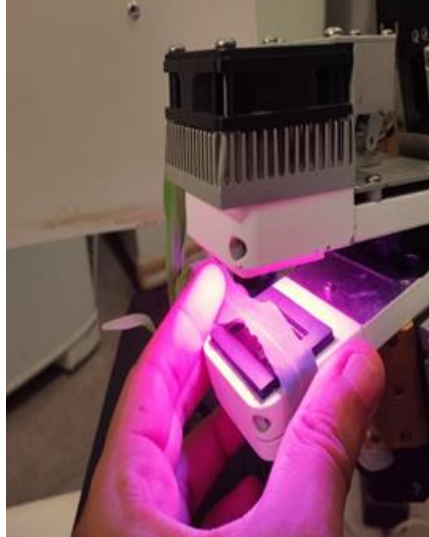
Con la ayuda de una cámara digital fotográfica (*SAMSUNG*[®]) se tomaron registro del sistema radicular para eso, se utilizó una bandeja de acrílico con agua en su interior, fueron suspendidas las raíces y fue tomada una foto por cada sistema radicular; empleando el software computacional *GIAroots*. Fueron procesadas las imágenes de cada plántula para determinar el Área Radicular (AR) empleando como unidad de medida cm^2 .

4.6 ANÁLISIS DE INTERCAMBIO GASEOSO

Con la ayuda de un analizador de gas infrarrojo de sistema abierto fácilmente movable (*IRGA Infrared Gas Analyser*) modelo *Licor 6400*[®] (LI-COR, Lincoln, NE, USA) equipado con una fuente de luz 6400-40 LCF (LI-COR, Lincoln, NE, USA). Fue utilizado para realizar las evaluaciones un día antes de la colecta durante las 10 horas con 30 minutos hasta las 14 horas y 30 minutos de ese día. Las condiciones ambientales de la cámara foliar consistieron de una densidad de fotones fotosintetizantes de 1.50 $\mu mol/m^2 \cdot s$, en la concentración de 400 mmol/mol de CO₂, con una humedad

relativa del aire de 55 a 60% y temperatura de 25°C. fue utilizado para estimar la Tasa de Transpiración (E) usando las unidades de medida $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$, la Tasa Fotosintética Líquida (A) empleando las unidades de medida en $\text{CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, y la conductancia estomática foliar (gs). Realizando la lectura en la última hoja desarrollada

Ilustración 4-Registro fotográfico de las mediciones del grupo de características de intercambio gaseoso de los linajes de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*) empujando el equipo IRGA.



Fuente: Del Autor. 2024.

4.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Fue realizado el análisis de varianza individual de acuerdo con el siguiente modelo: $Y_{ij} = \mu + g_i + b_j + \epsilon_{ij}$, donde Y_{ij} : valor observado del “i-ésimo” genotipo en el “j-ésimo” bloque; μ : constante general; g_i : efecto fijo atribuido al “i-ésimo” genotipo; b_j : efecto aleatorio del bloque j; y ϵ_{ij} : error aleatorio asociado a la observación Y_{ij} .

Posteriormente, fue realizada el análisis de varianza conjunta en base del siguiente modelo estadístico: $Y_{ijk} = \mu + G_i + B/A_{jk} + A_j + GA_{ij} + \epsilon_{ijk}$, donde: Y_{ijk} : observación del “i-ésimo” genotipo en la “j-ésima” disponibilidad de P en el “k-ésimo” bloque; μ : es la media general; G_i : efecto fijo del “i-ésimo” genotipo; B/A_{jk} : efecto aleatorio del “k-ésimo” bloque dentro de la condición j de P; A_j : efecto fijo de la “j-ésima” condición de P; GA_{ij} : efecto fijo de la interacción entre el “i-ésimo” genotipo con la “j-ésima” condición de P; y ϵ_{ijk} : error aleatorio experimental medio asociado a la observación Y_{ijk} . Para los análisis estadísticos se utilizó el software Genes®. Empleando el mismo software se realizó el test “Tukey” con la finalidad de comparar medias las

medias de los genotipos en cada variable estudiada a partir de los datos recolectados fueran significativos por el test f. Por otro lado, se realizó una estandarización de las medias obtenidas para todas las variables utilizadas de todos los genotipos, para ello se utilizó la Ecuación $z_{ik} = (X_{ik} - \bar{X}_k) / \hat{\sigma}_k$ donde: Z_{ik} : valor estandarizado o puntaje Z para el dato correspondiente a la observación "i" y la variable "k"; X_{ik} : valor observado de la variable "k" en la observación "i"; \bar{X}_k : Es la media o promedio de la variable "k" para todas las observaciones. $\hat{\sigma}_k$ = desviación estándar estimada de la variable "k"; \bar{X}_k = Es la media o promedio de la variable "k" para todas las observaciones.

Se realizó un análisis de componentes principales (CPA) empleando las medias de las características evaluadas para distribuir los genotipos en grupos que compartan un desempeño similar. Fue utilizado el software estadístico *PAST*® para el análisis de los componentes principales.

5. RESULTADOS

5.1 VARIABILIDAD GENÉTICA EN LAS CONDICIONES DE CONTROL Y ESTRÉS

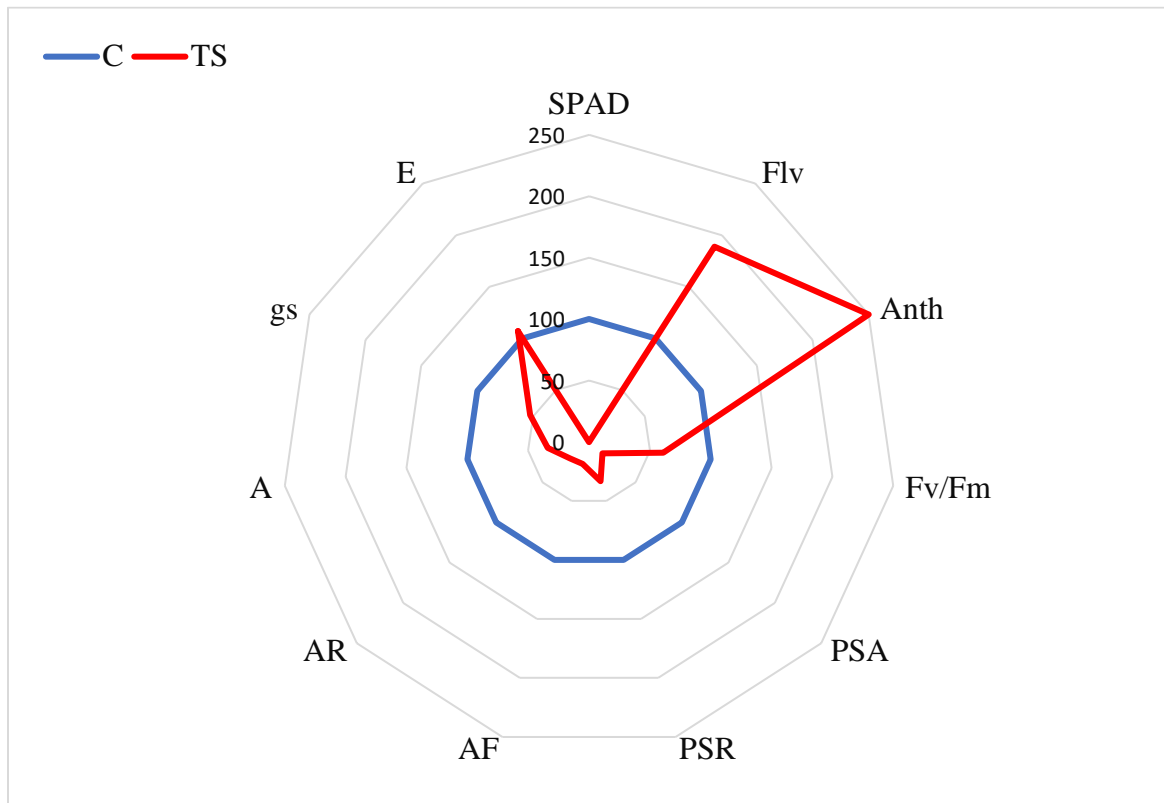
El teor de clorofila (SPAD) fue la variable que presento diferencias significativas en las dos condiciones (C y TS) con un coeficiente de varianza (CVe) de 5,95% (en C) y 57,27% (en TS); mientras que en el análisis Conjunta presento una diferencia significativa para las 3 fuentes de variación (G, T y G*T). En relación a las concentraciones de flavonoides (Flv) y antocianinas (Anth) obtuvieron una diferencia significativa en la condición C, con un CVe del 25,50% para Flv y 41,34 % para Anth. En TS, según el Teste F no presento una diferencia significativa para ambas variables; presentando un CVe para Flv de 60,27 % y del 115,6% para Anth, adicionalmente en el análisis de conjunta presento una diferencia significativa para para las 3 fuentes de variación (G, T y G*T) para Flv; para la variable Anth apenas presento diferencia significativa para la fuente de variación T (*Tabla 2*). Por otro lado, en la comparación de las condiciones ambientales para el grupo de características que comprende los pigmentos foliares, hubo una disminución del 61,28% en las medias de SPAD; mientras que la media de Flv aumentó en un 84,74% y del 164,56% en Anth (*Ilustración 5*).

Tabla 2- Resumen de los análisis de varianzas, los coeficientes de variación experimental y las medias generales de 10 linajes de maíz palomero (*Z. mays L. Everta*) según las 11 variables estudiadas bajo condiciones de estrés en temperaturas supra óptimas (TS) y en temperaturas consideradas adecuadas (C).

FV	C					TS					Conjunta		
	CMG	CMR	Teste F	Media	CVe	CMG	CMR	Teste F	Media	CVe	G	T	G*T
	(GL = 09)	(GL = 27)				(GL= 09)	(GL= 27)						
SPAD	52,40	3,35	**	30,77	5,95	226,84	46,56	*	11,91	57,27	**	**	**
Flv	0,00	0,00	**	0,18	25,50	0,15	0,04	ns	0,34	60,27	**	**	**
Anth	0,00	0,00	**	0,04	41,34	0,01	0,01	ns	0,10	115,6	ns	*	ns
Fv/Fm	0,00	0,00	ns	0,69	3,86	0,19	0,03	**	0,42	40,44	**	**	**
PSA	0,00	0,00	ns	0,21	15,27	0,00	0,00	*	0,03	47,95	*	**	ns
PSR	0,00	0,00	ns	0,09	29,08	0,00	0,00	*	0,03	21,21	**	**	ns
AF	747	443,47	ns	75,35	27,95	66,88	27,57	ns	13,96	37,63	ns	**	ns
AR	121,40	36,59	*	41,73	14,50	11,04	6,74	ns	8,53	30,45	**	**	**
A	18,20	2,27	**	14,96	10,06	64,72	7,62	ns	5,09	54,22	**	**	**
gs	0,10	0,00	**	0,36	15,75	0,070	0,01	*	0,19	64,47	**	**	**
E	8,30	0,30	**	4,93	11,04	46,19	11,24	ns	5,28	63,48	**	ns	**

FV: Fuente de variación; C: Experimento control; TS : experimento con temperatura de estrés; CMG: Cuadrado medio de genotipo; CMR: Cuadrado media del residuo; CVe(%): Coeficiente de variación experimental; G: Genotipo; T: Ambiente; G*T: Interacción genotipo-ambiente; GL: Grados de libertad; SPAD: Índice Relativo de clorofila; Concentración de flavonoides; Anth: Concentración de antocianinas; Fv/Fm: Variación de fluorescencia; PSA: Peso seco parte aérea (mg); PSR: Peso seco parte radicular(mg); AF: Área foliar (cm²); Área radicular (cm²); A: Capacidad fotosintética (CO₂/m*s); gs; Conductancia de estomática (mol H₂O/m*s); E: Transpiración (mmol H₂O/m*s).

Ilustración 5- Comparación gráfica tipo radar de las medias (%) obtenidas de los genotipos de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*) en condiciones ambientales de crecimiento óptimo (Radar azul) y crecimiento en condiciones supra óptimas (Radar rojo) luego de 15 DDS.



C: Condición de Control; TS: Condición de Temperatura Supra Óptima; SPAD: Índice Relativo de verde.; FlvM: Concentración foliar de flavonoides; Anth: Concentración foliar de antocianinas; Fv/Fm: Variación de fluorescencia; PSA; Peso seco parte aérea; PSR: Peso seco parte radicular. AF: Área foliar; AR: Área radicular; A: Capacidad fotosintética; gs: Conductancia estomática; E: Transpiración

En relación a la característica que abarca la eficiencia fotoquímica, la fluorescencia variable y máxima (Fv/Fm) no presentó una diferencia significativa en C con CVe de 3,86%; en la condición TS según el teste F presentó una diferencia significativa con un CVe de 40,44%; mientras que, en los análisis de conjunta, presentó una diferencia significativa para las 3 fuentes de variación (G, T y G*T) (Tabla 2). Por otro lado, la comparación de las condiciones ambientales indicó una disminución del 39,13% de Fv/Fm (Ilustración 5).

En el grupo que comprende las características morfológicas (PSA, PSR, AF E AR), en la condición C según el teste F no presentó diferencias significativas para las variables PSA, PSR y AF, sin embargo, AR presentó una diferencia significativa; presentando un CVe del 15,27% en PSA; 29,08% en PSR; 27,95% en AF y 14,5% para AR. Mientras que en la condición TS. Hubo una diferencia significativa para las variables PSR y PSA con un CVe del 47,95% para PSA y 21,21% para PSR; por otro lado, AF y AR no presentaron diferencias significativas según el teste F; AF

presento un CVe del 37,63% y 30,45% para AR. En relación a los análisis de conjunta, la variable y PSR presento una diferencia significativa para las fuentes de variación G y T; la variable AF presento una diferencia significativa apenas en la fuente de variación T; mientras que la variable AR presento una diferencia significativa en las 3 fuentes de variación (G, T y G*T). (Tabla 2). En relación a la comparación de ambientes (C y TS), se observó una disminución de la media de PSA en un 87,68%, PSR con 68,26%, AF de 81,48% y de AR del 79,56% según la representación gráfica (Ilustración 5).

Respecto a las características de intercambio gaseoso (A, gs y E), según los análisis de teste F, las 3 variables presentaron una diferencia significativa en la condición C, con un CVe de 10,06% para A; 15,75% para gs y 11,04 para E; en la condición TS no hubo una diferencia significativa para las variables A y E, con un CVe de 54,22 para A y 63,48% para E, mientras que la variable gs presento una diferencia significativa con un CVe del 64,47% (Tabla 2). En relación a las comparaciones de medias. Fue observada una disminución en A del 65,97% y del 47,95% en gs; a diferencia de la variable E presento un aumento del 7.06% (Ilustración 5).

5.2 TEST DE SEPARACION DE MEDIAS

Para las características del grupo de pigmentos foliares (SPAD, Anth y Flv), en las condiciones C, hubo la formación de un único grupo (Grupo A) para los 10 linajes evaluados; así mismo las características de eficiencia fotoquímica, características de eficiencia fotoquímica y dos características de intercambio gaseoso (A y E), conformaron un único grupo (A) de cada una de estas características (Tabla 3).

En las mismas condiciones de Control, para las características morfológicas, en PSA fueron divididos en dos grupos (A y B) para los linajes de maíz palomero; siendo el grupo A (L54, L76, L220, L292, L381, L688, L507 y L594), y el grupo B (conformado por los 11 linajes estudiados). Para la característica de PSR, fue dividido los genotipos en tres grupos (A, B, y C) siendo el grupo A (L54, L76, L381, L292, L688, L507), el grupo B es conformado por (L54, L76, L220, L292, L381, L688, L507, L61 y L594), mientras que el grupo C se conforma por (L220, L292, L688, L263, L594, L61 y L507). Para la característica AF, se distribuyeron los genotipos en 2 grupos (A y B), siendo el grupo A conformado por (L54, L76, L292, L381, L507 y L594); el grupo B se conforma por (L76, L220 L292, L381, L688, L263 L507, L61 y L594). Para la característica AR las variedades fueron divididas en 3 grupos (A, B y C); siendo el grupo A conformado por (L54,

L76, L292, L688); el grupo B se conforma por (L76, L220, L292, L381, L688, L263, L507, y L61); así mismo el grupo C se conforma por (L220, L381, L263 y L61) (*Tabla 3*).

Finalmente, para la característica restante de intercambio gaseoso g_s bajo las condiciones de control, se dividieron los linajes de maíz en 3 grupos (A, B y C); Siendo compuesto el grupo A compuesto por (L54, L76, L220, L292, L263, L61 y L688), el grupo B se conforma por (L220, L292, L381, L63 y L61); el grupo C se conforma por (L381, (*Tabla 3*).

Por otro lado, en las condiciones de temperatura Supra Óptima (TS), en el grupo de características de pigmentos foliares, la variable de SPAD formó 4 grupos (A, B, C y D) para los 10 linajes, siendo el grupo A corresponde a los genotipos (L54, L76, L688, L263 y L507), el grupo B es conformado por (L54, L76, L220, L688, L507 y L292), el grupo C es formado por (L220, 292 y L381), el grupo D se compone por (L220, L292, L381, L594 y L61). En la característica de Flv las variedades se dividieron en 5 grupos (A, B, C, D y E), siendo los grupos: A (L54, L76, L220, L688, L263, L507), B (L54, L220, L292, L688 y L263), C (L54, L220, L292, L688, L61 y L263), D (L220, L292, L688, L263, L507, L594 y L61), E (L220, L292, L263, L594, L61 y L381).. Finalmente, la característica de Anth formó un único grupo para todas las variedades (A) (*Tabla 4*).

Las características de eficiencia fotoquímica F_v/F_m bajo condiciones TS, fueron formados 4 grupos (A, B, C y D), siendo el grupo A formado (L54, L76, L292, L688, L263 y L507); le grupo B está compuesto por (L54, L76, L220, L292, L688 y L507); el grupo C se conforma por (L220, L381 y L61), mientras que el grupo D se conforma por (L381, L61 y L594). Mientras que todas las características morfológicas (PSA, PSR, AF y AR) conformaron un único grupo para todos los genotipos, Siendo el grupo (A) formado por cada variable de este grupo de características (*Tabla 4*).

Dentro del grupo de características de intercambio gaseoso bajo las condiciones TS; la variable A formó 4 grupos (A, B, C y D). el grupo A se conforma por (L76, L688, L263 y L507); el grupo B está conformado por (L54, L76, L688, L263 y L507); el grupo C corresponde a los linajes (L54, L76, L220, L292, L688, L263 y L507); y el grupo D se compone (L54, L220, L292, L381, L594 y L61). Para la característica de g_s , las variedades fueron distribuidas en 5 grupos (A, B, C, D y E) siendo: A (L54, L76, L220, L688, L263 y L507); B (L54, L76, L220, L292, L688 y L507); C (L54, L220, L292, L688, L61 y L507); D (L220, L292, L688, L381, L507 y L61) y E (L220, L292, L381, L688, L507, L594 y L61). Finalmente, en la variable E fue dividida en 4 grupos, (A, B, C y D) para el grupo A corresponden (L54, L76, L220, L688, L263 y L507), el grupo B se compone de (L54, L76, L220, L292, L688 y L507), el grupo C corresponde a (L220, L292, L381, L688 y L61); el grupo D se compone por (L220, L292, L381, L594 y L61) (*Tabla 4*).

Tabla 3-Resumen de resultados del agrupamiento de medias empleando el test estadístico *Tukey* a un 5% de probabilidad para las 11 variables estudiadas de los 10 linajes (*Z. mays L. Everta*) evaluados en la condición C.

AMBIENTE CONTROL																						
Variable	SPAD		Flv		Anth		Fv/Fm		PSA		PSR		AF		AR		A		gs		E	
Genotipos																						
L54	28,05	A	0,14	A	0,05	A	0,65	A	0,21	AB	0,11	AB	105,76	A	53,66	A	16,36	A	0,50	A	6,58	A
L76	34,30	A	0,14	A	0,04	A	0,70	A	0,20	AB	0,12	AB	85,25	AB	44,64	ABC	17,82	A	0,52	A	6,16	A
L220	27,80	A	0,15	A	0,05	A	0,70	A	0,02	AB	0,08	BC	58,21	B	39,54	BC	12,64	A	0,45	AB	5,72	A
L292	37,55	A	0,16	A	0,06	A	0,71	A	0,25	AB	0,09	ABC	71,70	AB	45,23	AB	17,73	A	0,41	AB	5,80	A
L381	28,07	A	0,13	A	0,04	A	0,73	A	0,21	AB	0,08	AB	75,96	AB	42,15	BC	13,14	A	0,25	BC	3,97	A
L688	30,38	A	0,18	A	0,02	A	0,66	A	0,24	AB	0,10	ABC	67,71	B	43,14	ABC	16,51	A	0,48	A	5,87	A
L263	34,13	A	0,38	A	0,04	A	0,70	A	0,18	B	0,06	C	66,27	B	36,74	BC	16,11	A	0,33	ABC	4,95	A
L507	29,45	A	0,15	A	0,43	A	0,68	A	0,21	AB	0,09	ABC	81,80	AB	40,34	BC	13,14	A	0,17	C	2,88	A
L594	26,13	A	0,16	A	0,24	A	0,66	A	0,20	AB	0,07	BC	78,11	AB	33,80	C	12,69	A	0,13	C	2,27	A
L61	31,90	A	0,25	A	0,03	A	0,66	A	0,19	B	0,07	BC	62,68	B	38,04	BC	13,45	A	0,40	AB	5,15	A

SPAD: Índice Relativo de clorofila; Flv: Concentración de flavonoides; Anth: Concentración de antocianinas; Fv/Fm: Eficiencia fotoquímica; PSA: Peso seco parte aérea (mg); PSR: Peso seco parte radicular(mg); AF: Área foliar (cm²); Área radicular (cm²); A: Capacidad fotosintética (CO₂/m*s); gs: Conductancia de membrana (mol H₂O/m*s); E: Transpiración (mmol H₂O/m*s).

Tabla 4-Resumen de resultados del agrupamiento de medias empleando el test estadístico *Tukey* a un 5% de probabilidad para las 11 variables estudiadas de los 10 linajes (*Z. mays L. Everta*) evaluados en la condición TS.

AMBIENTE TEMPERATURA SUPRA OPTIMA																						
Variable	SPAD		Flv		Anth		Fv/Fm		PSA		PSR		AF		AR		A		gs		E	
Genótipos																						
L54	19,58	AB	0,50	ABC	0,19	A	0,55	AB	0,03	A	0,32	A	12,28	A	8,02	A	5,08	BCD	0,27	ABC	7,73	AB
L76	17,10	AB	0,60	A	0,19	A	0,59	AB	0,04	A	0,04	A	15,75	A	8,00	A	7,72	ABC	0,30	AB	8,24	AB
L220	9,18	BCD	0,27	ABCDE	0,09	A	0,35	BC	0,03	A	0,03	A	15,98	A	8,91	A	2,63	CD	0,20	ABCDE	5,06	ABCD
L292	8,93	BCD	0,24	BCDE	0,04	A	0,51	AB	0,02	A	0,03	A	10,85	A	7,11	A	3,71	CD	0,10	BCDE	3,12	BCD
L381	4,65	CD	0,07	E	0,02	A	0,16	CD	0,01	A	0,02	A	15,35	A	9,54	A	0,6	D	0,05	DE	1,55	CD
L688	16,20	ABC	0,44	ABCD	0,12	A	0,58	AB	0,04	A	0,03	A	19,24	A	9,40	A	10,59	ABC	0,23	ABCDE	6,59	ABC
L263	20,85	A	0,42	ABCDE	0,09	A	0,65	A	0,03	A	0,03	A	15,12	A	9,47	A	10,07	ABC	0,40	A	10,45	A
L507	19,10	AB	0,58	AD	0,09	A	0,60	AB	0,47	A	0,28	A	18,88	A	11,78	A	9,12	ABC	0,27	ABCDE	7,78	AB
L594	1,20	D	0,12	DE	0,10	A	0,05	D	0,00	A	0,02	A	6,39	A	5,86	A	0,11	D	0,01	E	0,23	D
L61	2,38	D	0,16	CDE	0,14	A	0,17	CD	0,01	A	0,02	A	9,72	A	7,20	A	1,28	D	0,06	CDE	1,06	CD

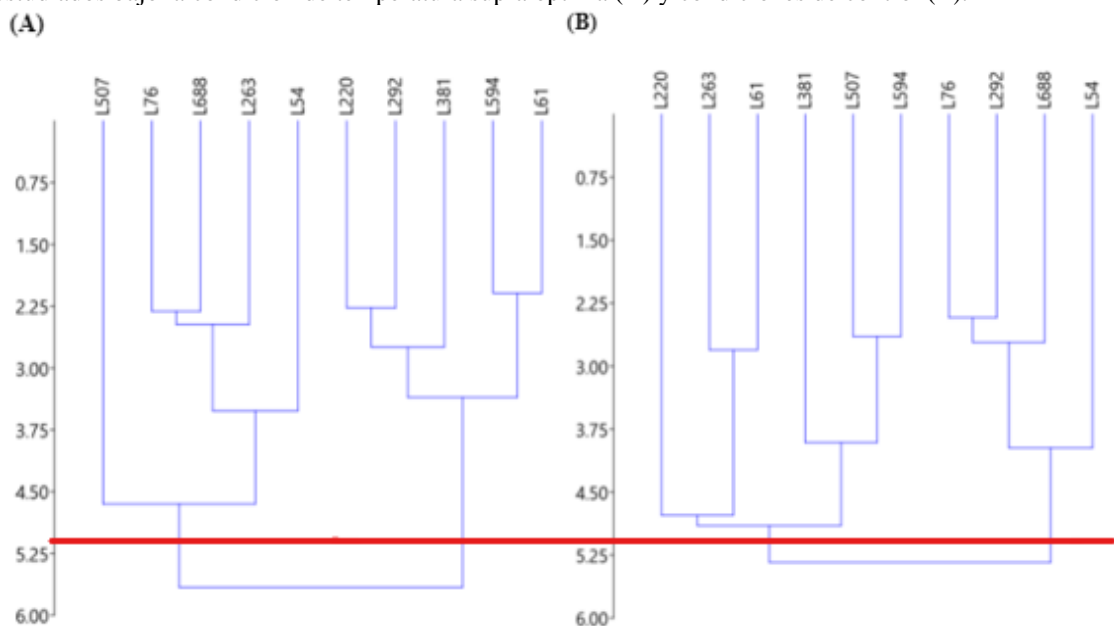
SPAD: Nivel de clorofila; Flv: Concentración de flavonoides; Anth: Concentración de antocianinas; Fv/Fm: Variación de fluorescencia; PSA: Peso seco parte aérea (mg/planta); PSR: Peso seco parte radicular(mg/planta); AF: Área foliar (cm²); Área radicular (cm³); A: Capacidad fotosintética (CO₂/m*s); gs; Conductancia estomática (mol H₂O/m*s); E: Transpiración (mmol H₂O/m*s).

5.3. ANÁLISIS DE LOS COMPONENTES PRINCIPALES (CPA) EN CONDICIONES CONTROL Y SUPRA OPTIMO

Dentro de las condiciones TS; según los análisis de componentes principales (CPA) se observó en la dispersión de las variables evaluadas de los linajes en la formación de dos grupos (*Ilustración 6A*), empleando las distancias euclidianas. Los valores de los dos primeros componentes principales corresponden a (PCA1= 64.42% + PCA2= 16.48%).

El grupo I (GITS) está formado por los linajes L54, L76, L263, L507 y L688 (*Ilustración 3A*). este grupo se caracteriza por presentar elevadas medias en características morfológicas (AR, AF, PSA y PSR) de la misma manera por poseer una elevada media de eficiencia fotoquímica (Fv/Fm) y medias altas en el intercambio gaseoso (A, E y gs), además de un elevado (SPAD, Anth y Flv) referente a sus pigmentos foliares (*Ilustración 7A*).

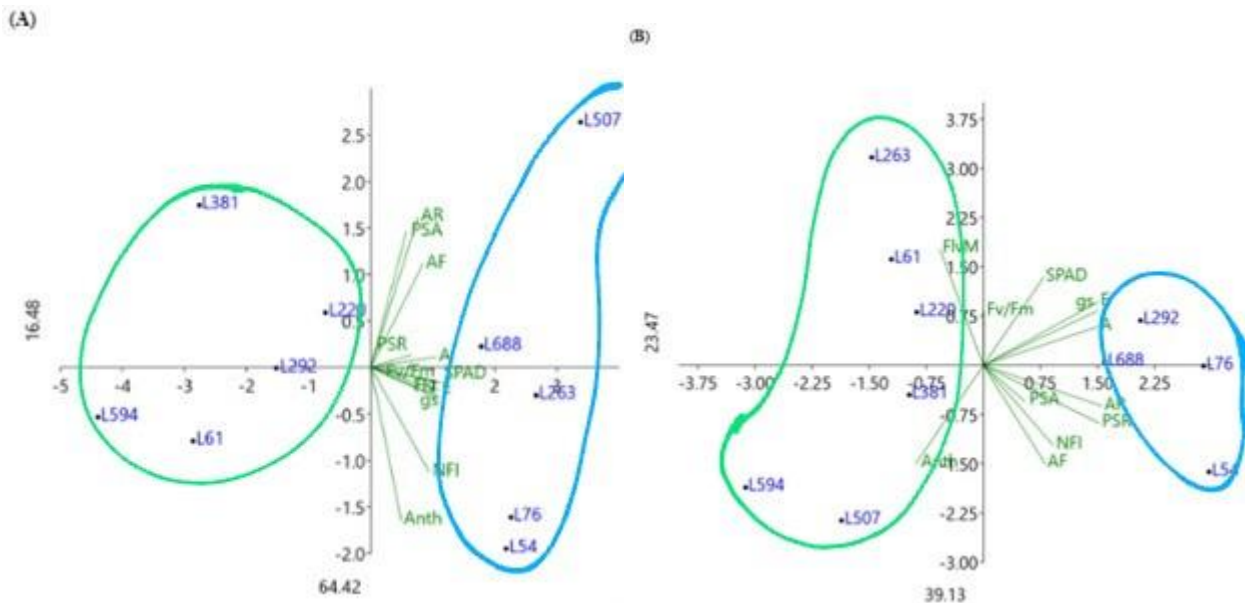
Ilustración 6- Resumen gráfico de agrupamientos por medio del test *UPGMA* (CRUZ, C. *et al.* 2014), de los linajes estudiados bajo la condición de temperatura supra optima (A) y condiciones de control (B).



Fuente: del autor. 2024.

Por otro lado, el grupo II (GIITS) se conforma por los linajes L220, L381, L292, L594 y L61 (*Ilustración 6B*). es caracterizado por tener medias inferiores en las variables evaluadas, siendo estas inversamente proporcionales con el grupo GITS en las condiciones de temperatura supra óptimas.

Ilustración 7- Agrupamiento gráfico de linajes de maíz palomero (*Zea mays L. Everta*), en base a el análisis de los componentes principales (CPA), por medio de índices de tolerancia en temperaturas supra óptimas TS (*Grafico A*) y condiciones de crecimiento C (*Grafico B*) en función de las características evaluadas.



SPAD: Concentración de verde. Flv: Concentración foliar de flavonoides; Anth: Concentración foliar de antocianinas; Fv/Fm: Variación de fluorescencia; PSA: Peso seco parte aérea; PSR: Peso seco parte radicular. AF: Área foliar; AR: Área radicular; A: Capacidad fotosintética; gs: Conductancia estomática; E: Transpiración.

Dentro de las condiciones C, en relación los análisis de componentes principales (CPA) se observó en la dispersión de los linajes indicando la formación de dos grupos (*Ilustración 6B*), empleando las distancias euclidianas, los dos primeros componentes principales corresponden a la Suma de los valores corresponden a la suma de estos ($PCA1 = 39,13\% + PCA2 = 23,47\%$).

Siendo el grupo I (GIC) conformado por Los linajes L76, L688, L292 y L54, (*Ilustración 6B*) este grupo se caracteriza por presentar medias superiores en características morfológicas (AF, PSA, AF y PSR) Así como en su eficiencia fotoquímica (Fv/Fm), así como una media mayor en los pigmentos foliares medidos (SPAD) e intercambio gaseoso (A, E y gs) (*Ilustración 7B*).

El grupo II (GIIC) formado por las variedades L220, L263, L381, L594, L507 y L61, Este grupo se caracteriza por poseer elevadas medias en los pigmentos foliares de Ant y Flav en las condiciones de temperatura controlada. es caracterizado por tener medias inferiores en las variables evaluadas, siendo estas inversamente proporcionales con el grupo GIC en las condiciones de temperatura supra óptimas (*Ilustración 7B*).

6. DISCUSIÓN

6.1. EFECTOS DE LA CONDICION TS EN LAS CARACTERISTICAS EVALUADAS DE LOS LINAJES DE MAIZ PALOMERO EN RESPUESTA AL ESTRÉS TÉRMICO

La variable SPAD presento diferencias significativas entre las condiciones de crecimiento (C y TS), indicando que la temperatura supra optima impacto negativamente los índices de pigmentación verde foliar; la disminución del 61,28% en las medias SPAD entre las condiciones resalta el deterioro por la degradación de la clorofila de las plantas sobre estrés térmico. Las concentraciones de flavonoides Flv y antocianinas mostraron diferencias significativas en la condición C. El aumento de 84,74% en Flv y del 164,56% en Anth destaca una posible respuesta adaptativa en condiciones normales, pero la ausencia de la diferencia significativa en TS sugiere que el estrés térmico podría estimular la síntesis de estos compuestos considerando que todos los linajes se vieron afectados. En investigaciones como la que fue realizada por PORTOLAN, I. 2017. Determinó que el contenido de clorofila *a* y *b* en variedades híbridas y criollas de maíz fueron alterados en función de la temperatura. Así mismo, fue observado en este proyecto la variación de SPAD de los genotipos de *Zea mays. Everta*. En cuanto a los pigmentos foliares Anth y Flv, el aumento de sus concentraciones bajo estrés térmico podría deberse a un mecanismo de foto protección del sistema fotosintético, al estar asociado con ambientes con una alta radiación solar, son estrategias de impedir la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y otros tipos de daños oxidativo (UENOJO., *et a* 2007l).

En relación a la eficiencia fotoquímica (Fv/Fm) no presento diferencias significativas en C, sin embargo, hubo una diferencia significativa en TS, con una disminución del 39,13% en Fv/Fm, indicando que la temperatura supra-óptima comprometido la eficiencia de la fotosíntesis. Las características morfológicas (PSA, PSR, AF, AR) presentaron diferencias significativas en respuesta temperatura. La disminución drástica en las medias de PSA(87,68%) y PSR (68,26%), así como una reducción de su área (AF del 81,48% y de AR del 79,56%) en TS sugiere que el estrés térmico afecta negativamente el desarrollo estructural de las plantas. Las altas temperaturas pueden causar efectos sobre las raíces, que se encuentran en los primeros 10 cm del suelo, esto puede comprometer la producción de fitohormonas, en especial de citoquininas y ácido

abscísico, esto a su vez puede llevar a una restricción en el desarrollo de cloroplastos en plantas de maíz y sorgo (PAULSEN, G. 1994). Así mismo, trabajos como los de (CALLEJA-CABRERA, J. *et al.* 2020) mencionan que las altas temperaturas están usualmente asociadas con alteraciones en el radio radicular, así como la limitación de desarrollar una apropiada arquitectura radicular; siendo estas variaciones de diferente naturaleza, pudiendo ocurrir a nivel metabólico, hormonal, morfológico y fisiológico en respuesta del estrés causado por las elevadas temperaturas.

En el intercambio gaseoso (A, gs y E) mostraron diferencias significativas en la condición C, pero la actividad fotosintética (A) y la transpiración (E) no presentaron diferencias significativas en TS; mientras que gs tuvo una diferencia significativa, La disminución de 65,97% en A y del 47,95% en gs en TS, resalta la reducción de la capacidad de las plantas de realizar el proceso de fotosíntesis efectivamente sobre el estrés térmico. En otros trabajos, las características que están asociadas a las membranas como factores importantes para determinar el potencial de rendimiento del maíz en un rango de temperaturas extremas, consideraron la tasa fotosintética o la fluorescencia de la clorofila como parámetros durante la etapa de floración en cultivos de maíz de zonas bajas y zonas altas tropicales. Así como en este trabajo, fueron usadas características que indiquen el rendimiento y la capacidad de absorción de radiación solar (Variación de fluorescencia y A). Tal variación puede ser causa de los daños causados en las membranas de tilacoides o en alguna reacción asociada a la fotosíntesis por causa de altas temperaturas, esto implica el comprometimiento a la integridad de la membrana del tilacoide y una disminución en la eficiencia de flujo de electrones del PSI para el PSII (PALIWAL, R 2001). De manera general el ambiente afectó negativamente el desempeño de las variedades, sin embargo, algunas variedades (L54, L76 y L688) mantuvieron medias óptimas en e, siendo este un mecanismo de termorregulación de las hojas, como lo es mencionado por (LAFITTE, H & EDMEADES, G. 1996) donde menciona que los genotipos con mayor tolerancia a altas temperaturas son aquellos que pueden mantener una abertura de estomas, permitiendo el intercambio gaseoso entre el ambiente y el interior de la planta. además de regular la temperatura de las hojas y evitando así un daño a las membranas siendo un daño irreversible a largo plazo (PALIWAL. 2001).

Los resultados demostraron que el estrés térmico resultante de la temperatura supra optima comprometido la capacidad fotosintética de las plántulas, evidenciado por la significativa reducción de las medias de SPAD, y la eficiencia fotoquímica (Fv/Fm). Además, la actividad fotosintética e el intercambio gaseoso se vieron severamente impactadas, con una

reducción significativa en la capacidad de asimilación de carbón, aunque las concentraciones de flavonoides antocianinas hayan presentado una respuesta adaptativa, de la misma manera los todos los linajes fueron perjudicados bajo el estrés térmico, reflejado en la disminución drástica de todas las características morfológicas (PSA, PSR, AF y AR). Estos datos resaltan que a pesar de estar en condiciones de humedad, el cierre estomático limita la fotosíntesis y compromete el desarrollo estructural de las plantas.

6.2 INTERACCION GENOTIPO-AMBIENTE (GXT) Y SUS IMPLICACIONES EN LA SELECCION DE LINAJES DE MAIZ PALOMERO FRENTE ESTRÉS TERMICO

De acuerdo con FRITSCHÉ-NETO, R, 2022, se llevó a cabo la evaluación de variedades de maíz palomero contemplando mecanismos y características que podrían ser afectadas por el exceso de calor, de igual forma, se contemplaron cuestiones abordadas por los autores como la variación de temperatura durante el periodo nocturno y diurno; así mismo la caracterización de variedades de maíz palomero en fase de germinación, de esta manera posibilita la práctica en condiciones controladas optimiza tiempo y recursos en programas de mejoramiento (CARGNIN, *et al.* 2006).

Las diferencias significativas encontradas en los análisis de conjunta (G, T e G*T) indicaron que tanto los genotipos como las condiciones ambientales influyen a las respuestas fenotípicas, sugiriendo la importancia de selección de linajes específicos para el mejor desempeño bajo condiciones de estrés. En la condición de control C, los genotipos fueron agrupados en dos grupos (GIC y GIIC) en base a la eficiencia fotosintética, características morfológicas y pigmentos foliares. El grupo I (GIC), que incluye los linajes L54, L76, L293, L507 y L688 presentó medias elevadas en la mayoría de características evaluadas, lo que indica una mejor adaptación a las condiciones normales de cultivo. Por otro lado, el grupo II (GIIC) fue caracterizado por linajes como L220, L381, L292, L594 y L61, demostraron un menor desempeño en relación a todas las características evaluadas en condiciones C.

Cuando los linajes fueron expuestos a condiciones de temperatura supra óptima (TS), los análisis de componentes principales revelaron las formaciones de nuevos grupos. El grupo I (GITS) fue formado por los linajes L292, L76, L688 e L54, que se destacan nuevamente en características morfológicas, eficiencia fotoquímica, intercambio gaseoso e índices de SPAD elevadas. El grupo II (GIITS), compuesto por los linajes L263, L220, L292, L381, L594, L507 y L61, presentaron medias

inferiores en en relación a la mayoría de variables evaluadas, con la diferencia de presentar medias elevadas en Anth y Flv.

Estos resultados sugieren que los linajes L54, L75 y L688 mantienen un buen desempeño sobre las condiciones normales y también se destacan sobre condiciones de estrés térmico, tornando se candidatas ideales para selección en programas de mejoramiento genético con líneas enfocadas a la tolerancia de estrés abiótico por altas temperaturas.

La interacción entre el genotipo y las condiciones ambientales (G*T) refuerzan la necesidad de realizas selecciones específicas para las condiciones de temperatura. La identificación de linajes que no solo exhiben altos rendimientos en condiciones ideales, si no que mantienen esa resiliencia frente a condiciones de calor extremo es importante. Los linajes que se destacan en ambas condiciones (GIC y GITS), deben mantener prioridad en la selección para el desarrollo de variedades de maíz palomero con mejor desempeño bajo condiciones adversas. Al utilizar las medias de los análisis de conjunta, es posible identificar genotipos con alta estabilidad frente a las variaciones ambientales, con el objetivo de poder seleccionar las variedades de *Z. mays L. Everta* que puedan ser cultivadas bajo temperaturas amenas y que puedan soportar temperaturas elevadas caso estas ocurran, de acuerdo con CARGNIN, *et al.* 2006, genotipos que presenten adaptabilidad solo a ambientes de estrés sin embargo, si estas no poseen una buena respuesta en ambientes sin estrés, no son genotipos deseados para programas de mejoramiento; como lo es el caso de los linajes L292, L263 y L507; según BADARO, A *et al* (2022). Este tipo de genotipos son ideales en situaciones donde el estrés abiótico se mantiene de manera constante.

7. CONCLUSIÓN

Los resultados de este estudio demostraron que el estrés térmico causado por la temperatura supra-óptima afecta de manera negativa la fisiología y la morfología de los linajes de maíz palomero (*Zea mays* L. Everta), comprometiendo la capacidad fotosintética de las plántulas. La reducción significativa en la pigmentación foliar, eficiencia fotoquímica y características morfológicas sobre condiciones de estrés evidencia la vulnerabilidad de las plantas frente las altas temperaturas y calor extremo, reflejado en un impacto severo en la productividad potencial de los linajes estudiados. Dentro de las cuestiones que deben considerarse para el desarrollo de cultivos tolerantes al calor, se basan en determinar el rendimiento de estas variedades durante otras fases de desarrollo, y si las características de tolerancia evaluadas son heredadas de generación en generación; adicionalmente, es importante realizar análisis de estas variedades junto con otros tipos de estrés abiótico que podrían presentarse en escenarios con altas temperaturas.

El análisis de interacción genotipo-ambiente (G*T) reveló la importancia de seleccionar linajes que no presenten apenas un buen desempeño en condiciones ideales de cultivo, si no que estas deben también mantener su resiliencia bajo estrés térmico. Los linajes L54, L76 y L688 de *Z. Mays* L. Everta fueron las variedades de maíz palomero que presentaron un buen desarrollo bajo condiciones normales y una mayor tolerancia a temperaturas supra-óptimas (35-45°C) en relación a las otras variedades evaluadas. Esos linajes son candidatos promisoros para programas de mejoramiento genético enfocados a la tolerancia de estrés térmico, referente al calor extremo, tales linajes pueden ser seleccionados para la obtención de híbridos superiores. Estos resultados enfatizan en la necesidad de implementar estrategias de selección enfocadas a condiciones de estrés para el desarrollo de cultivos de maíz palomero que puedan adaptarse y prosperar bajo escenarios de cambio climático y fenómenos meteorológicos, garantizando así una sustentabilidad para la producción agrícola de este importante cereal.

8. REFERENCIAS

- ABASSIAN, A, Maize: international market profile. **Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations**. p 1-37 2006. Disponible en <<https://www.fao.org/4/a0800e/a0800e.pdf>>.
- ALIZADEH, O. A review of the El Niño-Southern Oscillation in future. **Earth-Science Reviews**. v 235, p 104246. ELSEVIER. Diciembre de 2022. Disponible en <<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104246>>.
- BAKER, N & ROSENQVIST, E, Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of experimental botany**, p 1607-1621, n 403, v 55 Oxford University, Reino Unido. Julio de 2004. Disponible en <<https://doi.org/10.1093/jxb/erh196>>.
- BHARGAVA, A, *et al.* Human civilization and agriculture. Participatory plant breeding: Concept and applications. **Springer Nature**, p 1-27. Singapur, Abril de 2019 <https://doi.org/10.1007/978-981-13-7119-6_1>.
- BRAGA, F. *et al.* Revisão: Crescimento de plantas C3 e C4 em resposta a diferentes concentrações de CO₂, **Research, Society and Development**, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Brasil 2021. Disponible en <<http://hdl.handle.net/1843/51919>>.
- CAGAN, A & Blass, T. Identification of genomic variants putatively targeted by selection during dog domestication. **BMC Evolutionary Biology**. v 16, n° 1. Enero de 2016. Disponible en <<https://doi.org/10.1186%2Fs12862-015-0579-7>>.
- CAMPOSTRINI, E. Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas. **Universidade Federal do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, UFNF**, 2001. Disponible en <https://www.academia.edu/26853069/FLUORESCÊNCIA_DA_CLOROFILA_a_CONSIDERAÇÕES_TEÓRICAS_E_APLICAÇÕES_PRÁTICAS>.
- CARGNIN, *et al.* Integração entre genótipos e ambientes e implicações em ganhos com seleção em trigo. **Pesquisa agropecuária Brasileira**. v 41, p 987-993. Minas Gerais, Brasil. Junio de 2006. Disponible en <<https://doi.org/10.1590/S0100-204X2006000600014>>.
- CARVALHO, C. *et al.* Early selection for drought tolerance in popcorn based on gene effects estimated in seedling. **Frontiers in Plant Science**. V 14, p 1203972. Julio de 2023. Rio de Janeiro, Brasil. Disponible en <<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1203972>>.
- CASAS, Alejandro, *et al.* Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. **Sociedad Botánica de México**. México, n° 61. Mayo de 2017. Disponible en <<https://doi.org/10.17129/botsoci.1537>>.

- CRUZ, C. *et al.* Biometrics applied to molecular analysis in genetic diversity. **Biotechnology and Plant Breeding: Applications and Approaches for Developing Improved Cultivars**. P 41-81. 2014. Disponible em < <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-418672-9.00003-9>>.
- DA CUNHA, G. *et al.*, El Niño/La Niña DA CUNHA, Oscilação Sul e seus impactos na agricultura brasileira: fatos, especulações e aplicações. **Revista Pantio Direto**. Passo Fundo, Rio Grande do Sul. p 18-19. Febrero de 2011. Disponible en <<https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/903716/1/elniño.pdf> >.
- DE ARAUJO, J. O fenômeno El Niño e as secas no Nordeste do Brasil. **EDUCTE: Revista Científica do Instituto Federal de Alagoas**. v 3, n° 1, Alagoas, Brasil. 2012 < <https://periodicos.ifal.edu.br/educte/article/view/13>>.
- DE LA VEGA, M; PINAZO, M. BARTH,S. Variación del área foliar específica de *Pinus elliottii* var, *elliottii* Engelm. X *Pinus caribaea* var *hondurensis* Morelet. Y su extrapolación al cálculo del área foliar proyectada. **Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de la Plata.**, v 8 p 2. Misiones Argentina. Junio de 2010. Disponible en <<http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/131017>>.
- DUCH, J. Cambio climático: Gases de efecto invernadero que causan el calentamiento global. **Parlamento Europeo**, Madrid, España. Marzo de 2023. Disponible en: <<https://www.europarl.europa.eu/topics/es/topic/climate-change>>.
- EGUIARTE, L. *et al.* Domesticación, diversidad y recursos genéticos y genómicos de México: El caso de las calabazas. **TIP. Revista especializada en ciencias químico-biológicas**. v 21. Ciudad de México, México. Octubre de 2018. Disponible en <<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2018.0.159>>.
- EL-SAPPAH, A, *et al.* Heat stress-mediated constraints in maize (*Zea mays*) production: challenges and solutions. **Frontiers in plant science**, v 13, p 879366, Universidad de Aarhus, Dinamarca, Abril de 2022. Disponible en <<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.879366> >.
- FRITSCHÉ-NETO, R. Capítulo 10. Melhoramento para tolerância ao calor. Badaro, A. **Melhoramento de plantas para estresses abióticos**. Editora UFV. Minas Gerais, Vicosa, 2022. p 220-247.
- GROBMAN, A, *et al.* Prececeramic maize from paredones and huaca prieta, Peru, **Proceedings of the National Academy of Science**, Lima, Perú, v 109, n°, p 1755-1759. Diciembre de 2012. Disponible en <<https://doi.org/10.1073/pnas.1120270109> >.
- HE, Y & HADER, D. UV-B-induced formation of reactive oxygen species and oxidative damage of the cyanobacterium *Anabaena* so.:protective effects of ascorbic acid and N.acetyl-Lcysteine. **Journal of Photochemistry and photobiology B: Biology** Estados Unidos, 2002 v 66, n° 2, p 115-124. Disponible <[https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(02\)00231-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(02)00231-2) >.
- JIMÉNEZ, M. *et al.* El fenómeno de El Niño en la agricultura de las Américas. **Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA)**. San José, Costa Rica. p 5-11.

- Enero-diciembre de 2016 Disponible en <<http://52.165.25.198/handle/11324/3041> >.
- KAMPHORST, S. *et al.* Comparison of selection traits for effective popcorn (*Zea mays* L. var. Everta) breeding under water limiting conditions. **Frontiers in Plant Science**. Rio de Janeiro, Brasil. V 11, p 1289. 2020. Disponible en <<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01289>>.
- KIST, B. *et al.* Anuário brasileiro do milho. **Brazilian CORNY yearbook Editora Gazeta**, Santa Cruz do Sul. Brasil v R, 2019, Disponible en <https://www.editoragazeta.com.br/sitewp/wp-content/uploads/2021/10/MILHO_2021-4.pdf >.
- LAFITTE, H & EDMEADES, G. Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. **Field crops Res.** v 49, n 2-3, p 231-247. Febrero de 1997. Disponible en <[https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01005-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01005-2)>.
- LEITE, Jhean Torres *et al.* All are in a drought, but some stand out: multivariate analysis in the selection of agronomic efficient popcorn genotypes. *Plants*, v. 11, n. 17, p. 2275, 2022.
- LIMA FLORENCIO, M & SOUZA MELO, A. Exportações de milho do Brasil: o papel da taxa de câmbio. **Revista em Agronegocio e Meio Ambiente**, v 15, n° 2, p 351-365 Universidade Federal Rural de Pernambuco UFRPE, Brasil. 2022, Disponible en <<https://doi.org/10.17765/2176-9168.2022v15n2e9402>>.
- MAGALHAES, P & OZANAN, F. Milho, características da planta, Embrapa Milho e Sorgo. **EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária**, Brasília, D.F. Brasil. Diciembre de 2021. Disponible en: <<https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/milho/pre-producao/caracteristicas-da-especie-e-relacoes-com-o-ambiente/caracteristicas-da-planta>>.
- MALHI, G, *et al.* Impact of climate change on agriculture and its mitigation strategies: A review. **Sustainability**. Punjab, India, v 13, n° 3, p 1318. Enero de 2021. Disponible en <<https://doi.org/10.3390/su13031318> >.
- NEIFF, N, Respuesta fisiológica de genotipos de maíz (*Zea mays* L.) al estrés térmico por alta temperatura durante el periodo crítico de cultivo. **Facultad de Ciencias Agrarias- UNNE Universidad Nacional del Nordeste**, Corrientes, Argentina, Enero-Diciembre de 2017. Disponible en <<http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/29657>>.
- NIJABAT, *et al.* Cell membrane stability and relative cell injury in response to heat stress during early and late seedling stages of diverse carrot (*Daucus carota* L.) germplasm. **HortScience**, v 55, n° 9, p 1446-1452, California, Estados Unidos, Disponible en <<https://doi.org/10.21273/HORTSC115058-20> >.
- NORIEGA-NAVARRETE, J, *et al.* Revisión: modelos de crecimiento y rendimiento de maíz en escenarios de cambio climático. **Revista mexicana de ciencias agrícolas**. Chapingo, México, v 12, n° 1, p, 127-140. Febrero de 2021. Disponible en

<<https://doi.org/10.29312/remexca.v12i1.2552>>.

PALIWAL, R. EL MAÍZ EN LOS TRÓPICOS: Mejoramiento y producción. **Colección FAO: Producción y Protección Vegetal**, Food & Agriculture. n° 28. Roma, Italia. 2001.

PAULSEN, G. High temperature responses of crop plants. **Physiology and determination of crop yield**. Capítulo 14A, p 365-389. Estados Unidos, Octubre de 1994. Disponible en: <<https://doi.org/10.2134/1994.physiologyanddetermination.c25>>.

PINTO, V. *et al.* Transcriptome-based strategies for identifying aluminum tolerance genes in popcorn (*Zea mays L. var Everta*). **Scientific Reports**. V 13, n° 1, p 19400. Noviembre de 2023. Disponible en <<https://doi.org/10.1038/s41598-023-46810-9>>.

PURUGGANAN, M. Evolutionary insights into the nature of plant domestication. **Current Biology**. Nueva York, Estados Unidos, v 29, n° 14, p 705-714. Julio de 2019. Disponible en <<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.053>>.

PURUGGANAN, M & FULLER, D. The nature of selection during plant domestication, **Nature**, Nueva York, Estados Unidos, v 457, n° 7231, p 843-848. Febrero de 2009. Disponible en <<https://doi.org/10.1038/nature07895>>.

RAMÍREZ, M, You say “choclo,” I say “elote”: Hispanic Dialectology in Northwest Indiana. **Clement S. Stacy Memorial Undergraduate Research Conference Proceedings**. p. 120 Indiana, Estados Unidos, Abril de 2018. Disponible en <<https://www.pnw.edu/college-of-humanities-education-social-sciences/wp-content/uploads/sites/50/2020/01/26th-Clement-Stacy-Final-Proceedings-2018.pdf#page=124>>.

RANUM, P. *et al.* Global maize production , utilization and consumption. **Annals of the new York academy of sciences**. v 1312, n° 1, p 105-112. Arizona, Estados Unidos. Marzo de 2014. Disponible en <<http://dx.doi.org/10.1111/nyas.12396>>.

ROBERTSON, A. Artificial selection in plants and animals. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, v 164, n° 995, p 341-349, Londres, Inglaterra. Marzo de 1966. Disponible en <<https://doi.org/10.1098/rspb.1966.0036>>.

RODRIGUES, A. Eficiencia Fotoquímica En *Carica papaya* L. Sometido a Temperatura Supra-Óptima. **Universidade Estadual do Norte Fluminense. UENF** Campos de los Goytacazes. RJ, p, 23-26 febrero de 2021. Disponible en <<https://uenf.br/posgraduacao/producao-vegetal/wp-content/uploads/sites/10/2021/12/GUILHERME-AUGUSTO-LIBERADA.pdf>>.

RONEY, J & HARD, R. the beginnings of maize agriculture, **Archeology Southwest**, Tucson, Arizona, Estados Unidos. v 23, n° 1 p. Invierno de 2009. Disponible en <<https://www.archaeologysouthwest.org/pdf/arch-sw-v23-no1.pdf>>.

- ROSEN, A. The wrong solution at the right time. The failure of the Kyoto protocol on climate change. **Politics & Policy**. v 43, n° 1, p 30-58. Misuri, Estados Unidos. Febrero de 2015. Disponible en <<https://doi.org/10.1111/polp.12105>>.
- RTRS, Factores de conversión de Maíz, Documento técnico, **Soy & Corn Footprint Calculator**, Round Table on responsible soy, Zurich, Suiza, P 4-5, octubre de 2022. Disponible en <https://issuu.com/rtrs/docs/factores_de_conversion_maiz_spa>.
- SANDHU, K. *et al.* Recent developments in multi-omics and breeding strategies for abiotic stress tolerance in maize (*Zea mays L.*). **Frontiers in plant science**. Septiembre de 2022 Disponible en <<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.965878>>.
- SANTOS, T. & FELICIO, M. & DOMINGUES, D. A fisiologia dos estresses abióticos I: estresse hídrico, salino e altas temperaturas. **Melhoramento de plantas para estresses abióticos**. Tradução . Viçosa, MG: Editora UFV, 2022. p. 312.
- SERPELL, J, *et al.* Dog breeds and their behavior. Domestic dog cognition and behavior. **Springer**. p 31-37. Alemania, Berlín. Febrero de 2014. Disponible en <https://doi.org/10.1007/978-3-642-53994-7_2>.
- SWELEY, J, *et al.* Quality traits and popping performance considerations for popcorn (*Zea mays Everta*). **Food reviews international**, Reino Unido, Londres, v 29, n°2, p 157-177. Marzo de 2013. Disponible en <<https://doi.org/10.1080/87559129.2012.714435>>.
- TAIZ, L. *et al.* *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. Sexta edição. **Artmed Editora**, página 858, 2017.
- TENG, L. *et al.* Yield penalty of maize (*Zea mays L.*) under heat stress in different growth stages: A review. **Journal of Integrative Agriculture**. v 21, n°9, p 2465-2476. China, 2022. Disponible en <<https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.07.013>>.
- TIWARI, Y & YADAV, S. High temperature stress tolerance in maize (*Zea mays L.*): Physiological and molecular mechanisms. **Journal of Plant Biology**. v 62, p 93-102. Springer. Abril de 2019. Disponible en <<https://doi.org/10.1007/s12374-018-0350-x>>.
- UENOJO, M. *et al.* Carotenoides: propriedades , aplicações e biotransformação para formação de compostos de aroma **Química Nova**, v 30, p 616-622. Noviembre de 2007. Disponible en <<https://doi.org/10.1590/S0100-40422007000300022>>.