

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES IZTACALA



“ESTUDIO COMPARATIVO DE LA CARBOXILASA DE FOSFOENOLPIRUVATO
EN VARIETADES DE MAIZ -ZEA MAYS L.-
DE ALTO Y BAJO RENDIMIENTO”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A

BERNARDO SERRANO MONDRAGON



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA
MEXICO

Con mucho cariño:

Para mi madre

Y hermanas

Quienes me han apoyado en todo momento

A mis amigos

A Dulce María

EL PRESENTE TRABAJO FUE REALIZADO -
EN EL LABORATORIO DE BIOQUIMICA DEL
CENTRO DE BOTANICA, EN EL COLEGIO -
DE POSTGRADUADOS, CHAPIGO, MEXICO.
BAJO LA DIRECCION DE LA DRA. MARIA
LUISA ORTEGA DELGADO Y LA ASESORIA
DE LA DRA. ESTELA SANCHEZ DE JINE--
HEZ.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Colegio de Postgraduados de Chapingo y al Centro de Botánica por todo el apoyo que se me brindó en la realización del presente trabajo.

A la Dra. María Luisa Ortega por su valiosa dirección del trabajo, así como por su paciencia y apoyo.

A la Dra. Estela Sánchez por sus oportunas observaciones durante el desarrollo del trabajo.

A Herminia Loza por su colaboración y consejos.

Al Dr. Josue Kohashi por su autorización para el uso de -- las cámaras de ambiente controlado.

Al Dr. José Molina por facilitar las variedades de maíz con las cuales se llevó a cabo este trabajo.

Al Ing. Francisco Vázquez por su ayuda en los muestreos de las plantas cultivadas en el campo.

Al jurado revisor:

M. en C.	Sergio González
Biol.	Gabriel Camarena
Biol.	Ignacio Peñaloza
Biol.	Ernesto Aguirre
Biol.	Hector Barrera

por la revisión y corrección del presente trabajo.

INDICE DE CONTENIDO

PAGINA

I) ABREVIATURAS -----	111
2) LISTA DE CUADROS -----	iv
3) LISTA DE FIGURAS -----	v
4) RESUMEN -----	I
5) INTRODUCCION -----	2
5.1) Hipótesis -----	4
5.2) Objetivos -----	4
6) REVISION DE LITERATURA -----	5
6.1) Diferentes vías fotosintéticas -----	5
6.2) Anatomía de la hoja -----	5
6.2.1) Plantas C-3 -----	5
6.2.2) Plantas C-4 -----	5
6.2.3) Plantas MAC -----	6
6.3) Formas de fijación del CO ₂ -----	6
6.3.1) Plantas C-3 -----	6
6.3.2) Plantas C-4 -----	6
6.3.3) Plantas MAC -----	7
6.4) Características distintivas de los tres tipos de plantas. -----	7
6.5) Mayor eficiencia fotosintética en plantas C-4 -----	7
6.6) Características generales de PEP-C -----	II
6.7) Efectos de la posición y edad de la hoja so- bre la fotosíntesis -----	I2
6.8) Translocación de fotosintatos -----	I3
6.9) Características del rendimiento -----	I4
6.10) Prácticas de fitomejoramiento -----	I5
6.10.1) Fitomejoramiento en C-3 -----	I6
6.10.2) Fitomejoramiento en C-4 -----	I6
6.10.3) Fitomejoramiento por hibridación tre C-3 y C-4. -----	I7
6.11) Relación entre actividad enzimática y rendi- miento -----	I7
6.12) El maíz -----	I8
6.12.1) Importancia -----	I8
6.12.2) Descripción botánica -----	I8
6.12.3) Anatomía general -----	I8
6.12.4) Características generales -----	I8

6.I3) Conclusión general de los trabajos - revisados -----	19
6.I4) Finalidad del trabajo -----	20
7) MATERIALES Y METODOS -----	21
7.1) Aparatos -----	21
7.2) Reactivos -----	21
7.3) Ubicación del experimento -----	21
7.3.1) Plántulas -----	21
7.3.2) Plantas adultas -----	21
7.4) Condiciones climáticas -----	21
7.4.1) Plántulas -----	21
7.4.2) Plantas adultas -----	22
7.5) Variedades -----	22
7.5.1) Origen -----	22
7.5.2) Rendimiento -----	22
7.5.3) Genealogía -----	22
7.5.3.1) Distribución -----	25
7.5.3.2) Origen -----	25
7.6) Cultivo -----	25
7.6.1) Plántulas -----	25
7.6.2) Plantas adultas -----	26
7.6.2.1) Preparación del terreno -----	26
7.6.2.2) Fertilización -----	26
7.6.2.3) Siembra -----	26
7.6.2.4) Labores de cultivo -----	26
7.7) Tratamientos -----	26
7.7.1) Plántulas -----	26
7.7.2) Plantas adultas -----	26
7.8) Muestras -----	27
7.8.1) Plántulas -----	27
7.8.2) Plantas adultas -----	27
7.9) Datos obtenidos -----	27
7.9.1) Área foliar -----	27
7.9.2) % de humedad -----	27
7.9.3) Clorofila -----	28
7.9.4) Proteína -----	28
7.9.5) Extracción de PEP-C -----	28
7.9.6) Ensayo enzimático de PEP-C -----	30
7.10) Análisis estadístico -----	30

8) RESULTADOS Y DISCUSION -----	31
8.1) Germinación de las semillas -----	31
8.2) Plántulas -----	31
8.2.1) Actividades enzimáticas -----	31
8.2.2) Contenidos fisiológicos -----	41
8.3) Plantas adultas -----	53
8.3.1) Plantas cultivadas bajo riego -----	53
8.3.1.1) Actividades enzimáticas -----	53
8.3.1.2) Contenidos fisiológicos -----	57
8.3.2) Plantas cultivadas bajo temporal -----	60
8.3.2.1) Actividades enzimáticas -----	60
8.3.2.2) Contenidos fisiológicos -----	63
9) DISCUSION GENERAL -----	67
10) CONCLUSIONES -----	71
10.1) Plántulas -----	71
10.2) Plantas adultas -----	71
II) BIBLIOGRAFIA -----	73

I)

ABREVIATURAS

C-3	-----	Plantas, en las cuales el CO ₂ es fijado por la RuDP-C. El producto de la fijación son dos ácidos de 3 carbonos.
C-4	-----	Plantas, en las cuales el CO ₂ es fijado primariamente por la PEP-C, dando como primer producto un ácido de 4 carbonos.
C ₃	-----	Compuestos con 3 carbonos.
C ₄	-----	Compuesto con 4 carbonos.
DDF	-----	Días después de la floración.
DTT	-----	Ditiotreitól (Reactivo de Cleland).
ETAPA	A -----	2a hoja con lígula expuesta
"	B -----	3a hoja con lígula expuesta.
"	C -----	4a hoja con lígula expuesta.
HEPES	-----	N-2hidroxiethyl-piperazin-N-2ácido sulfónico - etano.
MAC	-----	Plantas con el metabolismo ácido de las crasuláceas.
NAD	-----	Nicotinamida adenin dinucleótido en su forma oxidada.
NADH	-----	Nicotinamida adenin dinucleótido en su forma reducida.
PEP	-----	Fosfoenolpiruvato.
PEP-C	-----	Fosfoenolpiruvato carboxilasa.
RuDP-C	-----	Ribulosa difosfato carboxilasa.
TCA	-----	Acido tricloroacético.
TRATAMIENTO	1 --	Luz baja-Temperatura baja (LB-TB).
"	2 --	Luz alta-Temperatura baja (LA-TB).
"	3 --	Luz alta-Temperatura alta (LA-TA).
"	4 --	Luz baja-Temperatura alta (LB-TA).
TRICLN	-----	N- [tris (hidroximetil)-metil] -glicina.
Z.12	-----	Variedad de maíz Zacatecas 58 mejorada a partir de la variedad Zacatecas 58 original, mediante 12 ciclos de selección masal estratificada.
Z.O.	-----	Variedad de maíz Zacatecas 58 en su forma original.

2)

LISTA DE CUADROS

	<u>PAGINA</u>
1.- CARACTERISTICAS DISTINTIVAS DE LOS TRES GRUPOS DE PLANTAS SUPERIORES.-----	1
2.- RENDIMIENTOS DE LAS VARIEDADES DE MAIZ EN RIEGO Y TEMPORAL.-----	22
3.- CARACTERISTICAS DEL CONICO NORTEÑO.-----	25
4.- TRATAMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA A LAS PLANTULAS DE Z.O. Y Z.I2.-----	26
5.- DESCRIPCION DE LAS ETAPAS DE MUESTREO EN PLANTULAS.-----	27
6.- DIAS PROMEDIOS A LA EXPOSICION DE LA SEGUNDA, TERCERA Y CUARTA HOJA DE LAS PLANTULAS DE MAIZ Z.O. Y Z.I2 EN LA ETAPA INDICADA Y A DIFERENTES TRATAMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA.-----	31
7.- ACTIVIDADES PROMEDIO DE LA PEP-C EN LOS TRATAMIENTOS 3 y 4.-----	41
8.- TRATAMIENTO I. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	42
9.- TRATAMIENTO I. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	43
10.- TRATAMIENTO 2. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	44

- 11.- TRATAMIENTO 2. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN - CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 45
- 12.- TRATAMIENTO 3. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO --- FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE - LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" -- (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN - CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 46
- 13.- TRATAMIENTO 3. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN - CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 47
- 14.- TRATAMIENTO 4. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO --- FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE - LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" -- (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN - CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 48
- 15.- TRATAMIENTO 4. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN - CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 49
- 16.- CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO, EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (Zea mays L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.----- 58

17.- CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.-----	59
18.- COMPARACION ENTRE Z.O. y Z.I2 EN SUS PROMEDIOS DE CADA UNO DE LOS CONTENIDOS FISIOLÓGICOS Y ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS. PLANTAS DE RIEGO.-----	60
19.- CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEÍNA, CLOROFILA Y ÁREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO, EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.-----	64
20.- CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (<u>Zea mays</u> L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.-	65
21.- COMPARACION ENTRE Z.O. Y Z.I2 EN SUS PROMEDIOS DE CADA UNO DE LOS CONTENIDOS FISIOLÓGICOS Y ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS. PLANTAS DE TEMPORAL.-	66
22.- ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS DE Z.O. Y Z.I2 POR HOJA COMPLETA EN PLANTAS CULTIVADAS EN RIEGO Y TEMPORAL.-----	69

<u>LISTA DE FIGURAS</u>		<u>PAGINA</u>
3)		
Ia.-	CONDICIONES CLIMATICAS BAJO LAS CUALES SE DESARROLLARON LAS DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN RIEGO.-----	23
Ib.-	CONDICIONES CLIMATICAS BAJO LAS CUALES SE DESARROLLARON LAS DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN TEMPORAL.-----	24
2.-	ESQUEMA DEL PROCEDIMIENTO DE EXTRACCION DE LA PEP-C.-----	28
3.-	TRATAMIENTO 1. ACTIVIDAD DE LA PEP-C EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO. LA ACTIVIDAD ESTA EXPRESADA POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA.-----	32
4.-	TRATAMIENTO 1. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	33
5.-	TRATAMIENTO 2. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	34
6.-	TRATAMIENTO 2. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	35
7.-	TRATAMIENTO 3. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	36
8.-	TRATAMIENTO 3. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.-----	37

- 9.- TRATAMIENTO 4. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 38
- 10.- TRATAMIENTO 4. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.----- 39
- II.- ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.----- 54
- 12.- ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.----- 55
- 13.- ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.----- 61
- 14.- ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.----- 62

4)

RESUMEN

Se analizaron los siguientes contenidos fisiológicos: proteína, clorofila, área foliar y humedad; así como las actividades enzimáticas de PEP-C, expresadas en base a estos contenidos fisiológicos. Los análisis se realizaron en la 2a y 3a hoja con plántulas de dos variedades de maíz; una de bajo rendimiento (Z.O.) y otra seleccionada a partir de la primera, de alto rendimiento (Z.I2). Las plántulas fueron expuestas a cuatro tratamientos de luz (L) y temperatura (T): 1) LB-TB, 2) LA-TB, 3) LA-TA, y 4) LB-TA. Se analizaron tres etapas de madurez: A) 2a hoja con lígula expuesta, B) 3a hoja con lígula expuesta y C) 4a hoja con lígula expuesta.

Se realizaron los mismos análisis en plantas adultas de las dos variedades de maíz. Los análisis se hicieron en la hoja superior a la mazorca de plantas cultivadas en condiciones de riego y temporal, desde el inicio de floración hasta el inicio de madurez fisiológica; correspondiente al llenado de grano o translocación intensa de fotosintatos hacia el grano (DDF).

Los objetivos de este estudio consistieron en determinar las actividades enzimáticas de PEP-C tanto en plántulas como en plantas adultas en sus diferentes estados de madurez (etapas A, B y C, y DDF, respectivamente) y condiciones de luz, temperatura y humedad. Otro objetivo consistió en relacionar la actividad enzimática de PEP-C con el alto rendimiento en el grano de Z.I2.

Los resultados mostraron mayores contenidos fisiológicos en Z.O. que en Z.I2 en plántulas y plantas adultas (de riego y temporal), pero estas diferencias no fueron significativas. Las actividades enzimáticas en PEP-C fueron mayores para Z.I2 que para Z.O., siendo sólo significativas en las plantas de riego.

La 3a hoja mostró mayores contenidos fisiológicos y actividades enzimáticas en PEP-C que la 2a hoja, en ambas variedades de maíz.

Las tendencias de los contenidos fisiológicos y actividades enzimáticas de PEP-C, fueron de disminuir con la edad de la hoja en las plántulas de maíz (etapas A, B y C); mientras que en las plantas adultas hubo un incremento ligero al principio y luego una disminución (DDF). Al inicio de la madurez fisiológica (30-31 DDF) hubo otro incremento para finalmente decrecer. Los incrementos iniciales en la actividad de PEP-C están en relación con el llenado del grano (translocación de fotosintatos).

Se encontraron mayores efectos de temperatura que de luz sobre la actividad de PEP-C en las plántulas. En las plantas adultas (de riego y temporal), aunque no estuvieron controladas las condiciones climáticas (luz y temperatura), se observó una relación más o menos directa entre estas condiciones y sus actividades enzimáticas en PEP-C. Por otro lado, las plantas de temporal, a su vez, presentaron una mayor actividad enzimática que las de riego, debido quizás, a que la estación de lluvias fué muy copiosa.

Aunque estos resultados no explican en forma muy satisfactoria la relación entre el mayor rendimiento de la variedad de maíz Z.I2 con una mayor actividad de PEP-C, debido a que las diferencias encontradas en dichas actividades enzimáticas entre las variedades de maíz Z.O. y Z.I2 no fueron significativas en todos los casos. Aún así, se encontró cierta relación entre el rendimiento y la actividad de PEP-C, lo cual podría hacerse mas evidente con otro estudio similar, pero analizando un mayor número de muestras, para que las diferencias en las actividades enzimáticas entre las dos variedades, alcancen a ser significativas.

5)

INTRODUCCION

Algunas plantas como la caña de azúcar y el maíz, presentan características especiales en la anatomía y morfología de la hoja, son dos tipos de cloroplastos, unos localizados en la vaina del haz vascular, los cuales efectúan fotosíntesis según el esquema de Calvin o de C-3 (Calvin y Bassham, 1962), y los otros se localizan en el mesófilo de la hoja y efectúan la fijación del CO₂ en el sistema llamado de C-4, descrito por Kortschak et al (1965) y confirmado por Hatch y Slack (1966) y Hatch et al (1967).

En este último tipo de fotosíntesis, la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-C) [ortofosfato: oxalacetato carboxilasa (fosforilante) EC. 4.1.1.31] fija el CO₂ al fosfoenolpiruvato (PEP) dando como primer producto de la fijación, el oxalacetato. Dependiendo de las especies, este producto pasa rápidamente a malato por la enzima deshidrogenasa málica y/o a aspartato por la transaminasa correspondiente. El malato y/o aspartato son transportados desde los cloroplastos de las células del mesófilo a los cloroplastos de las células de la vaina del haz vascular, donde el CO₂ es liberado por descarboxilación del ácido con --- cuatro carbonos (malato y/o aspartato) y refijado vía "Ciclo de Calvin" o de C-3 (Calvin y Bassham, 1962) por la ribulosa difosfato carboxilasa (RuDP-C). Los compuestos restantes de tres carbonos (piruvato en el caso de la descarboxilación de malato y alanina en el caso de la descarboxilación de aspartato) retornan a las células del mesófilo, donde sirven como precursores para la regeneración de PEP y reiniciar otra vez con el "Ciclo de -- Hatch-Slack-Kortschak" o de C-4 (Bidwell, 1979).

En el maíz, el oxalacetato pasa principalmente a malato por la deshidrogenasa málica (Chollet, 1976).

Esta anatomía especializada del maíz, y en general de las plantas C-4, conocida como "Corona" o de "Kranz", y la elevada actividad de PEP-C, permiten que el sistema de fotosíntesis C-4 posea una adaptación que proporciona una mayor disponibilidad de CO₂ en el sitio de fijación fotosintética de la RuDP-C, y -- por consiguiente, una mayor tasa fotosintética. En el maíz esta tasa va acompañada de una mayor translocación de fotosintatos -- desde las hojas inmediatas a la mazorca, hacia el grano.

5.1) Hipótesis.

En base a estos antecedentes se puede plantear la hipótesis de que la actividad de la fosfoenolpiruvato carboxilasa está relacionada con la mayor producción de grano en el maíz.

5.2) Objetivos.

- 1.- Determinar la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa en las hojas de maíz en diferentes etapas del desarrollo de la planta.
- 2.- Relacionar esta actividad enzimática con la producción de grano en variedades de maíz de alto y bajo rendimiento.
- 3.- Determinar la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa en plántulas cultivadas en condiciones variables de luz y temperatura, para dilucidar los efectos ambientales.

6)

REVISION DE LITERATURA

6.1) Diferentes vías fotosintéticas.

Desde 1954, Kortschak y colaboradores encontraron la formación de ácidos dicarboxílicos con cuatro carbonos como productos primarios en fotosíntesis de la caña de azúcar (Laetsch, --- 1974). Dicho descubrimiento recibió mayor atención hasta 1965, con el trabajo de Kortschak et al. Este trabajo se constituyó en la base para que Hatch y Slack (1966) propusieran un nuevo esquema de carboxilación, diferente al "Ciclo de Calvin" (Calvin y Bassham, 1962). A partir de estos trabajos, se originaron otros con la finalidad de esclarecer la nueva vía fotosintética (Hatch et al., 1967; Slack y Hatch, 1967; Hatch et al., 1969; --- Hatch y Slack, 1970; Hatch, 1971). El fenómeno se conoce ahora como fotosíntesis C-4 y las plantas que lo poseen se nombran --- plantas C-4 (Laetsch, 1974).

Las plantas que fijan el CO₂ utilizando únicamente la vía del "Ciclo de Calvin" o "Ciclo reductivo de las pentosa fosfatos", se distinguen como plantas C-3.

Aunado a las vías fotosintéticas mencionadas, se descubrió que ciertas plantas suculentas de la familia Crassulaceae incrementaban marcadamente su contenido de ácido dicarboxílico --- con cuatro carbonos (C₄) en la noche y lo disminuía durante el día. Generalmente las plantas fijaban CO₂ en ausencia de luz, utilizando la vía C-4, mientras que en la presencia de luz utilizaban la vía del "Ciclo de Calvin" para la formación de carbohidratos. El metabolismo fotosintético de estas plantas recibe el nombre de metabolismo ácido de las crasuláceas, y las plantas que lo poseen se denominan plantas MAC (Bidwell, 1979).

6.2) Anatomía de la hoja.

6.2.1) Plantas C-3. Las células parenquimatosas se organizan en dos tejidos distintos; el parénquima en empalizada, cuyas células prismáticas forman una fila apretada, y el parénquima esponjoso, entre cuyas células redondeadas se hallan espacios intercelulares (Medina, 1977). Todos los cloroplastos muestran estructura similar con un sistema membranoso diferenciado en secciones granares e intergranares inmersos en un estroma de naturaleza proteica. Se observa una tendencia a la acumulación de almidón en los cloroplastos del parénquima esponjoso (Medina, --- 1977).

6.2.2) Plantas C-4. Presentan una anatomía especializada conocida como "Corona" o de "Kranz". Se observa en ella una vaina vascular constituida por células parenquimatosas (células de la vaina del haz vascular) más grandes que las del mesófilo; con ---

paredes más gruesas y con cloroplastos de mayor tamaño que los del parénquima dispuesto muchas veces en forma radial (células del mesófilo), con pequeños espacios intercelulares (Medina, -- 1977; Bidwell, 1979). Se observa un claro dimorfismo entre los cloroplastos de la vaina vascular y los del mesófilo circundante. Los cloroplastos del mesófilo radial por lo general no contienen gránulos de almidón sino grana bien desarrollados y por debajo de su membrana exterior presentan un retículo periférico - (estructura vesiculosa). Los cloroplastos de la vaina vascular se hallan repletos de almidón y además pueden presentar desarrollo granar variable (Medina, 1977).

6.2.3) Plantas MAC. Poseen características xéricas (hojas reducidas, cutícula gruesa y estomas hundidos). Sus hojas carecen de una capa en empalizada bien desarrollada y la mayoría presenta mesófilo esponjoso. Las células de la vaina del haz vascular, en contraste con las plantas C-4, son completamente similares a las células del mesófilo (Salisbury y Ross, 1978). Su volumen vascular es considerable y se asocia con la acumulación de ácidos orgánicos, en especial el málico, como medio de almacenamiento del CO₂ fijado durante la noche (Medina, 1977).

6.3) Formas de fijación del CO₂.

6.3.1) Plantas C-3. El CO₂ atmosférico se fija en las células en empalizada por la ribulosa difosfato carboxilasa (RuDP-C) a la ribulosa difosfato (RuDP). El producto de esta reacción son dos moléculas con tres átomos de carbono (C₃) de ácido 3-fosfoglicérico (AFG). El AFG se reduce a 3-fosfogliceraldehído. -- Posteriormente se efectúa la conversión de 5 moléculas de triosa fosfato a 3 moléculas de pentosa fosfato por una serie de -- reacciones, que incluyen condensaciones (aldolasa), disminución de la cadena de carbonos (transketolasa), remoción de grupos -- fosfatos (fosfatasa) e interconversiones de diferentes pentosa fosfatos (isomerasa, epimerasa). Las pentosa fosfatos se convierten a ribulosa 5-fosfato, del cual se genera RuDP para iniciar un nuevo ciclo. Para que se realice un ciclo completo, se requieren tres carboxilaciones.

Esta vía de fijación recibe el nombre de "Ciclo de Calvin" o de C-3 (Calvin y Bassham, 1962).

6.3.2) Plantas C-4. La anatomía especial de "Corona" o de -- "Kranz" que presentan estas plantas, les confiere propiedades especiales, como la compartimentalización de los eventos bioquímicos entre los dos tipos de células (células de la vaina del haz vascular y células del mesófilo). Inicialmente, en las células del mesófilo, la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-C) fija

el CO_2 atmosférico al fosfoenolpiruvato (PEP) por beta-carboxilación, formando oxalacetato, un compuesto de cuatro carbonos (C_4). Este compuesto se reduce a malato por la deshidrogenasa málica en presencia de NADH, o es aminado a aspartato por una transaminasa. Dependiendo de las especies, uno de los ácidos pasa a las células de la vaina del haz vascular, donde se descarboxila por la acción de una descarboxilasa específica. El CO_2 liberado es refijado por la RuDP-C del "Ciclo de Calvin" (Calvin y Bassham, 1962), y el compuesto de tres carbonos resultante de la descarboxilación del ácido C_4 , retorna a las células del mesófilo para regenerar PEP e iniciar un nuevo ciclo.

La vía se conoce como fotosíntesis C-4 o vía de Hatch-Slack-Kortschak (Hatch y Slack, 1970; Berry et al, 1970; Hatch, 1976 Rathnam, 1978).

Las plantas C-3 también poseen la enzima PEP-C, pero esta es de tipo anaplerótico, es decir, lleva otras funciones diferentes a la fijación de CO_2 atmosférico, tales como proveer de malato al "Ciclo de Krebs"

6.3.3) Plantas MAC. Mientras que las plantas C-4 exhiben una separación en sus eventos bioquímicos entre sus dos tipos de células (separación espacial), las plantas MAC presentan un patrón similar de fijación fotosintética, excepto que los dos procesos se separan temporalmente en las células del mesófilo (Laetsch, 1974), con una síntesis de ácido málico por beta-carboxilación en la obscuridad y su descarboxilación durante el día para rehusarse el CO_2 liberado en el "Ciclo de Calvin" (Hatch y Slack, 1970).

6.4) Características distintivas de los tres tipos de plantas.

En el cuadro I se resumen estas características (Black, 1973)

6.5) Mayor eficiencia fotosintética en plantas C-4.

Taxonomicamente las plantas C-3 (Salisbury y Ross), C-4 (Bidwell, 1979) y MAC (Black y Williams, 1976) se distribuyen tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas. Las plantas C-4 presentan mayor capacidad fotosintética y mayor producción de materia seca que las plantas C-3. Las causas de estas diferencias se presentan en el cuadro I.

Salisbury y Ross (1978) mencionan que la mayor eficiencia de las plantas C-4 se debe a su baja fotorrespiración con respecto a C-3. La fotorrespiración consiste en liberación de CO_2

CUADRO I. CARACTERISTICAS DISTINTIVAS DE LOS TRES GRUPOS DE PLANTAS SUPERIORES. (Black, 1973)

CARACTERISTICA	TIPO DE PLANTA		
	C-3	C-4	MAC
Anatomía de la hoja en corte transversal.	Distribución difusa de organelos en células del mesófilo o empalizada y ninguna célula fotosintética distintiva de la vaina.	Una vaina del haz vascular bien organizada en organelos.	Generalmente carente de células en empalizada, con grandes vacuolas en las células del mesófilo.
Enzima carboxilante.	Ribulosa difosfato carboxilasa.	Primero fosfoenolpiruvato carboxilasa y luego ribulosa difosfato carboxilasa.	Obscuridad: fosfoenolpiruvato carboxilasa. Luz Principalmente ribulosa difosfato carboxilasa.
Energía teórica requerida (CO ₂ :ATP:NADH)	1:3:2	1:5:2	1:6.5:2
Tasa de transpiración (gH ₂ O/incremento en g de peso seco)	450-950	250-350	50-55
Punto de compensación de CO ₂ (ppm CO ₂).	30-70	0-10	0-5 en la obscuridad.
Fotosíntesis inhibida por 21% de O ₂ .	sí	no	sí
Fotorrespiración detectable.	sí	Solamente en las células de la vaina	Difícil de detectar

-continúa-

CARACTERISTICA	TIPO DE PLANTA		
	C-3	C-4	MAC
Temperatura óptima para la fotosíntesis ($^{\circ}\text{C}$).	15-25	30-40	Aproximadamente 35
Tasa máxima de fotosíntesis neta ($\text{mg CO}_2/\text{dm}^2$ de área/hr)	15-40	40-80	Normalmente de I-4, y reportes más altos de II-13.
Tasa máxima de crecimiento (g de peso seco/ dm^2 de área/día o g/m^2 de área/día).	0.5-2 19.5	4-5 30.3	0.015-0.018
Translocación de ^{14}C desde las hojas iluminadas(%/6hr)	Menor del 50%	Mayor del 50%	Dato no localizado.
Respuesta de fotosíntesis neta al incremento en la intensidad luminosa a temperatura óptima.	La saturación se alcanza a la mitad de la luz solar expuesta a pleno sol.	Esta es proporcional o se satura a pleno sol.	Incierta, pero parece que se satura por debajo de la luz solar a pleno sol
Producción de materia seca (toneladas/ha/año).	22	38.6	Variable.

La comparación de todos los datos, excepto donde se indique fueron hechas a 21% de O_2 y a 0.03% de CO_2 .

en presencia de luz y es causada por cuatro factores principales: altas intensidades de luz, altos niveles de O_2 , bajos niveles de CO_2 y elevadas temperaturas. El fenómeno se realiza cuando durante la fotosíntesis, la fijación del CO_2 es inhibida por el O_2 , el cual es fijado por la RuDP-O a la RuDP, con la formación de fosfoglicolato y 3-fosfoglicerato. El fosfoglicolato pasa a glicolato (substrato de la fotorrespiración) por hidrólisis enzimática. La serie de reacciones por las cuales el glicolato es convertido a 3-fosfoglicerato (APG) vía glioxilato, glicina y serina, se conoce como la "vía o ciclo-glicolato-glioxilato".

La "vía glicolato-glioxilato" requiere la cooperación de tres organelos subcelulares; cloroplastos, mitocondrias y microcuerpos o peroxisomas. La secuencia de la reacción se inicia por la ribulosa difosfato oxigenasa (RuDP-O), que cataliza la oxidación de la RuDP por el O_2 atmosférico. De la reacción se forman el fosfoglicolato y el ácido 3-fosfoglicérico o 3-fosfoglicerato (APG). El fosfoglicolato pasa a glicolato por la P-glicolato fosfatasa. El glicolato es excretado por los cloroplastos y convertido a glioxilato por la glicolato oxidasa dentro de los microcuerpos. El glioxilato puede convertirse a glicina en el mismo microcuerpo; también condensarse a malato por la malato sintetasa; a su vez el malato es oxidado a oxalacetato por la malato deshidrogenasa, o incluso regresar a los cloroplastos donde es reducido por la NADP-glioxilato reductasa a glicolato, para completar la "vía glicolato-glioxilato" (Zelitch, 1975).

En la mitocondria se realiza la conversión de dos glicinas en una serina y se sugiere que esta conversión origina la pérdida del CO_2 asociado con la fotorrespiración. La serina puede ser convertida a APG por una serie de reacciones que involucra la pérdida del grupo amino y ganancia de un grupo fosfato desde el ATP (Salisbury y Ross, 1978).

En algunos casos, la fotorrespiración reduce severamente el potencial fotosintético de las plantas C-3 hasta un 50% (Andrews y Lorimer, 1978) y existen evidencias experimentales que lo confirman (Zelitch, 1975).

Los experimentos de Rathnam y Chollet (1978, 1979) con hojas de Panicum milioides, una planta intermedia entre C-3 y C-4 caracterizada por una reducida fotorrespiración y sensibilidad al O_2 atmosférico (21%), así como alta concentración de PEP-C; demostraron la participación de la PEP-C en la disminución de la fotorrespiración. Esto lo lograron, inhibiendo la PEP-C con maleato y malonato en presencia de concentraciones diferentes de O_2 (20, 21 y 30%), resultando una elevada fotorrespiración. El proceso se invirtió al agregar PEP-C.

Ellos concluyeron, que la disminución en la fotorrespiración y en la inhibición de la fotosíntesis por O_2 , se debe a la participación de la PEP-C, posiblemente actuando como un

concentrador de CO₂ en el lugar de la RuDP-C (Laetsch, 1974).

Las plantas C-4 carecen de fotorrespiración o es muy pequeña, y se debe principalmente a la anatomía de "Corona" o de "Kranz" y a la PEP-C, lo que les permite refijar el CO₂ fotorrespirado (Chollet, 1976; Rathnam, 1979).

A las mismas características se deben las altas eficiencias fotosintéticas mostradas en el cuadro I.

6.6) Características generales de PEP-C.

Los estudios de Ting y Osmond (1973a) con la PEP-C de las especies *Atriplex* C-4 y C-3, mostraron características de dos isoenzimas en estas plantas, con diferencias significativas físicas y cinéticas. Las dos isoenzimas mostraron pesos moleculares aproximados a 350,000 daltones. La velocidad máxima fué de 38 y 1.48 micromoles por miligramo de clorofila por minuto. La Km para la PEP fué de 0.49 y 0.08 mM en C-4 y C-3 respectivamente. *Atriplex* C-4 es más sensible al cloruro y fosfato que *Atriplex* C-3 y ambos son sensibles a sustancias quelantes del Mg, tales como ATP, ADP y citrato. La Km para el Mg fué de 0.33 y 0.017 para C-4 y C-3 respectivamente.

Ting y Osmond (1973b) encontraron formas moleculares diferentes de la PEP-C en las diferentes vías fotosintéticas (C-3, C-4 y MAC), así como en las hojas cultivadas en ausencia de luz (ahiladas o etioladas) y en su presencia (enverdecidas) del maíz. Resultados parecidos son reportados por Goatly y Smith (1974); Goatly y Coombs (1975); Holaday y Black (1981).

Hojas ahiladas de maíz después de 48 horas de iluminación (16 horas con 3,000 lux y el resto con 28,000 lux) presentaron 11 mg de proteína soluble por gramo de peso fresco, de las cuales, aproximadamente el 14% fué de PEP-C (Hayakawa et al, 1981)

Uedan y Sugiyama (1976), sugieren que la PEP-C es una proteína soluble en el tejido de la hoja del maíz, con un coeficiente de sedimentación de 12.3s y un peso molecular de 400,000 daltones, con cuatro cadenas polipeptídicas idénticas o similares (cada una con un peso molecular de 99,000 daltones).

Las plantas C-4 presentan fotosíntesis más alta por la elevada afinidad de PEP-C hacia el CO₂ y por la reacción fuertemente exotérmica que conduce a la síntesis de PEP (Davis, 1979).

Dada la importancia que tiene la PEP-C en la fotosíntesis C-4, se han realizado varios trabajos para establecer su comportamiento y relacionarlo con las plantas que lo poseen.

Hatch et al (1969) demostraron que la luz alta aumenta la -

actividad de PEP-C en hojas de maíz y Amaranthus entre 5-10 veces más que a bajas intensidades. Hatch (1976); Willert y Willert (1979); Davis (1979), reportaron la misma conclusión. También se ha encontrado una correlación positiva en la actividad de PEP-C con el aumento de la temperatura (Hatch, 1976).

Crespo et al (1979) mencionan que la PEP-C varía de acuerdo a la edad y posición de la hoja (Ia-5a) en el maíz.

El nivel de PEP-C en hojas de maíz bajo CO₂ atmosférico no decreció en la obscuridad inmediatamente después de una preiluminación; con lo que se demuestra la activación de PEP-C por la luz (Samejima y Miyachi, 1978). Esta misma observación fue hecha por Kobayashi et al (1980) en hojas ahiladas de plántulas de maíz después de la iluminación. Hayakawa et al (1981) demostraron que este incremento se debe a la síntesis de nov, más que al aumento en la actividad. Este aumento está asociado con un aumento paralelo en la síntesis de proteína.

6.7) Efectos de la posición y edad de la hoja sobre la fotosíntesis.

Existe una extensa literatura que describe los efectos de la edad y posición de cada hoja en la fotosíntesis.

Uno de los primeros reportes que considera este efecto en las plantas C-4 fué el de Hatch et al (1967), quienes encontraron que en hojas de caña de azúcar expuestas a diferentes intensidades de luz (1400-9000 pies-candelas), la fotosíntesis neta aumentó con la edad de la hoja.

Las actividades de RuDP-C y PEP-C en hojas jóvenes de Portulaca oleracea L. fueron semejantes en estado maduro, pero disminuyeron en la senectud de las hojas y en menor grado la RuDP-C. La cantidad de clorofila siguió el mismo patrón y la proteína sólo disminuyó desde la hoja joven a la madura, permaneciendo sin cambio en la senectud (Kennedy, 1976).

En estudios de la cuarta hoja a edades diferentes, perteneciente a dos genotipos de Pennisetum (planta C-4), Lavergne et al (1979) observaron que el contenido de áreas foliar, clorofila, proteína y peso seco fué más alto en P. mollisimum que en P. americanum y la actividad de PEP-C fué más alta en las hojas jóvenes, decreciendo rápidamente con la expansión total de la hoja; mientras que la RuDP-C incrementó su actividad.

En hojas de maíz de tres semanas, la actividad de RuDP fué mayor que la PEP-C en las hojas inferiores. En las hojas supe-

riores, la actividad de PEP-C fué mayor que la RuDP-C. La fotosíntesis neta de las hojas superiores superó a las inferiores. Crespo et al (1979) concluyeron que la posición de la hoja es la que determina la situación C-3 o C-4 en las hojas.

Victor et al (1977) hallaron que la actividad de PEP-C fué diferente con la posición y edad de la hoja entre genotipos de maíz y proponen que cualquier comparación se realice en una misma posición y edad.

Salisbury y Ross (1978), mencionan que dentro de una planta sus hojas en forma individual desarrollan la habilidad para incrementar su fotosíntesis por un tiempo, y luego, frecuentemente antes de que la hoja alcance la madurez, la tasa fotosintética comienza a decrecer. Las hojas se ponen amarillas y son incapaces de realizar fotosíntesis debido al bajo contenido de clorofila y a la pérdida funcional de los cloroplastos.

6.8) Translocación de fotosintatos.

Las especies con alta fotosíntesis, normalmente tienen alta translocación, consistente con la idea de que una efectiva utilización de los productos fotosintéticos mantienen una elevada fijación de CO₂ (Salisbury y Ross, 1978).

Cuando se remueven los órganos prioritarios de demanda metabólica (Sink), tales como los frutos, semillas, tubérculos, etc., se inhibe la fotosíntesis después de unos cuantos días, especialmente en hojas adyacentes que normalmente translocan fotosintatos a esos órganos (Neals y Incoll, 1968).

El suministro de fotosintatos en el grano es derivado desde la hoja superior a la mazorca (Loomis et al, 1971). A la misma conclusión llegó Yoshida (1972) con el maíz, y además, que la translocación de las hojas inferiores a la mazorca disminuye cuanto más alejadas estén de esta.

La variedad comercial "Era" y el genotipo experimental "8037" pertenecientes al trigo (planta C-3), fueron estudiados en tres estados de crecimiento: a) período vegetativo desde la germinación hasta el inicio de floración; b) desde el inicio de floración hasta la antesis y c) desarrollo del grano desde la antesis hasta la madurez. Se encontró que los dos genotipos presentaron un incremento en el rendimiento del grano cuando se aplicó CO₂ durante los estadios (b) o (c), pero no antes de (b). Krenzer y Moss (1975) concluyeron que un procedimiento de tamizado sobre su capacidad fotosintética durante los estadios (b) o

(c) es efectivo en la clasificación de genotipos, pudiendo ser útil en la identificación de líneas parentales deseables para un rendimiento mayor.

Hanway (1962); Eik y Hanway (1965), mencionan que la producción de grano en el maíz está en función directa con el área foliar desarrollada y su tiempo de vida en la planta, y que para una producción eficiente en el grano, el área foliar debe ser mayor.

Colinas et al (1976) concluyeron que durante la madurez fisiológica existe una translocación de proteína desde la hoja al grano.

Gallaher et al (1975) indicaron que las plantas C-4 poseen una mayor translocación de fotosintatos que las plantas C-3. A la misma conclusión llegaron Stephenson et al (1976).

6.9) Características del rendimiento.

El rendimiento es la producción de materia útil por planta o por área sembrada, por ejemplo; semilla o grano (Poey, 1978).

Nichiprovich (citado por Yoshida, 1972), introdujo los términos; rendimiento biológico (Ybiol) y rendimiento económico -- (Yecon). El primero se refiere a la producción total de materia seca y el segundo consiste en la parte útil del rendimiento biológico. Los dos rendimientos pueden relacionarse por el parámetro "Coeficiente de Efectividad en la Formación de la Parte Económica en el Rendimiento Total" (Kecon), que ahora se conoce -- más ampliamente como "Índice de Cosecha"

$$\text{Yecon} = \text{Kecon} \times \text{Ybiol}$$

Zelitch (1975) define el índice de cosecha como el porcentaje del peso seco de una planta que proporciona material alimenticio útil, tal como grano o semilla.

Wallace et al (1976) proponen que cuantificando el número de días desde la siembra hasta la madurez fisiológica (D.M.) y usando el rendimiento biológico y económico, se pueden calcular los siguientes parámetros:

$$\begin{aligned} \text{Índice de cosecha} &= \frac{\text{Yecon}}{\text{Ybiol}} \\ \text{Ybiol por día} &= \frac{\text{Ybiol}}{\text{D.M.}} \\ \text{Yecon por día} &= \frac{\text{Yecon}}{\text{D.M.}} \end{aligned}$$

El rendimiento está influido por un gran número de procesos fisiológicos, tales como el área foliar, edad y posición de la hoja, fotosíntesis neta, fotorrespiración y translocación de los fotosintatos; los cuales a su vez están determinados por uno o varios mecanismos genéticos específicos, sin olvidar los factores físicos que influyen en estos mecanismos (luz, temperatura, concentración de CO₂, etc.).

6.10) Prácticas de fitomejoramiento.

La importancia de producir más alimento a corto plazo se ha convertido en una necesidad con el aumento poblacional progresivo. Los fitomejoradores han realizado un gran número de investigaciones con el propósito de incrementar la productividad en las plantas útiles desde el punto de vista nutritivo.

Schrader (1976), define a la productividad como el incremento en el peso seco por unidad de área (expresada normalmente como Kg/ha./año).

Las prácticas de fitomejoramiento comprenden varias facetas tales como; fertilizaciones en el campo (Hanway, 1962a, 1962b, 1965), selección masal (Sprague y Eberhart, 1977), hibridaciones (Björkman y Berry, 1973; Sprague y Eberhart, 1977) y factores medioambientales (Burris y Black, 1976).

Debido a que los productos de fijación de CO₂ comprenden una mayor parte de la materia seca, entonces la asimilación neta de CO₂ es un factor principal en la productividad (Schrader, 1976). Esto ha propiciado un gran interés en los estudios de la fotosíntesis. Existen numerosos trabajos con el objeto de aumentar la eficiencia fotosintética neta, ya sea por aumento en la intensidad luminosa, diferentes concentraciones de CO₂, tanto en variedades como en híbridos (Eik y Hanway, 1965; Brun y Cooper, 1967; Dreger et al, 1969; Loomis et al, 1971; Johnson y Tanner, 1972; Yoshida, 1972; Zelitch, 1975).

Zelitch (1975) define a la eficiencia fotosintética como la tasa de CO₂ neto utilizado por unidad de área. El mejoramiento en esta eficiencia puede ser esencial para incrementar la producción vegetal en el futuro (Björkman y Berry, 1973; Gifford y Evans, 1981).

Las plantas C-4 presentan generalmente una mayor productividad que las plantas C-3 (Loomis et al, 1971). Zelitch (1975) menciona que la tasa de crecimiento (peso seco/m²/semana) para C-4 es dos veces mayor que C-3, y la relaciona con la fotorres-

piración en C-3. Así que una forma de mejorar el rendimiento en las plantas C-3 consiste en disminuir su fotorrespiración, ya sea por medios bioquímicos o genéticos, para incrementar la fotosíntesis neta.

6.10.1) Fitomejoramiento en C-3. Brun y Cooper (1967a) observaron la tasa fotosintética de dos variedades de frijol: "Hark" y "Chippewa-64" a diferentes intensidades de luz y concentraciones de CO₂, y encontraron un incremento mayor en la variedad -- "Hark" en 45 de la 48 combinaciones de luz y CO₂ usadas.

En exposiciones a 350 y 1350 ppm de CO₂, el rendimiento de la semilla incrementó 57% en la variedad "Hark" y 40% en la variedad "Chippewa-64". Este incremento fué principalmente en el número de vainas por planta (Cooper y Brun, 1967b).

Mediante un tamizado por eficiencia fotosintética neta a -- pleno sol, Loomis et al (1971) hallaron diferencias significativas entre 26 especies C-3 de Gossypium y entre variedades de -- Gossypium hirsutum.

El rendimiento promedio de granos de maíz y frijol, plantas C-4 y C-3 respectivamente, sobre un periodo de más de 20 años, tuvieron un incremento, triplicándose en el maíz y sólo un 20% en frijol, cuyos cultivos estuvieron en condiciones de fertilización (Zelitch, 1975).

6.10.2) Fitomejoramiento en C-4. Diferentes variedades de -- maíz cultivadas en el campo a saturación de luz, presentaron variaciones en su tasa media fotosintética (100-200%) y con una -- correlación al peso fresco y área foliar (Heiche y Musgrave, -- 1969). Dreger et al (1969) también encontraron diferencias significativas en la fotosíntesis neta dentro de 9 variedades de -- maíz.

Algunos híbridos de maíz mostraron diferencias en el número, tamaño, tasas de emergencia y longevidad de las hojas. Los de -- estación tardía desarrollaron y mantuvieron áreas foliares más grandes por planta que los de estaciones cortas (Eik y Hanway, 1965).

Se menciona que los híbridos pueden exhibir una ventaja competitiva sobre sus padres, debido a su mayor área foliar (Johnson y Tanner, 1972).

6.I0.3) Fitomejoramiento por hibridación entre C-3 y C-4.

La mayor eficiencia en fotosíntesis neta de C-4 sobre C-3, y la relación que existe entre esta eficiencia y la anatomía de "Kranz", así como la actividad de PEP-C en las plantas C-4, ha motivado a los investigadores a constituir una especie C-3 en C-4 a partir de hibridaciones (Björkman y Berry, 1973).

Björkman y Berry (1973); Björkman (1976), reportaron que en las hibridaciones entre Atriplex rosea y Atriplex patula, -- plantas C-4 y C-3 respectivamente, resultaron en plantas entre C-4 y C-3 en muchos aspectos, pero no se consiguió la funcionalidad fotosintética de C-4.

6.II) Relación entre actividad enzimática y rendimiento.

Hageman et al, citado por Frey y Moss (1976), sugirieron -- que las enzimas claves en la vía metabólica, pueden limitar el crecimiento en el cultivo y por lo tanto en el rendimiento.

Los elevados rendimientos logrados en el fitomejoramiento de C-3, generalmente se relacionan con la actividad de la RuDP-C siendo el componente limitante primario en la fijación de CO₂ en esas plantas, donde comprende entre 30-50% de la proteína soluble en la hoja. Se han encontrado correlaciones positivas entre la actividad de la RuDP-C y la tasa fotosintética por unidad de área foliar (Ogren, 1976; Gifford y Evans, 1981).

La selección por formas de alta actividad específica de la RuDP-C puede ser mejor, puesto que su concentración en la proteína soluble es elevada, alrededor del 50%. Pero además no hay -- que olvidar la presencia de otras enzimas importantes, aunque -- esta relación no se ha encontrado todavía (Gifford y Evans, -- 1981).

Los estudios de Frey y Moss (1976) con dos genotipos de cebada (planta C-3) encontraron que el rendimiento se puede incrementar seleccionando genotipos por su alta actividad en RuDP, -- que está en relación directa con el peso específico de la hoja, el cual no cambia con la edad de la hoja.

En 8 de 10 plantas C-3 y C-4, la tasa fotosintética en la actividad de RuDP-C por unidad de área incrementó con la intensidad de la luz. Esos incrementos se asociaron con el incremento del peso específico de la hoja. Las tasas fotosintéticas cayeron dentro de cuatro clases; los pastos C-3 tuvieron menor eficiencia fotosintética que las dicotiledóneas C-3, las cuales a su vez fueron menores que las plantas C-4 formadoras de aspar

tato; las plantas C-4 formadoras de malato fueron las de mayor eficiencia fotosintética (Singh et al, 1974). Estos resultados concuerdan con los reportados por Frey y Moss (1976).

También se han encontrado correlaciones positivas entre la actividad de la nitrato reductasa con el rendimiento del grano en el maíz (Deckard et al, 1973).

6.12) El maíz.

El maíz es una planta C-4 con todas las características -- de su grupo, tales como; anatomía de "Kranz", alta actividad de PEP-C, bajo punto de compensación de CO₂, fotosíntesis neta elevada y productos fotosintéticos iniciales con cuatro carbonos.

6.12.1) Importancia. El maíz es el cereal que ocupa el tercer lugar entre los más importantes del mundo después del trigo y el arroz. Crece en todas las zonas templadas, subtropicales y tropicales, en las cuales la lluvia o el riego es adecuado. -- Ocupa el tercer lugar en producción en países en desarrollo. Se cultiva principalmente en Africa, Asia y algunos países de América (CIMMYT, 1974). Se acepta generalmente que es originario de México.

De 1958-1978, la producción maicera en México representó en promedio 29.7% del producto agrícola nacional y por lo tanto ocupa un lugar preponderante en esta actividad agrícola (CIA, -- 1980)

6.12.2) Descripción botánica. El maíz es una planta doméstica del género Zea, perteneciente a la familia de las Gramíneas, -- subfamilia Andropogonáceae, tribu Maldea, e identificada específicamente como Zea mays L.

6.12.3) Anatomía general. Es una planta monocotiledónea anual alta, robusta y monica, con vaina sobrecuesta y limbos anchos dísticos (dispuestos en dos hileras); espiguillas estaminadas -- en racimos largos que se parecen a espigas. Las inflorescencias femeninas se localizan en las axilas de las hojas, sus espiguillas en 8-16, incluso hasta 30 hileras en ráquis engrosado y casi leñoso (olote). Todo esto encerrado en numerosas brácteas. Los estilos largos, saliéndose de la punta como una masa de hilo sedoso (jilote).

Existe una gran variación en cuanto a la presencia de los -- caracteres vegetativos de la planta, en algunos casos, debido a mensaje genético y en otros, a la respuesta ambiental. Es así -- como en México se pueden observar plantas adultas de maíz con --

altura inferior a un metro o mayores de cuatro metros. Cambia + también drásticamente el tamaño y número de las hojas, la forma y tamaño de las espigas y de la mazorca, así como las raíces y entrenudos (CIA, 1980)

6.I2.4) Características generales. Las variedades de maíz híbrido, gracias al vigor genético que poseen, son de una productividad excepcional, superior al 70% o más con respecto a las variedades criollas (CIA, 1980).

La planta de maíz puede definirse como un sistema metabólico que produce principalmente almidones y proteínas, mediante órganos especializados. Estos convierten la energía solar en química, que conjuntamente con otros elementos absorbidos del suelo, el aire y el agua, sintetizan, translocan y almacenan los productos elaborados. El sistema, compuesto de hojas, raíces, tallos y frutos (granos), dividen su desarrollo en dos etapas principales; en la primera o vegetativa, se diferencian y crecen los tejidos hasta la exposición de las estructuras florales. Una vez alcanzado este estado, la planta logra fecundar sus estructuras femeninas, comenzando el desarrollo de la mazorca y grano. Esta segunda etapa, coincidente con gran actividad en síntesis, translocación y depósito de productos elaborados, se conoce como ciclo reproductivo (Poey, 1978).

Hanway (1963, 1971); Malaver (1973), hacen una descripción detallada de los estados de desarrollo del maíz desde su germinación hasta su madurez.

6.I3) Conclusión general de los trabajos revisados.

1).- La anatomía especializada de "Kranz" y la actividad de PEP-C, le conceden a la planta C-4 ciertos atributos, tales como: bajo punto de compensación de CO₂, fotorrespiración disminuida, soportar elevadas temperaturas e intensidades de luz. -- que le permiten poseer una mayor eficiencia fotosintética que las plantas C-3. Esta eficiencia es la responsable principal de la alta translocación y de la tasa de crecimiento y productividad elevadas.

2).- Esto ha llevado a realizar estudios específicos con PEP-C, los cuales han proporcionado datos suficientes para considerar que la enzima es en gran parte responsable de los atributos mostrados por las plantas C-4. Además, la presencia de diferentes formas moléculares de esta enzima en las hojas ahiladas y enverdecidas, así como en las hojas de edades diferentes y entre las

plantas C-3, C-4 y MAC, lleva a pensar que su presencia o ausencia, de algún modo podrían estar regulando la fotosíntesis neta en las plantas, y por lo tanto, su rendimiento. Aunque no se descarta que la PEP-C a su vez, este regulada por otras enzimas de no menor importancia.

3).- Los estudios sobre las plantas C-3 y C-4, han mostrado alguna relación positiva entre la actividad de RuDP-C y las altas tasas fotosintéticas. También se ha encontrado esta relación con respecto al peso específico del área foliar.

4).- Con este trabajo se pretende encontrar una correlación semejante entre la actividad de PEP-C en diferentes estadios del desarrollo de la planta del maíz, con el mayor rendimiento del grano, sobre todo, porque no existe suficiente información acerca de esto.

6.I4) Finalidad del trabajo.

Dada la importancia que tiene la PEP-C en las plantas C-4 y a la carencia de información sobre su relación con el rendimiento, se ha planteado este trabajo, con el objeto de relacionar la actividad de PEP-C con la producción de grano (rendimiento) en una variedad de maíz de bajo rendimiento, y la misma variedad, pero mejorada por selección masal, de alto rendimiento.

Para esto se analizarán varios estadios de plántulas y plantas adultas, con el objeto de observar alguna relación entre la PEP-C de las plantas jóvenes y adultas. También se analizarán las plantas adultas bajo temporal y riego con la finalidad de ver sus efectos sobre la actividad de PEP-C.

Si existe una relación directa entre la actividad enzimática de PEP-C y el rendimiento en el grano de maíz, y además, si esta relación se manifiesta tanto en plántulas como en plantas adultas, y de igual modo entre plantas adultas de temporal y riego; sería posible seleccionar plantas de alto rendimiento por su alta actividad de PEP-C desde el estadio de plántula, sin tener que esperar hasta su cosecha. Por otro lado, los tratamientos de luz y temperatura en las plántulas, aunados con los tratamientos de temporal y riego en plantas adultas, permitirían conocer las condiciones óptimas para las actividades de PEP-C, y por lo tanto, del rendimiento; lo cual podría aprovecharse para lograr mayores rendimientos en dichas plantas.

Todo esto traería considerables ahorros económicos y una mayor productividad.

7) MATERIALES Y METODOS

7.1) Aparatos.

Balanza analítica (Mettler H51)
Cámara de ambiente controlado (Sherer 37-14)
Centrífuga refrigerada de alta velocidad (Sorvall RC-5)
Espectrofotómetro (Perkin-Elmer 550)
Estufa de secado (Thelco I7)
Maquina para hacer hielo (Crystal Tips)
Integrador de área foliar (Hayashi Denko AAM-5)
Potenciómetro (Methron Herisau E436)

7.2) Reactivos.

Deshidrogenasa málica (EC. I.I.I.37: de músculo de corazón de pichón) y Ditiotreitól; catálogo "SIGMA". Fosfoenolpiruvato (sal de trisciclohexilamonio); catálogo "MERCK". HEPES; catálogo "ICN Pharmaceuticals". Nicotinamida adenin dinucleótido reducido (NADH); catálogo "EASTMAN". Sephadex G-25; catálogo "Pharmacia Fine Chemical: Uppsala, Suecia". Los demás reactivos que se utilizaron son de grado analítico.

7.3) Ubicación del experimento.

7.3.1) Plántulas. Se germinaron en cámaras de ambiente controlado; como se describe mas adelante.

7.3.2) Plantas adultas. Fueron cultivadas en el campo experimental "Montecillos" perteneciente al Colegio de Postgraduados: Chapingo, Méx., que se localiza cerca del Km 33 de la carretera México-Texcoco. Está situado a los 19°53' latitud norte, 98°53' longitud oeste y a 2245 msnm.

Presenta clima templado húmedo, el más seco de los húmedos según clasificación de Koeppen, modificada por García (1973). - Muestra lluvias de Verano. El Verano es fresco y largo con poca oscilación de la temperatura. Los días se alargan de la Primavera hacia el Verano, y se acortan del Verano hacia el Otoño.

Las lluvias comienzan entre Mayo y Junio. La distribución es irregular y el periodo de sequía ocurre a fines de Septiembre y a principios de Octubre. El promedio anual de precipitación es de 650 mm.

7.4) Condiciones climáticas.

7.4.1) Plántulas. Sus condiciones de cultivo se mencionan -- más adelante.

7.4.2) Plantas adultas. La figura Ia, presenta las condiciones de luz, temperatura, humedad relativa y evaporación presentes durante el desarrollo experimental de las plantas cultivadas bajo riego, y la figura Ib presenta las condiciones para las plantas cultivadas en condiciones de temporal.

7.5) Variedades*

Este trabajo se realizó con dos variedades precoces de maíz (Zea mays L.), la Zacatecas 58 en su forma original (Z.O.) y la Zacatecas 58 después de 12 ciclos de selección masal visual estratificada (Z.I2), originada a partir de la primera.

7.5.1) Origen. La variedad Zacatecas 58 se formó de la colección 58 del Estado de Zacatecas, Méx. Fué seleccionada por su resistencia a la sequía.

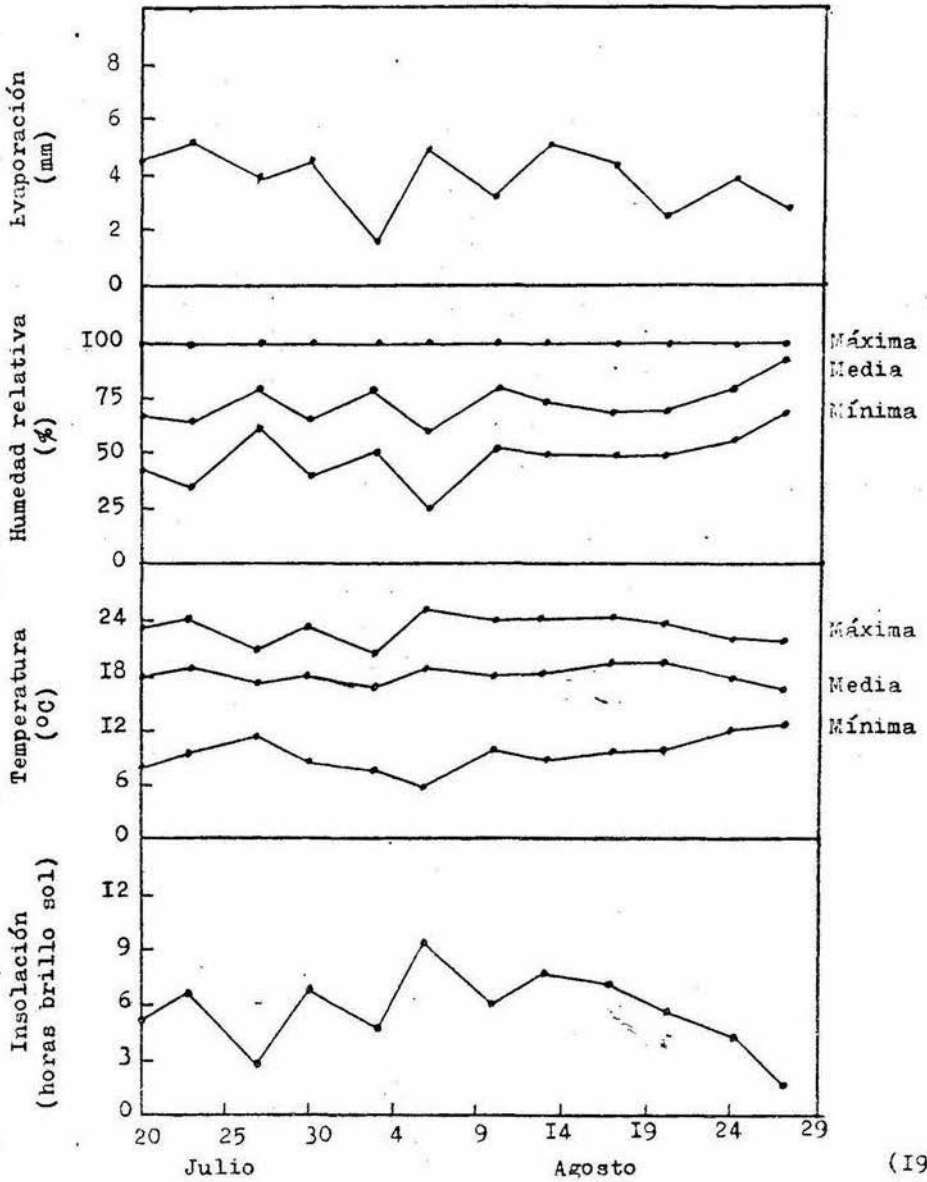
7.5.2) Rendimiento. Las variedades fueron seleccionadas en riego y cultivadas tanto en riego como en temporal. Sus rendimientos se muestran en el cuadro 2.

CUADRO 2. RENDIMIENTOS DE LAS VARIEDADES DE MAIZ EN RIEGO Y TEMPORAL.

<u>VARIEDAD</u>	<u>RENDIMIENTO</u> (g/planta)	<u>AVANCE EN RENDIMIENTO</u> (%)
<u>RIEGO</u>		
Z.O.	66	31
Z.I2	87	
<u>TEMPORAL</u>		
Z.O.	44	34
Z.I2	59	

7.5.3) Genealogía. La variedad Zacatecas 58 pertenece a la raza cónico norteño (mazorca cónica). Son plantas cortas, precoces, con hojas anchas en relación con su longitud, y escasas. La longitud de sus espigas son de intermedias a largas. Sus mazorcas son cortas e intermedias. El número promedio de hileras es 16. El diámetro del pedúnculo es medianamente pequeño. Los granos son angostos, delgados y largos (Wellhausen et al, 1951)

* Las variedades y su descripción fueron proporcionadas por el Dr. José Molina Galán; maestro-investigador del Centro de Genética en el Colegio de Postgraduados; Chapingo, México.



(1981)

FIG. 1a. CONDICIONES CLIMATICAS BAJO LAS CUALES SE DESARROLLARON LAS DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN RIEGO.

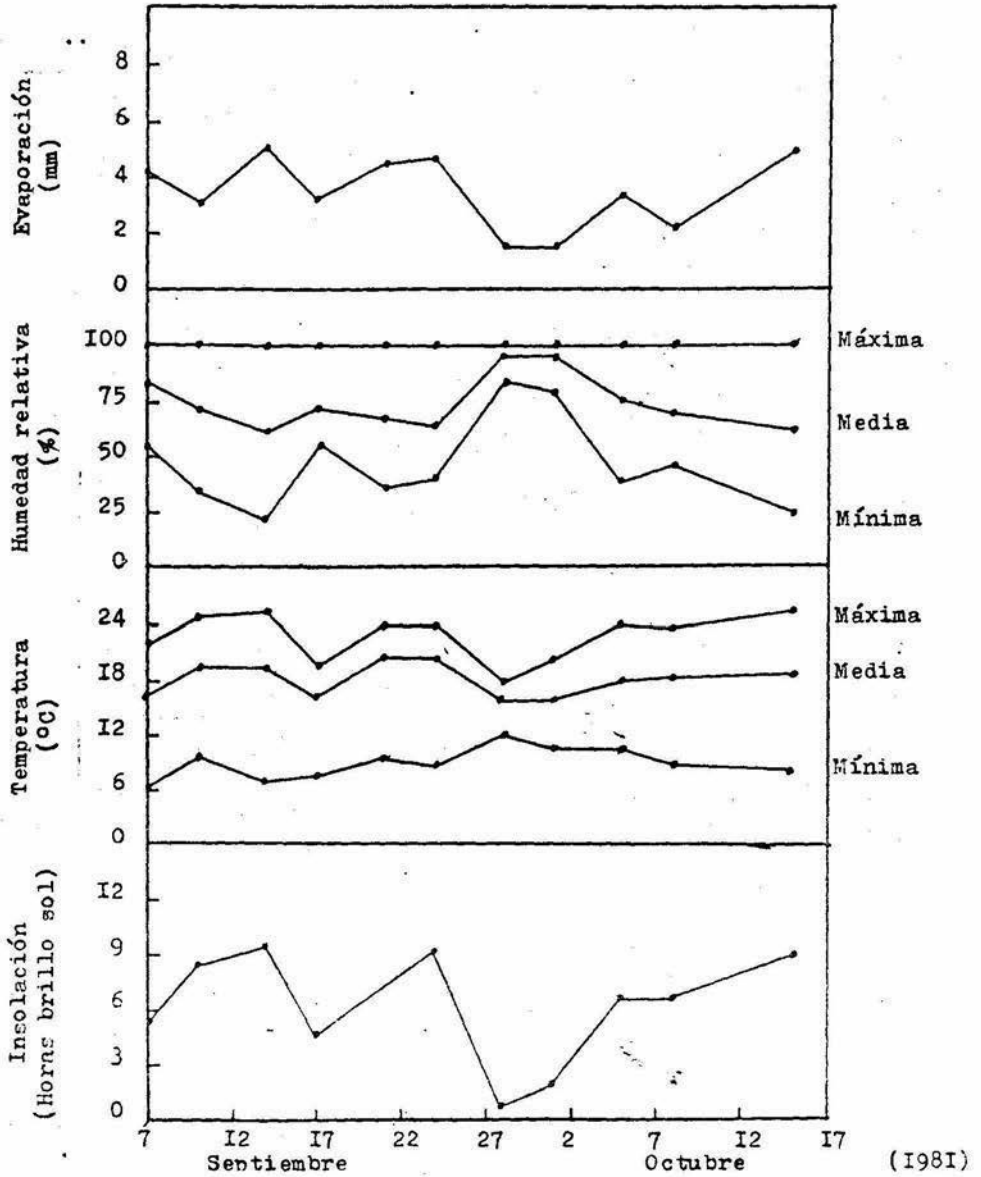


FIG. Ib. CONDICIONES CLIMATICAS BAJO LAS CUALES SE DESARROLLARON LAS DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN TEMPORAL.

En el cuadro 3 se dan las características promedio del cónico norteño.

CUADRO 3. CARACTERISTICAS DEL CONICO NOR-
TEÑO. (Wellhausen et al, 1951)

Altura (cm)	2.0
Precocidad (días)	120.0
Número de hojas	12-13
Ancho de la hoja (cm)	7.9
Longitud de la hoja (cm)	74.6
Longitud de la espiga (cm)	40.3
Longitud de la mazorca (cm)	13.1
Diámetro de la mazorca (cm)	4.6
Número de hileras	16.0
Diámetro del pedúnculo (mm)	11.3
Ancho del grano (mm)	7.3
Espesor del grano (mm)	3.5
Longitud del grano (mm)	14.9
Número de días para la antesis	98.0

7.5.3.1) Distribución. Se distribuye extensamente en el norte del bajío (parte septentrional de los estados de Jalisco, Guanajuato, casi todo Aguascalientes y Queretaro). También se le encuentra en San Luis Potosí, Zacatecas e Hidalgo.

7.5.3.2) Origen. Se originó del cónico de la mesa central, --- siendo modificado por la introducción de plasma germinal del Celaya, o sus precursores; el Tuxtla y el Tabloncillo (Wellhausen et al, 1951).

7.6) Cultivo.

7.6.1) Plántulas. Se sembraron 3 granos de maíz por perforación, dentro de macetas rectangulares de plástico (32 x 26 x 13 cm), conteniendo suelo preparado y estéril (tierra de árbol mezclada con arena lavada de río, en una proporción de 2:1, y fumigada con bromuro de metilo). La profundidad de las perforaciones fueron de 5-7 cm, y la distancia entre una perforación y otra fué de 3 cm. Los granos de maíz se taparon perfectamente con el suelo, y las macetas se colocaron dentro de una cámara de ambiente controlado. Las plántulas fueron regadas diariamente a saturación del suelo (aproximadamente 60%).

7.6.2) Plantas adultas*. Su cultivo se realizó en un terreno de 8000 m².

7.6.2.1) Preparación del terreno. Se efectuó un barbecho profundo. Se hicieron 60 surcos en el suelo bien nivelado de 5.5 m de longitud, y con una distancia entre ellos de 30 cm.

7.6.2.2) Fertilización. Al inicio del cultivo se fertilizó con la fórmula N, P y K (60:60:0 Kg/ha.).

7.6.2.3) Siembra. La siembra se realizó en parcelas, colocando 3 semillas por mata, para aclarar después a una planta por mata. La siembra se hizo el 14 de Mayo de 1981 para el cultivo en riego, y el 3 de Julio de 1981 para el temporal.

7.6.2.4) Labores de cultivo. Se llevaron a cabo dos labores, - la primera a los 20 días después de haber emergido la planta, y la segunda a los 50 días después; durante los cuales se aplicó N, P y K (60:0:0 Kg/ha) y una dosis de herbicida con Hierbanina y Gesarim (2.6 Lt/Kg/ha).

7.7) Tratamientos.

7.7.1) Plántulas. Se utilizaron 4 tratamientos combinados de luz y temperatura (cuadro 4).

CUADRO 4. TRATAMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA A LAS PLANTULAS DE Z.O. Y Z.I2.

TRATAMIENTO	TEMPERATURA (°C)		INTENSIDAD DE LUZ (Microeinsteins/m ² /seg.)
	LUZ	OSCURIDAD	
1	23	13	370
2	23	18	750
3	33	28	750
4	33	28	370

7.7.2) Plantas adultas*. Los tratamientos consistieron en una siembra en riego y otra en temporal. El riego, en el cultivo correspondiente se hizo cada 10 o 15 días, dependiendo de las necesidades del cultivo. Al inicio y después de la floración ya

* El cultivo y tratamiento de las plantas adultas fue realizado por el Ing. Francisco Vázquez Romero, bajo la dirección del Dr. Molina.

no fué necesario regar, por la presencia de las lluvias. El cultivo en temporal se efectuó en pleno ciclo de lluvias y no recibió ningún trato especial de riego.

7.8) Muestreos.

7.8.1) Plántulas. Se muestrearon al azar 8-10 ejemplares de la 2a y 3a hoja en tres etapas diferentes de madurez (cuadro 5)

CUADRO 5. DESCRIPCION DE LAS ETAPAS DE MUESTREO EN PLANTULAS.

ETAPA*	ESTADO DE MADUREZ (hoja con lígula expuesta)
A	2a
B	3a
C	4a

* Las etapas A, B y C corresponden respectivamente a los estadios 0.5, 0.5-1.0 y 1.0, según Hanway (1971), citado por Malaver (1973).

7.8.2) Plantas adultas. Se tomó la hoja superior a la mazorca de 5 plantas al azar, dos veces por semana y desde el inicio de floración hasta inicio de la madurez fisiológica. Estas etapas corresponden a los estadios 5, 6, 7 y 8, según Hanway (1971) citado por Malaver (1973). Las etapas mencionadas están relacionadas con el llenado del grano.

7.9) Datos obtenidos.

De la superficie de la hoja correspondiente a un g de peso fresco, se obtuvo el área foliar, el % de humedad, el contenido de clorofila, proteína y actividad enzimática de la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-C).

7.9.1) Área foliar. Se midió en el integrador de área foliar

7.9.2) % de humedad. En una caja de aluminio para determinación de humedad se colocó un g de peso fresco y se metió en la estufa de secado a 70°C hasta peso constante. El % de humedad se obtuvo restando el peso seco a 1.0 y multiplicándolo por 100 (% de humedad = $1.0 - \text{peso seco} \times 100$).

7.9.3) Clorofila. Se cuantificó según Arnon (1949). Se tomó una alícuota de 0.2 ml del extracto vegetal y se llevó a acetona al 80%, se centrifugó a 6,000 rpm durante 10' y el sobrenadante se leyó en el espectrofotómetro a 652 nm.

7.9.4) Proteína. Se usó el método de Lowry et al (1951). Se tomó una alícuota de 0.1 ml del extracto original y se precipitó con 0.1 ml de TCA al 20%. Se centrifugó a 6,000 rpm 30' y el precipitado se disolvió en NaOH 0.1N para leer en el espectrofotómetro a 500 nm.

7.9.5) Extracción de PEP-C. Toda la extracción se hizo entre 0-4°C. Cuando fue necesario, el material se transportó en recipientes con hielo. La filtración se realizó en cuarto frío así como la extracción de la clorofila en tubos perfectamente protegidos de la luz. El tiempo aproximado de extracción fue de una hora (Fig. 2).

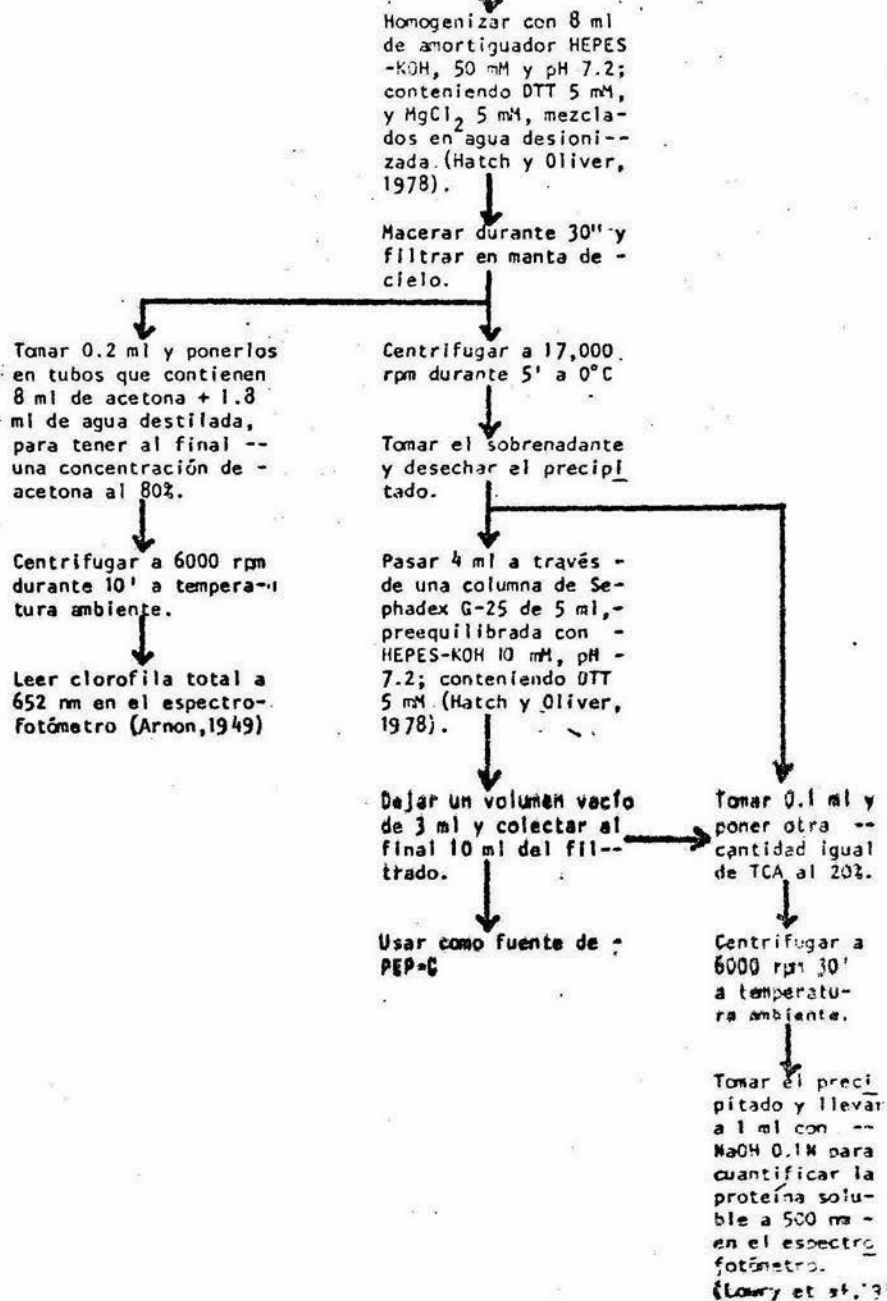
FIGURA 2. ESQUEMA DEL PROCEDIMIENTO DE EXTRACCION DE LA PEP-C.

1.0 g de mezcla de tejido vegetal (hojas de 10 plántulas o de 5 plantas adultas).

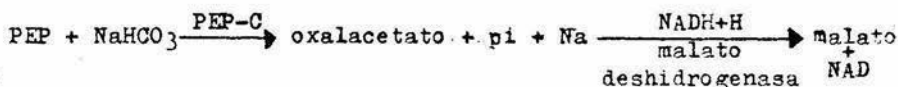
Medición de área foliar y corte del tejido vegetal en pedacitos de 3-5 mm², colocándolos en un mortero preenfriado.

Congelar en N₂ líquido y macerar por 1'.

-continúa-



7.9.6) Ensayo enzimático de PEP-C. La PEP-C se ensayó espectrofotométricamente en un ensayo enzimático acoplado, midiendo la oxidación del NADH (por la malato deshidrogenasa), por decremento en la extinción a 340 nm (Donkin y Martin, 1980).



Los ensayos fueron conducidos a 25°C. Se usaron dos celdas de cuarzo de 1 cm³, la testigo y la de reacción. Cada celda contenía en un volumen final de 1 ml de los siguientes reactivos (Hatch y Oliver, 1978); 240 microlitros de mezcla de reacción (TRICIN-KOH 25 mM, pH 8.3; MgSO₄ 5 mM y NaHCO₃ 5 mM), 100 microlitros de DTT 4 mM, 10 microlitros de deshidrogenasa mállica (2 unidades), 30 microlitros de extracto vegetal, 100 microlitros de NADH 0.2 mM (este solo se agrega a la celda de reacción, --- mientras que a la celda testigo se le substituye con 100 microlitros de agua desionizada). Desde el momento en que el NADH se adicionó, se obtuvo la lectura inicial de cero. La reacción se inició con 100 microlitros de fosfoenolpiruvato (PEP) 2.5 mM. - El volumen final se completó con agua desionizada. Las lecturas se llevaron a cabo cada minuto durante 5' (tiempo en el cual, - la actividad enzimática fué lineal). Los ensayos se hicieron -- por cuadruplicado, utilizando 50, 100, 150 y 200 microlitros de extracto vegetal de las plántulas, y 30, 60, 90 y 120 microlitros de las plantas adultas.

Antes de usarse, todos los reactivos se mantuvieron a 4°C, excepto NADH, PEP y el agua desionizada, los cuales se mantuvieron a 25°C. Las dos celdas se incubaron durante 3' a 25°C con todos los reactivos, excepto el PEP, que se adicionó al final de la incubación para iniciar la reacción.

Todos los reactivos se renovaban cada semana. El DTT y PEP, se preparaban en el momento del ensayo enzimático. La mezcla de reacción también se preparaba en el momento del ensayo..

La unidad enzimática se definió como aquella cantidad que transforma 1.0 micromol de sustrato por minuto bajo las condiciones descritas (IU = 1 μmol de subst./min) y los cálculos se hicieron según (Segel, 1976).

7.10) Análisis estadístico.

Se hizo el análisis de varianza de todos los datos obtenidos y su comparación entre las dos variedades de maíz (Z.0. y Z.12). En caso de diferencias significativas, se utilizó la --- prueba de rango múltiple de Duncan, para establecer los rangos.

8)

RESULTADOS Y DISCUSION

8.1) Germinación de las semillas. Durante la germinación de las semillas en las cámaras de ambiente controlado, se encontraron diferencias en cuanto a los días de exposición de las hojas. Las dos variedades expusieron sus hojas en menos tiempo durante los tratamientos 3 y 4 (cuadro 6). Se observó que los días de exposición de las hojas hasta la etapa A, y de la etapa B a la C fueron los más largos, mientras que de A-B, los más cortos. Esto podría indicar que el parámetro físico que más afecto en la exposición de las hojas del maíz de ambas variedades (Z.O. y Z.I2) fué la temperatura, y en menos proporción la luz. Aunque no se puede asegurar completamente esto, ya que los datos presentados en el cuadro 6 no tienen diferencias significativas entre los tratamientos.

CUADRO 6. DIAS PROMEDIOS A LA EXPOSICION DE LA SEGUNDA, TERCERA Y CUARTA HOJA DE LAS PLANTULAS DE MAIZ Z.O. Y Z.I2 EN LA ETAPA INDICADA Y A DIFERENTES TRATAMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA.

ETAPA	TRATAMIENTO*			
	1	2	3	4
A	18	16	10	12
B	25	21	14	16
C	33	27	21	22

* Cada valor es el promedio de las dos variedades juntas (Z.O. y Z.I2).

8.2) Plántulas.

8.2.1) Actividades enzimáticas. Las actividades de PEP-C presentadas en las figuras 3-10, tendieron a decrecer durante la madurez de la 2a y 3a hoja (etapas A, B y C) en las dos variedades de maíz (Z.O. y Z.I2), y durante los cuatro tratamientos de luz y temperatura. Se encontraron diferencias en la velocidad con que se reduce esta actividad enzimática en los cuatro tratamientos.

De la etapa A-B, las hojas de ambas variedades de maíz redujeron su actividad en PEP-C entre 50-70% en el tratamiento I (Fig. 3 y 4), mientras que la disminución fué menor, entre 20 a

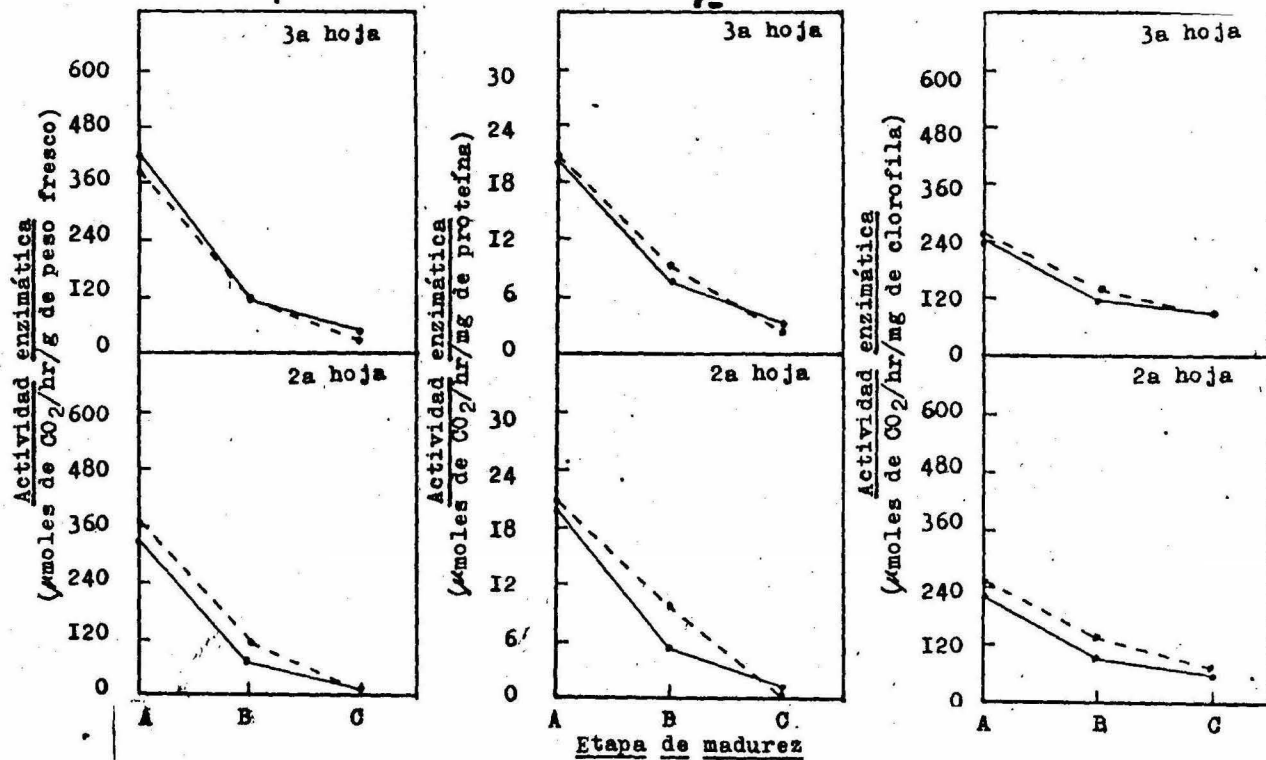


FIG. 3. TRATAMIENTO I. ACTIVIDAD DE LA PEP-C EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN -- PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO. LA ACTIVIDAD ESTA EXPRESADA POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA.

Zacatecas 58 original _____
 Zacatecas 58 mejorada - - - - -

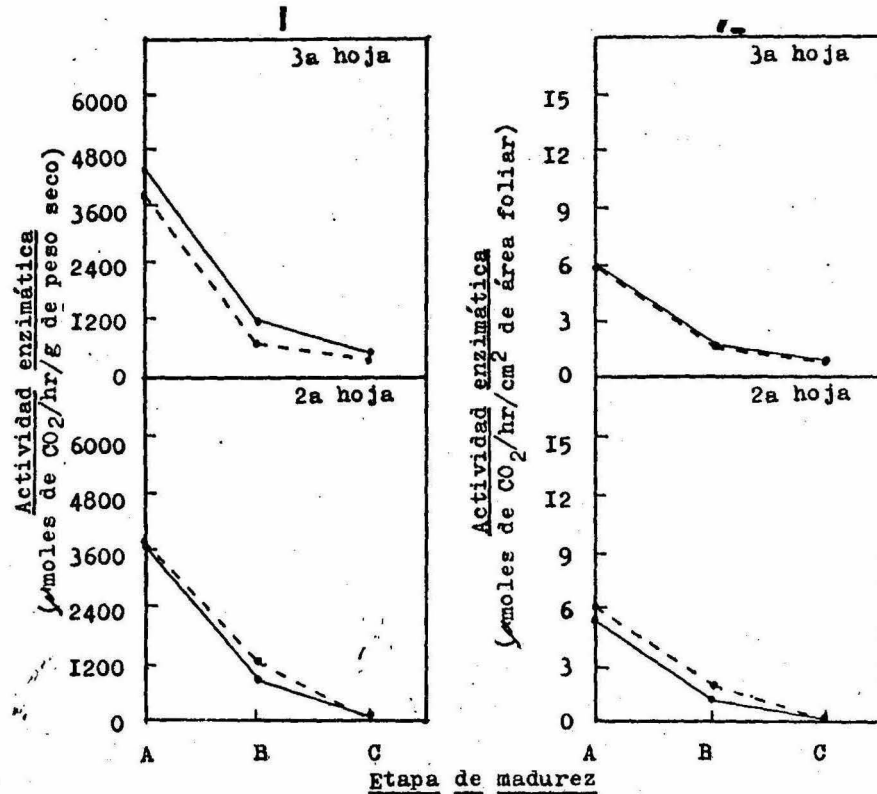


FIG. 4. TRATAMIENTO I. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

Zacatecas 58 original _____
 Zacatecas 58 mejorada - - - - -

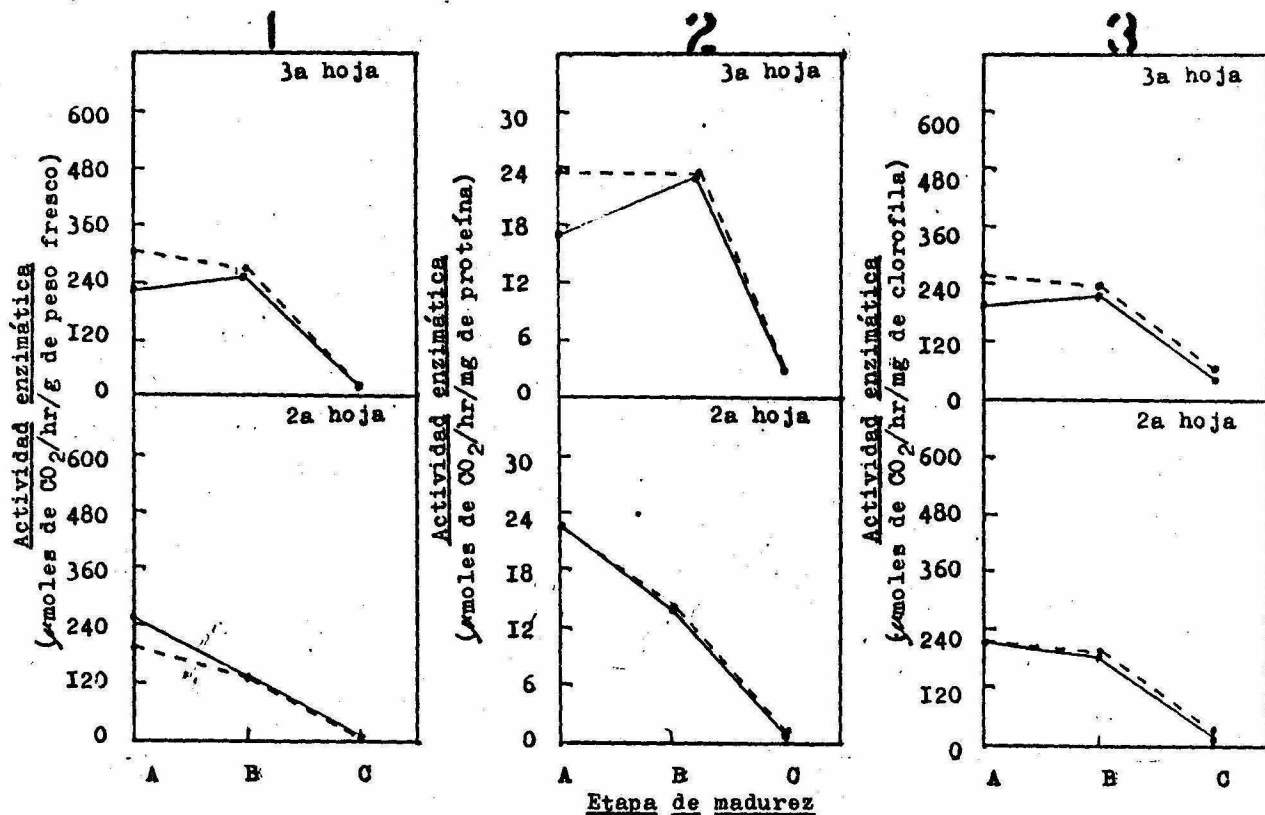


FIG. 5. TRATAMIENTO 2. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

Zacatecas 58 original ———
Zacatecas 58 mejorada - - - - -

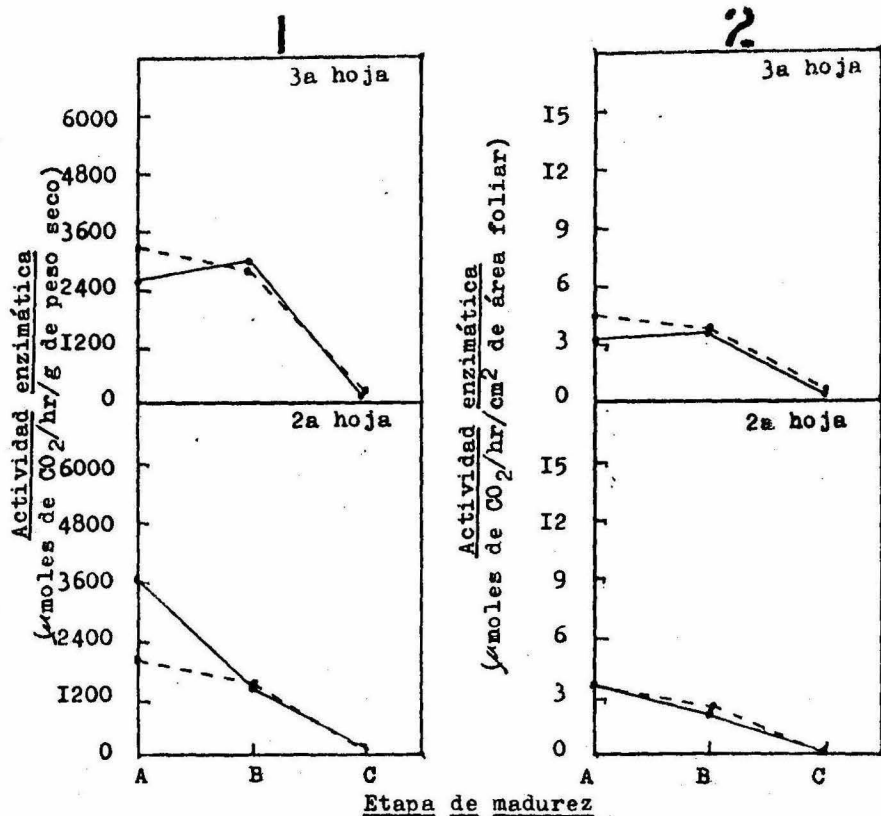


FIG. 6. TRATAMIENTO 2. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

Zacatecas 58 original ———
 Zacatecas 58 mejorada - - - - -

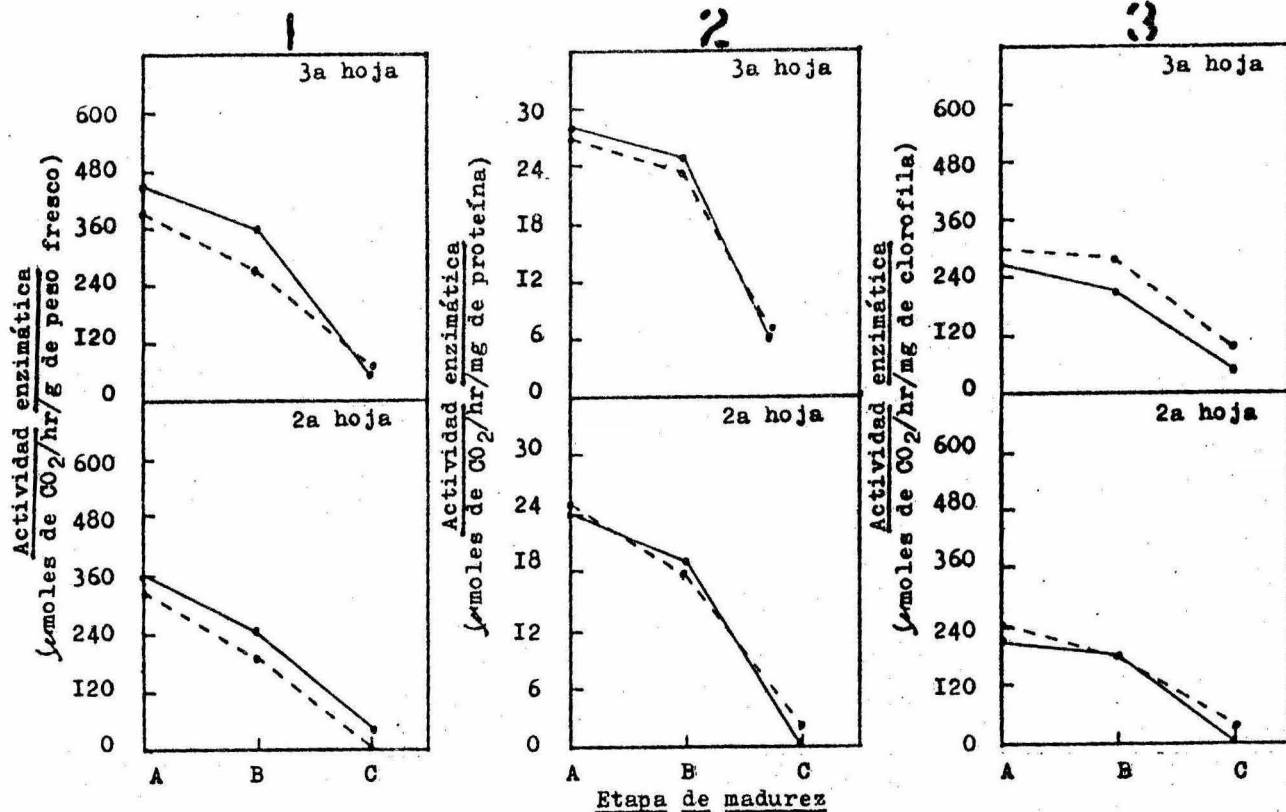


FIG. 7. TRATAMIENTO 3. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

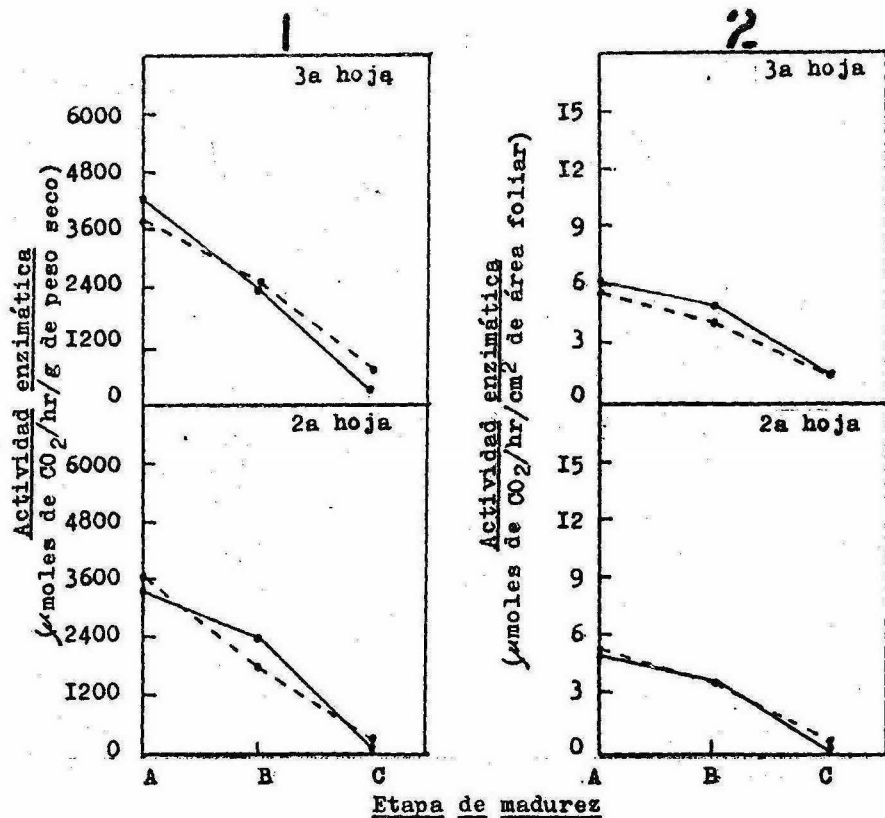


FIG. 8. TRATAMIENTO 3. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

Zacatecas 58 original _____
 Zacatecas 58 mejorada -----

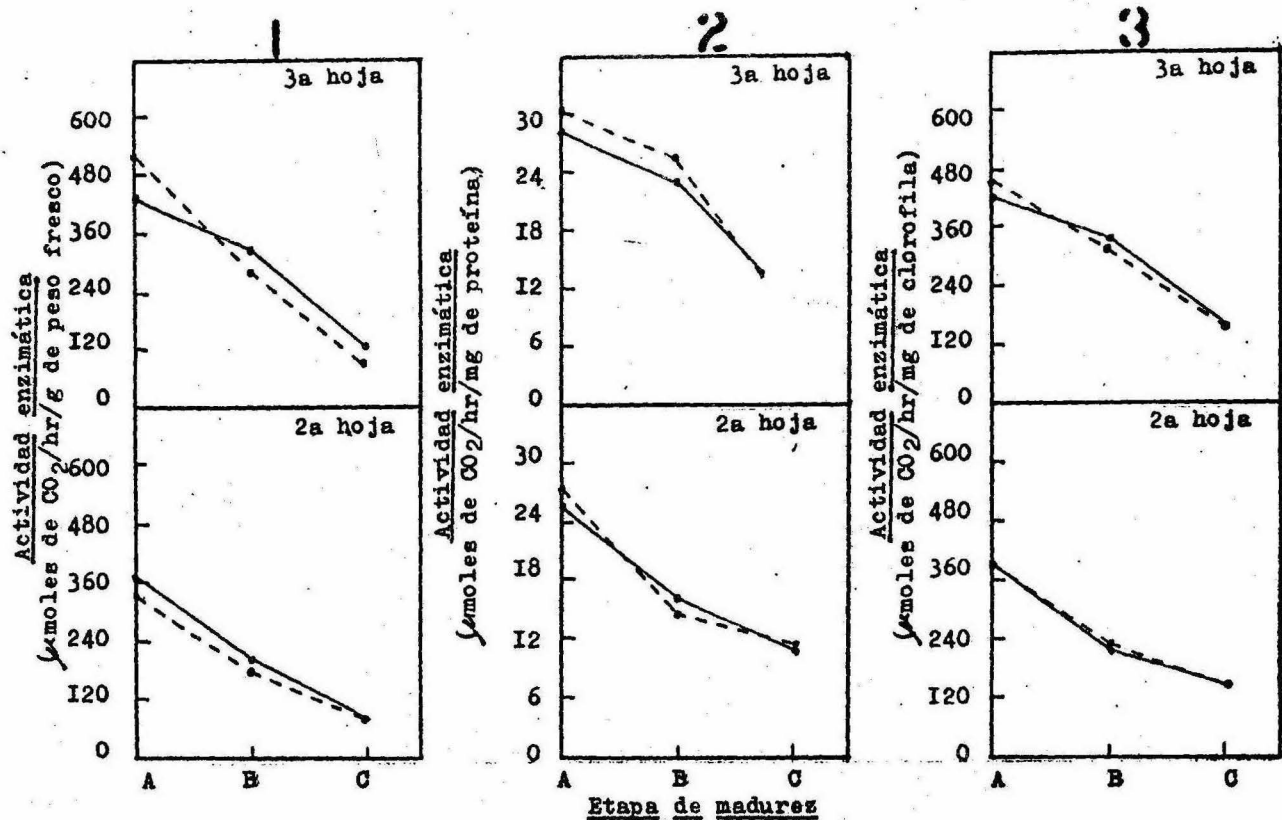


FIG. 9. TRATAMIENTO 4. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, EN LA ETAPA Y HOJAS INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

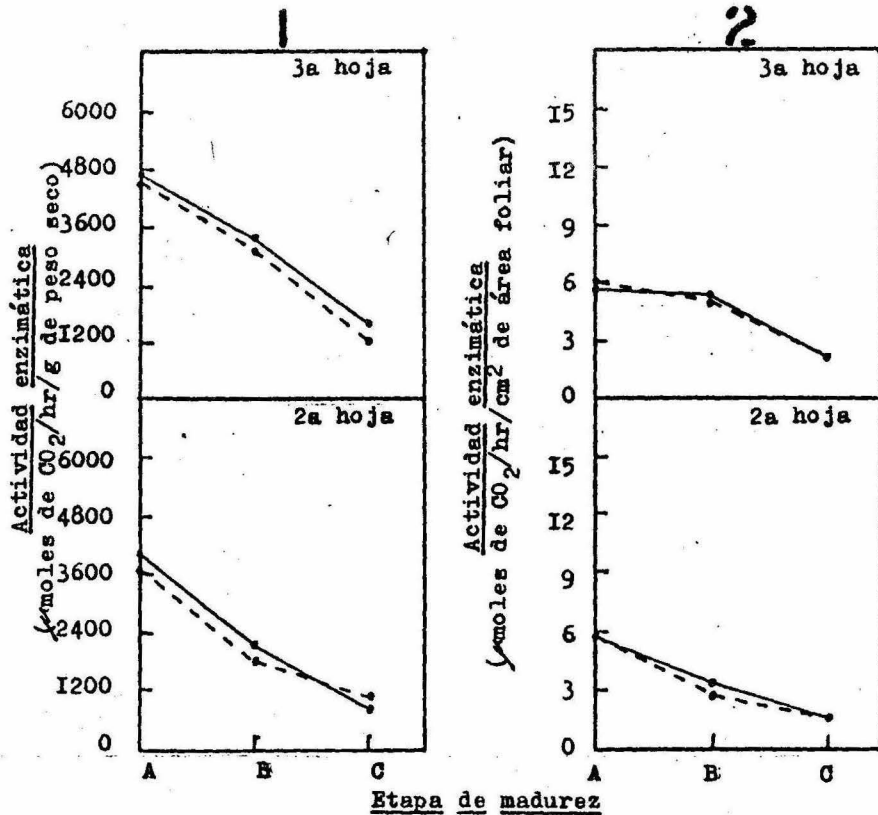
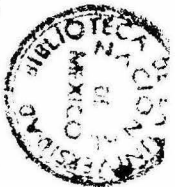


FIG. 10. TRATAMIENTO 4. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, EN LA ETAPA Y HOJA INDICADAS, EN PLANTULAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN CAMARA DE AMBIENTE CONTROLADO.

Zacatecas 58 original ———
 Zacatecas 58 mejorada - - - - -



50% en los demás tratamientos (Fig. 5-10). El descenso enzimático de la etapa B-C fué menos marcado (15-20%) en el tratamiento I (Fig. 3 y 4), y entre 40-70% en los tratamientos restantes -- (Fig. 5-10).

La actividad enzimática expresada por peso fresco (Fig. 5.1) en la 3a hoja de la variedad Z.O. incrementó de la etapa A-B para decrecer de B-C. Y las mayores actividades se encontraron en los tratamientos 3 y 4 (Fig. 7.1 y 9.1). Aunque en el tratamiento 3 (Fig. 7.1) y en la etapa A del tratamiento 2 (Fig. 5.1) de las dos hojas, se observaron diferencias entre las dos variedades; en general, estadísticamente no se encontraron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2 (Fig. 3.1, 5.1, 7.1 y 9.1), pero sí entre 2a y 3a hoja de las etapas A y B, en los tratamientos 2, 3 y 4 (Fig. 5.1, 7.1 y 9.1, respectivamente), con una mayor actividad para la 3a hoja en las dos variedades.

En cuanto a las actividades enzimáticas expresadas por contenido de proteína, clorofila, peso seco y área foliar durante el tratamiento 2 (Fig. 5.2, 5.3, 6.1 y 6.2), también en 3a hoja de Z.O., la actividad incremento de A-B y luego decreció de B-C. Se encontraron diferencias significativas entre la 2a y 3a hoja de la Etapa B en las actividades enzimáticas dadas por contenido de proteína y peso seco (Fig. 5.2 y 6.1).

En el tratamiento 3 se encontró que la actividad por contenido de proteína (Fig. 7.2) en la etapa B, fué mayor significativamente en la 3a hoja que en la 2a de ambas variedades, mientras que por contenido de clorofila (Fig. 7.3), la 3a hoja fué mayor en la misma etapa pero solo en Z.I2.

Durante el tratamiento 4, todas las actividades en función de proteína, clorofila, peso seco y área foliar (Fig. 9.2, 9.3, 10.1 y 10.2) presentaron en la etapa B mayores actividades en la 3a hoja de Z.O. y Z.I2. En ninguno de los tratamientos se encontraron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2.

Se observó que en todas las actividades, la etapa B, fué en donde se encontraron las mayores diferencias entre Z.O. y Z.I2, así como entre 2a y 3a hoja; sobre todo en las actividades expresadas por peso fresco, proteína y clorofila. También se encontró, que los tratamientos 3 y 4 fueron los que más influyeron sobre las actividades mencionadas. Sus contenidos promedios en estos tratamientos se muestran en el cuadro 7, en el cual se observa que el tratamiento 4 fué el que presentó los mayores valores en las actividades, lo que corrobora lo antes dicho, de que la temperatura fué el parámetro físico que más influyó en los patrones mostrados por las variedades Z.O. y Z.I2 durante los tratamientos.

CUADRO 7. ACTIVIDADES PROMEDIO DE LA PEP-C EN LOS TRATAMIENTOS 3 y 4.

ACTIVIDADES ENZIMATICAS	TRATAMIENTO*	
	3	4
micromoles de CO ₂ /hr/g de peso fresco	229.09	253.36
micromoles de CO ₂ /hr/mg de proteína	17.29	20.13
micromoles de CO ₂ /hr/mg de clorofila	174.73	283.63
micromoles de CO ₂ /hr/g de peso seco	2131.00	2693.00
micromoles de CO ₂ /hr/cm ² de área foliar	3.47	4.01

* Cada valor es el promedio de la 2a y 3a hoja de las dos variedades de maíz (Z.O. y Z.I2).

8.2.2) Contenidos fisiológicos. En los cuadros 8-15 se muestran los contenidos de parámetros fisiológicos estudiados durante el experimento. Los contenidos de humedad y área foliar (cuadros 8-15) sufrieron poca variación durante la maduración (etapas A, B y C) de la 2a y 3a hoja de Z.O. y Z.I2 en los cuatro tratamientos y no mostraron diferencias significativas entre las dos variedades, ni entre la 2a y 3a hoja. Sus contenidos promedios en los cuatro tratamientos fueron 90.05% y 61.98 cm²/g de peso fresco, respectivamente.

En general, los contenidos de proteína y clorofila expresada por peso fresco y área foliar (cuadros 8-15) disminuyeron con la edad de la 2a y 3a hoja en ambas variedades, en forma pa recida a las actividades enzimáticas.

Durante los cuatro tratamientos, se observó que la clorofila en sus dos expresiones (por peso fresco y por área foliar) exhibió mayores cambios que la proteína, la cual más o menos tuvo un patrón constante durante estos tratamientos, excepto en la etapa A del tratamiento 2 (cuadro 10), donde presentó menor contenido; así como en las etapas A y C del tratamiento 1 (cuadro 8), donde exhibió los mayores contenidos respecto a los tres tratamientos restantes. Esto último nos permite ver que el tratamiento 1 impidió la utilización de la proteína, por las bajas intensidades de luz y temperatura, mientras que en los otros tratamientos existió una ligera reducción de su contenido, propio de las actividades existentes. En los tratamientos 3 y 4 (cuadros 12 y 14) se hallaron las mayores reducciones en el contenido de proteína de la etapa B-C que de A-B. En el tratamiento 2 (cuadro 10), la reducción fué más o menos similar en las tres etapas (A, B y C). Pero en el tratamiento 4 (cuadro 14) el mayor descenso se obtuvo de A-B y muy leve de B-C. No se encontraron diferencias significativas entre la 2a y 3a hoja de las

CUADRO 8. TRATAMIENTO I. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS - 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA	PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)		
	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	
A	a	16.418	18.197	1.4608	1.4608	59.200	64.010
	b	20.113	18.060	1.6173	1.4999	71.240	64.800
B	a	14.639	12.450	0.8217	0.8739	58.330	59.880
	b	15.050	12.587	0.9650	0.8739	63.720	64.740
C	a	14.092	12.250	0.3130	0.1304	56.450	50.800
	b	14.229	13.681	0.4826	0.4043	62.520	52.050

a = 2a hoja

b = 3a hoja

15

-CUADRO 9. TRATAMIENTO I. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ -
 (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 -
 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.12), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CA-
 MARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA		HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
		Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12
A	a	91.560	90.640	0.0246	0.0228
	b	90.630	90.010	0.0227	0.0231
B	a	90.650	90.860	0.0140	0.0145
	b	90.210	90.000	0.0151	0.0134
C	a	87.990	86.800	0.0055	0.0025
	b	88.720	88.370	0.0077	0.0077

a = 2a hoja b = 3a hoja

CUADRO 10. TRATAMIENTO 2. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS - 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA	PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)		
	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	
A	a	11.492	11.109	1.2130	0.9130	68.560	54.410
	b	13.331	12.641	1.1347	1.1739	65.000	66.000
B	a	9.576	9.576	0.7173	0.7043	64.270	57.770
	b	11.109	11.492	1.1739	1.1478	70.680	67.320
C	a	7.660	8.810	0.4826	0.3000	57.540	54.710
	b	8.427	9.959	0.5999	0.5608	70.360	65.220

a = 2a hoja b = 3a hoja

CUADRO II. TRATAMIENTO 2. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ - (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 - "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.12), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA		HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
		Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12
A	a	92.950	90.710	0.0176	0.0167
	b	91.320	91.130	0.0174	0.0177
B	a	90.950	91.570	0.0111	0.0121
	b	91.470	90.490	0.0166	0.0170
C	a	89.600	88.900	0.0083	0.0054
	b	87.930	87.350	0.0085	0.0085

a = 2a hoja b = 3a hoja

CUADRO 12. TRATAMIENTO 3. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS - 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA	PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)		
	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	
A	a	14.776	12.997	1.6695	1.3173	69.640	58.770
	b	15.734	14.776	1.6434	1.3304	72.130	69.360
B	a	13.134	10.397	1.3826	1.0565	66.280	52.550
	b	14.229	11.902	1.6173	0.9652	68.370	67.010
C	a	7.560	7.660	0.7826	0.4565	57.580	48.520
	b	8.044	8.810	1.0173	0.6652	62.190	66.600

a = 2a hoja

b = 3a hoja

CUADRO 13. TRATAMIENTO 3. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ - (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 - "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA		HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
		Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2
A	a	89.470	90.930	0.0239	0.0224
	b	89.190	89.600	0.0227	0.0191
B	a	89.550	89.510	0.0208	0.0201
	b	89.000	88.960	0.0236	0.0144
C	a	87.900	92.28	0.0135	0.0094
	b	88.450	90.950	0.0163	0.0099

a = 2a hoja

b = 3a hoja

CUADRO I4. TRATAMIENTO 4. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO EN PLANTULAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA		PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)	
		Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2
A	a	14.913	12.313	0.9652	0.8739	65.760	60.230
	b	15.050	16.555	1.0173	1.1217	76.700	76.320
B	a	12.313	10.260	0.9130	0.7173	59.860	54.000
	b	13.955	11.081	0.9782	0.8739	59.180	55.000
C	a	7.387	6.976	0.5608	0.5217	54.000	58.070
	b	9.576	9.166	0.7690	0.6391	58.660	48.870

a = 2a hoja

b = 3a hoja

CUADRO 15. TRATAMIENTO 4. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN PLANTULAS DE MAIZ - (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 - "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), SEGUN LA HOJA Y ETAPA, CULTIVADAS EN CAMARAS DE AMBIENTE CONTROLADO.

ETAPA		HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
		Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12
A	a	90.530	91.090	0.0146	0.0145
	b	90.670	88.920	0.0132	0.0146
B	a	90.850	91.370	0.0152	0.0132
	b	90.170	90.810	0.0165	0.0158
C	a	90.700	92.670	0.0103	0.0089
	b	91.650	91.130	0.0131	0.0130

a = 2a hoja b = 3a hoja

dos variedades de maíz y el contenido de proteína fué mayor en el tratamiento I (cuadro 8), cuyo promedio en las tres etapas fué de 14.47 mg/g de peso fresco.

Los comportamientos de las clorofilas (por peso fresco y -- por área foliar) fueron las más afectadas por los tratamientos. Las dos se comportaron más o menos en forma similar. La mayor reducción en el contenido de clorofila se observó en la etapa B-C que de A-B durante los cuatro tratamientos (cuadros 8-15). No se hallaron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2, ni entre la 2a y 3a hoja. Los mayores contenidos se encontraron en el tratamiento 3 (cuadros I2 y I3), donde en promedio, la clorofila por peso fresco (cuadro I2) presentó 1.16 mg/g de peso fresco, y el contenido de clorofila por área foliar fué de --- 0.0018mg/cm² de área foliar.

En los contenidos fisiológicos no fué tan palpable el efecto de los tratamientos de luz y temperatura como lo fué en las actividades enzimáticas, exépto para los contenidos de clorofila anteriormente descritos.

Los contenidos de proteína y clorofila, tuvieron una relación casi directa con las actividades enzimáticas (Fig. 3-10).

En forma general no existieron diferencias significativas entre las dos variedades de maíz en este análisis efectuado por unidad de peso de tejido.

Los tratamientos que produjeron mayores cambios en las actividades enzimáticas (Fig. 3-10) y en menor grado en los contenidos fisiológicos (cuadros 8-15) fueron el 3 y 4, que correspondieron a luz alta-temperatura alta (LA-TA) y luz baja-temperatura alta (LB-TA), sugiriendo que el efecto de la temperatura fué mayor que el de la luz, y esto concuerda con los resultados del cuadro 6, en donde las dos variedades expusieron sus hojas en menos tiempo durante estos tratamientos que en los otros. Lo anterior no puede ser concluyente, dado que el rango entre una intensidad de luz y otra (370 Microeinsteins/m²/seg-750 Microeinsteins/m²/seg) no fué muy grande si lo comparamos con las intensidades solares, y sobre todo, por el hecho de que las plantas C-4, como el maíz, requieren muy altas intensidades de luz para saturarse (cercanas a las intensidades dadas a pleno sol). En el caso de la temperatura, el rango entre una y otra fué de 10°C que es lo suficientemente grande como para explicar su efecto durante los tratamientos, puesto que estos rangos se dan con mucha frecuencia en la naturaleza.

Los efectos de luz (Hatch, et al, 1969; Hatch et al, 1967; - Björkman y Berry, 1973) y de temperatura (Björkman y Berry, 1973)

aumentan la actividad enzimática en plantas C-4 y por lo tanto, sus contenidos fisiológicos. Kobayashi, et al (1980), mostraron que la luz puede jugar un papel dual en la activación de PEP-C; como una fuerza energética a través de los fotosistemas a altas intensidades, y como una señal, mediada por fitocromo a bajas intensidades de luz.

Seguendo los contenidos fisiológicos (Cuadros 8-15) y las actividades enzimáticas (Fig. 3-10), encontramos sus tendencias a disminuir con la edad de las hojas (etapas A, B y C), e excepción de la humedad. Los patrones enzimáticos fueron semejantes a los reportados por Crespo, et al (1979) en hojas de maíz. Kennedy (1976), reportó que los contenidos de clorofila y proteína disminuyeron con la edad de la hoja en Portulaca oleracea -- (planta C-4), lo cual paralela con los resultados hallados aquí en el maíz.

La 3a hoja presenta ligeramente mayores contenidos fisiológicos que la 2a, lo mismo que en sus actividades respectivas -- (cuadros 8-15 y Fig. 3-10 respectivamente). También Crespo, et al (1979), reportaron que las actividades de PEP-C, así como la fotosíntesis neta en maíz, son mayores en la 3a hoja que en la 2a.

Constable, et al (1980), no encontraron diferencias en fotosíntesis neta de acuerdo a la posición de la hoja en plantas de algodón (plantas C-3), y Kennedy (1976) reportó los mismos resultados con respecto al contenido de clorofila.

Es de notarse que durante cada uno de los tratamientos, las diferencias existentes entre una hoja y otra, así como entre -- una variedad y otra, se hicieron más notables en la etapa B, y en menor grado en la etapa A. Esto parece indicar que la etapa B es más receptiva a los tratamientos que la A. En la etapa C no se observaron efectos de los tratamientos porque es una etapa de senectud. La etapa A quizás no fué tan receptiva como la B, porque se encontraba al final de la etapa juvenil o en plena madurez, mientras que la B, se hallaba en una transición entre madura y senescente. Por nuestros resultados se puede pensar, aunque no aseverar por el poco material existente, que las etapas -- de transición entre una etapa y otra (de juvenil a madura, y de madura a senescente) podrían ser las más sensibles a los cambios físicos.

El hecho de pensar en que las etapas analizadas de las plántulas corresponden a la madurez y senectud (etapas A-B y B-C, -- respectivamente), se debe principalmente a que tanto las actividades como los contenidos fisiológicos comenzaron a disminuir -- con la edad de la hoja (cuadros 8-15 y Fig. 3-10), lo que coincide con los estados estudiados por Kennedy (1976). Por otro la

do esta idea está corroborada con el trabajo de Lavergne, et al (1979), quienes hallaron que los contenidos de proteína, clorofila y área foliar incrementaron durante la maduración de la 4a hoja de Pennisetum (a los 21, 28 y 35 días) y mencionan que este incremento a un máximo y posteriormente su disminución podrían permitir definir los tres estados fisiológicos principales en las hojas (joven, madura y senescente).

En lo que respecta a las dos variedades de maíz estudiadas, no se encontraron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2 en ninguno de los parámetros estudiados (cuadros 8-15 y Fig. 3-10), excepto en la actividad enzimática expresada por contenido de clorofila. Si comparamos estos resultados con los rendimientos de las variedades, en los cuales es mayor para Z.I2 con un avance de 32.5% con respecto a Z.O. (cuadro 2), encontraremos que no hay relación entre rendimiento y actividad de PEP-C. Pero dado que solamente hubo cuatro repeticiones en cada experimento, tal vez aumentando este número podríamos encontrar dicha relación, puesto que se observa una tendencia consistente de mayor actividad de PEP-C en Z.I2 que en Z.O., aunque no lo suficientemente significativa.

Los estudios de Lavergne, et al (1979) con Pennisetum molle-ssimum y americanum, reportaron que en la primera especie se observó una mayor carboxilación que en la segunda, dando como resultado mayores contenidos de proteína, clorofila y actividades enzimáticas, excepto PEP-C, por lo que discutieron que el mayor grado de carboxilación no puede atribuirse a la PEP-C, sino a la enzima que regule los pasos subsecuentes en la asimilación fotosintética de CO₂. Por otra parte, Zelitch (1975) reportó pocas diferencias en la tasa fotosintética entre las hojas de tabaco (planta C-3) y las del maíz (planta C-4), indicando que la fotosíntesis C-3 o C-4 no es responsable de las diferencias entre las plantas C-3 y C-4; lo cual tiene cierta consistencia con los resultados encontrados aquí, en que parece no haber una relación clara entre la actividad de PEP-C y el mayor rendimiento en el grano de Z.I2.

Existen reportes en donde se trata de explicar el motivo por el cual la hoja reduce su fotosíntesis a partir de la madurez hasta la senescencia. Kennedy (1976), encontró que durante el envejecimiento de la hoja en Portulaca oleracea (planta C-4) disminuyó la PEP-C y aumentó la RuDP-C, lo que ocasionó una mayor fotorrespiración en las hojas senescentes, exhibiendo un patrón típico de plantas C-3; mientras que las hojas jóvenes y maduras presentaron el patrón C-4. Crespo, et al (1979) corroboraron estos hallazgos y encontraron además que la PEP-C fue mayor

en las hojas superiores que la RuDP-C, la cual fué mayor en las hojas inferiores; por lo que concluyeron que las características de planta C-4 están controladas por la posición y edad de la hoja.

Existe una relación entre las actividades enzimáticas y los contenidos de clorofila y proteína en las hojas. Hatch, et al (1969), describieron un aumento paralelo entre la síntesis de clorofila y la actividad de PEP-C durante los tratamientos diferentes de luz en caña de azúcar. La misma relación fué reportada para hojas ahiladas de caña de azúcar (Goatly, 1975) y de maíz (Kobayashi, et al, 1980; Hayakawa, et al, 1981). Estos últimos autores encontraron un pequeño incremento en la cantidad de proteína no proporcional al aumento en la actividad de PEP-C; y demostraron que el incremento en PEP-C se debe principalmente a síntesis de novo. Gifford y Evans (1981), mencionaron que no existe relación entre el contenido de clorofila y la fotosíntesis, ni con la variación en la reacción de Hill o la fotofosforilación.

Esto significa que el papel principal de la clorofila es de proporcionar energía suficiente para la activación enzimática a elevadas intensidades de luz; pero bajas intensidades, el papel principal lo lleva el fitocromo (Kobayashi, et al, 1980), permitiendo de esta manera leves aumentos de PEP-C bajo estas condiciones, independientemente del fotosistema y la clorofila.

Si bien, no se apreció un incremento proporcional de las actividades enzimáticas con el contenido de proteína, esto se puede explicar por el bajo contenido de la PEP-C en la proteína soluble, que es tan sólo de 14% (Hayakawa, et al, 1981).

8.3) Plantas adultas.

8.3.I) Plantas cultivadas bajo riego. Se hicieron las colectas de hojas en plantas adultas desde el día (0) hasta los (38) días de desarrollo de la planta después de la floración (DDF), como se indica en materiales y métodos. En los homogenados de dichas hojas se determinó la actividad de PEP-C.

8.3.I.I) Actividades enzimáticas. Los resultados contenidos en las figuras II y I2, muestran que las dos variedades de maíz presentaron dos valores mínimos a los 28 y 38 días después de la floración (DDF). El primer valor probablemente se debió a un efecto de la luz y temperatura, las cuales se encontraron reducidas en ese día (Fig. Ia). El segundo valor parece corresponder principalmente a un efecto fisiológico producido por senectud. Se notaron tres valores máximos (Fig. II y I2) a los 7, 17 y 31 DDF. El primero y el tercero no coinciden con las condiciones climáticas y se dieron independientemente de estas, además el primero de ellos no se observó en la actividad por contenido de clorofila. El segundo valor, muy probablemente, es posible que se haya dado en res----

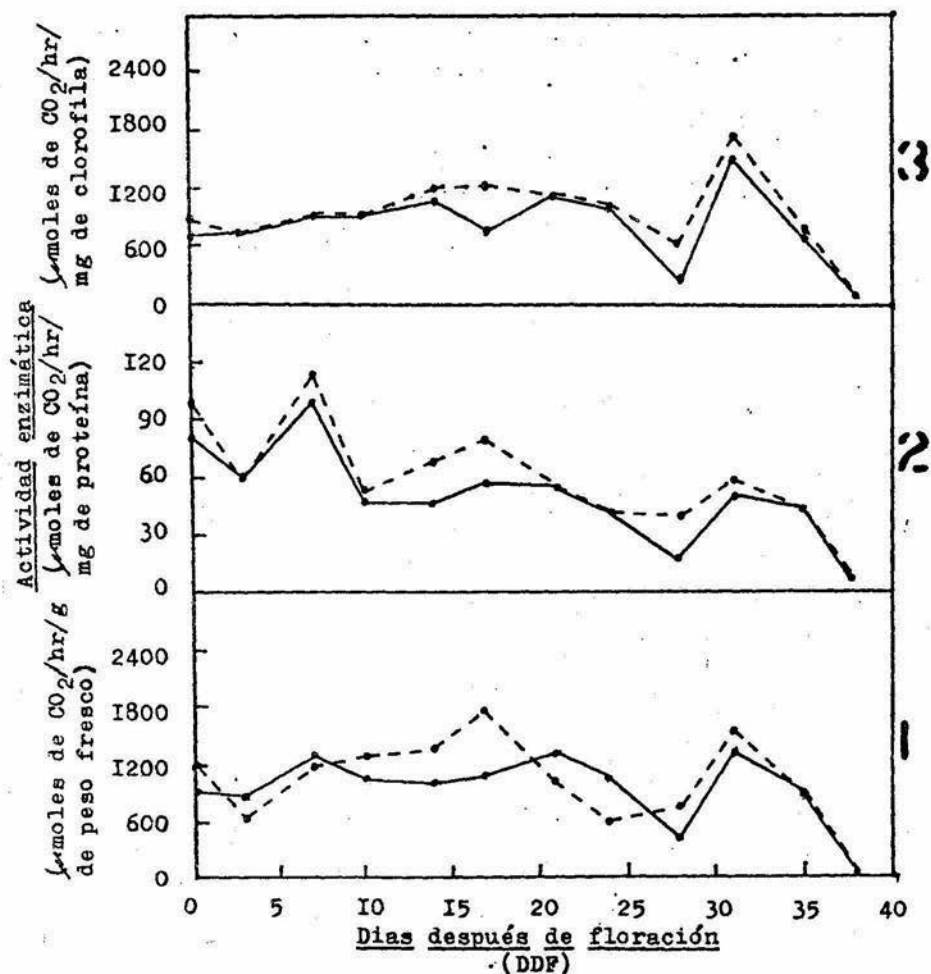


FIG. II. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO, PROTEINA Y CLOROFILA, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIEDADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.

Zacatecas 58 original ———
 Zacatecas 58 mejorada - - - -

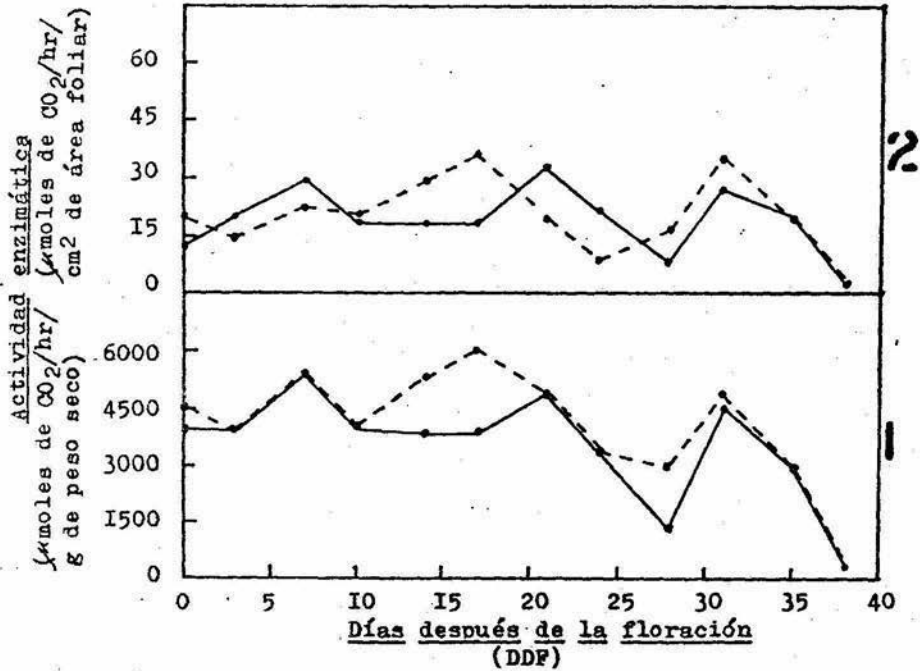


FIG. 12. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO - BAJO CONDICIONES DE RIEGO.

Zacatecas 58 original ———
Zacatecas 58 mejorada - - - - -

puesta a la más alta insolación y temperatura habidas durante el desarrollo de todo el experimento bajo las condiciones de riego (Figura Ia) y Z.I2 respondió con una mayor actividad enzimática a estas condiciones, mientras que Z.O. solo lo hizo en la actividad enzimática por contenido de proteína (Fig. II.2), en tanto que la actividad dada por contenido de clorofila disminuyó (Fig. II.3). Estos resultados y la elevada disminución de PEP-C a los 28 DDF, parecen indicar que Z.I2 fué más sensible a los cambios de luz y temperatura que Z.O..

Los valores restantes en las actividades, probablemente se dieron en respuesta a sus patrones fisiológicos para cada una de las dos variedades de maíz, lo que podría hacer suponer que se trata de dos variedades distintas.

En las actividades por peso fresco y área foliar (Fig. II.I y I2.2), se halló un desfazamiento entre las dos variedades de maíz. Z.I2 presentó su valor máximo a los 17 DDF, mientras que Z.O. lo hizo a los 21 DDF. El mínimo de Z.I2 fué a los 24 DDF y a los 28 DDF para Z.O.. Bien podría ser que este desfazamiento fué propiciado por las condiciones climáticas imperantes en el día 17 DDF (Fig. Ia), aumentando la actividad en Z.I2, mientras que Z.O. lo hizo después en una forma más tardía.

Las mayores diferencias entre las dos variedades se presentaron precisamente a los 17 DDF y 24 DDF; siendo mayor Z.I2 en el primero y Z.O. en el segundo.

Las tendencias de estas actividades enzimáticas fueron más o menos parabólicas hasta los 28 DDF, con un aumento máximo entre los 17 y 21 DDF; y en la etapa de madurez fisiológica (31 - DDF) hay un gran aumento de la actividad enzimática, que decae a partir de los 35 DDF.

La actividad expresada por contenidos de proteína y peso seco (II.2 y I2.I), tanto en Z.O. como en Z.I2 exhibieron un incremento a los 7 DDF, independientemente de las condiciones climáticas (Fig. Ia). A los 21 y 24 DDF se igualaron las actividades enzimáticas en las dos variedades de maíz.

La actividad dada por clorofila (Figura II.3) fué la misma para las dos variedades de maíz a los 3, 7, 10, 21 y 24 DDF, en tanto que a los 17 DDF, la Z.I2 incrementó su actividad y Z.O. la disminuyó.

La tendencia de las actividades por proteína y por peso seco fué de disminuir hacia el final del llenado del grano (Fig. II.2 y I2.I). En tanto que la actividad por clorofila siguió una tendencia parecida a la descrita para el peso fresco y área foliar.

En todas las actividades enzimáticas se encontraron diferencias estadísticas significativas entre Z.O. y Z.I2; en donde -- fué mayor Z.I2, excepto en la actividad por área foliar, donde las actividades enzimáticas fueron aproximadamente iguales en las dos variedades.

Probablemente, los mayores efectos de las condiciones ambientales sobre las actividades enzimáticas estudiadas, fueron a -- los 17 DDF (Fig. II y I2), con aumentos en las actividades, principalmente en Z.I2, debido quizás a la elevada insolación, así como a la temperatura de ese día (Fig. Ia), y a los 28 DDF (Fig. II y I2), donde las dos variedades bajaron sus actividades por la reducción ligera en las condiciones climáticas (Fig. Ia). Fuera de estos valores, el comportamiento de las dos variedades en las figuras II y I2 podrían explicarse desde un punto de vista fisiológico.

8.3.1.2) Contenidos fisiológicos. Las tendencias de los contenidos fisiológicos mostrados en los cuadros I6 y I7 fueron los siguientes; los contenidos de proteína, clorofila por peso fresco y por área foliar tuvieron una tendencia ligeramente parabólica, con un máximo entre los 2I y 3I DDF, y coincidió con aquellas mostradas por las actividades dadas por peso fresco, clorofila, peso seco y área foliar (Fig. II y I2). Si bien, las tendencias de las dos variedades fué semejante, se observó que a los 2I y 24 DDF se encontró un aumento en el contenido de proteína en Z.O., en tanto que en Z.I2 hubo una reducción.

El % de humedad y el área foliar (cuadros I6 y I7) tendieron a disminuir con los DDF en una forma ligeramente proporcional a la actividad enzimática expresada por proteína y peso seco (Fig. II.2 y I2.I).

Los contenidos de proteína y clorofila fueron los que guardaron mayor relación con las actividades enzimáticas (cuadros I6 y I7).

No se hallaron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2 en los contenidos fisiológicos.

Un resumen de estos resultados se reportan en el cuadro I8, donde se vió que Z.O. exhibió los mayores contenidos fisiológicos pero sin diferencias significativas, en tanto que Z.I2 mostró las mayores actividades en PEP-C con una significancia del I4.

CUADRO 16. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRESCO, EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) - DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.

DIAS DESPUES DE FLORACION	PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)	
	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2
0	10.808	12.587	1.3043	1.4347	65.430	62.120
3	13.544	10.534	1.0304	0.8478	40.340	47.340
7	13.271	10.260	1.3695	1.2391	43.090	48.110
10	21.892	20.660	1.0695	1.0956	52.640	49.520
14	20.934	20.523	0.8999	1.1347	49.750	47.410
17	21.207	23.397	1.3956	1.5391	55.520	50.330
21	23.260	17.786	1.1608	0.8999	39.490	50.430
24	25.723	15.180	1.0826	0.6782	47.800	65.810
28	20.934	22.028	1.4478	1.4999	47.880	48.530
31	26.234	27.639	0.9130	0.9391	49.550	43.890
35	21.892	19.839	1.2521	1.2260	47.860	49.730
38	17.513	16.418	1.1999	1.1478	46.880	46.580

CUADRO 17. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE ---
 PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.)
 Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.12), CULTIVADAS EN EL CAM---
 PO BAJO CONDICIONES DE RIEGO.

DIAS DESPUES DE FLORACION	HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
	Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12
0	76.220	73.280	0.0199	0.0230
3	77.960	81.730	0.0255	0.0179
7	75.520	77.620	0.0317	0.0257
10	74.800	73.570	0.0203	0.0221
14	75.170	73.670	0.0180	0.0239
17	72.620	69.250	0.0251	0.0313
21	72.930	78.520	0.0293	0.0178
24	69.030	80.600	0.0226	0.0103
28	71.460	71.390	0.0302	0.0309
31	69.860	67.270	0.0184	0.0213
35	68.890	71.170	0.0261	0.0246
38	70.440	70.450	0.0255	0.0246

CUADRO 18. COMPARACION ENTRE Z.0. Y Z.I2 EN SUS PROMEDIOS DE CADA UNO DE LOS CONTENIDOS FISIOLÓGICOS Y ACTIVIDADES ENZIMATICAS. PLANTAS DE RIEGO.

VARIEDAD	PROTEINA (mg)	CLOROFILA (mg)	AREA FOLIAR (cm ²)	CLOROFILA (mg/cm ² a.f.)	HUMEDAD (%)
Z.I2	18.07	1.143	50.81	0.0228	74.4
Z.0.	19.76	1.177	48.85	0.0244	73.0

ACTIVIDADES ENZIMATICAS: (μmoles de CO ₂ /hr/)					
VARIEDAD	PROTEINA*	CLOROFILA*	AREA FOLIAR	PESO FRESCO*	PESO SECO*
	(/mg)	(/mg)	(/cm ²)	(/g)	(/g)
Z.I2	61.23	946	21.24	1060	4928
Z.0.	51.34	846	20.04	958	3596

* Las diferencias entre Z.0. y Z.I2 se ordenaron mediante la prueba de rango múltiple de Duncan con una diferencia al 1% de acuerdo a la prueba F.

8.3.2) Plantas cultivadas bajo temporal. En la misma forma que los experimentos de riego, se hicieron las colectas de hojas en plantas adultas después de la floración (DDF), como se indica en materiales y métodos. En los homogenados de dichas hojas se determinó la actividad de PEP.C (Fig. I3 y I4).

8.3.2.1) Actividades enzimáticas. Las actividades enzimáticas expresadas en los diferentes parámetros, la variedad de maíz - Z.0. reveló pocos cambios durante su desarrollo a través de los DDF, salvo en la actividad dada por contenido de clorofila (Fig. I3.3); opuestamente, Z.I2 exhibió mayores variaciones en su desarrollo a lo largo de los DDF, con la excepción de la actividad por proteína (Fig. I3.2). Lo que parece indicar que Z.I2 -- respondió mayormente a los cambios climáticos existentes durante el experimento, que Z.0. (Fig. Ib).

Las dos variedades mostraron patrones semejantes en sus actividades por contenido de proteína y clorofila (Fig. I3.2 y -- I3.3). En el segundo caso, las variedades observaron un desfase en sus actividades a los I3, I6 y 20 DDF. En los dos primeros valores, la Z.0. mostró un valor máximo y un mínimo respectivamente; en tanto que en los últimos dos puntos (I6 y 20 - DDF), la variedad Z.I2 aumentó y disminuyó su actividad, en ese orden. El incremento enzimático de PEP-C por Z.I2 a los I6 DDF (Fig. I3.3) quizás fué en respuesta a la alta insolación y tempe

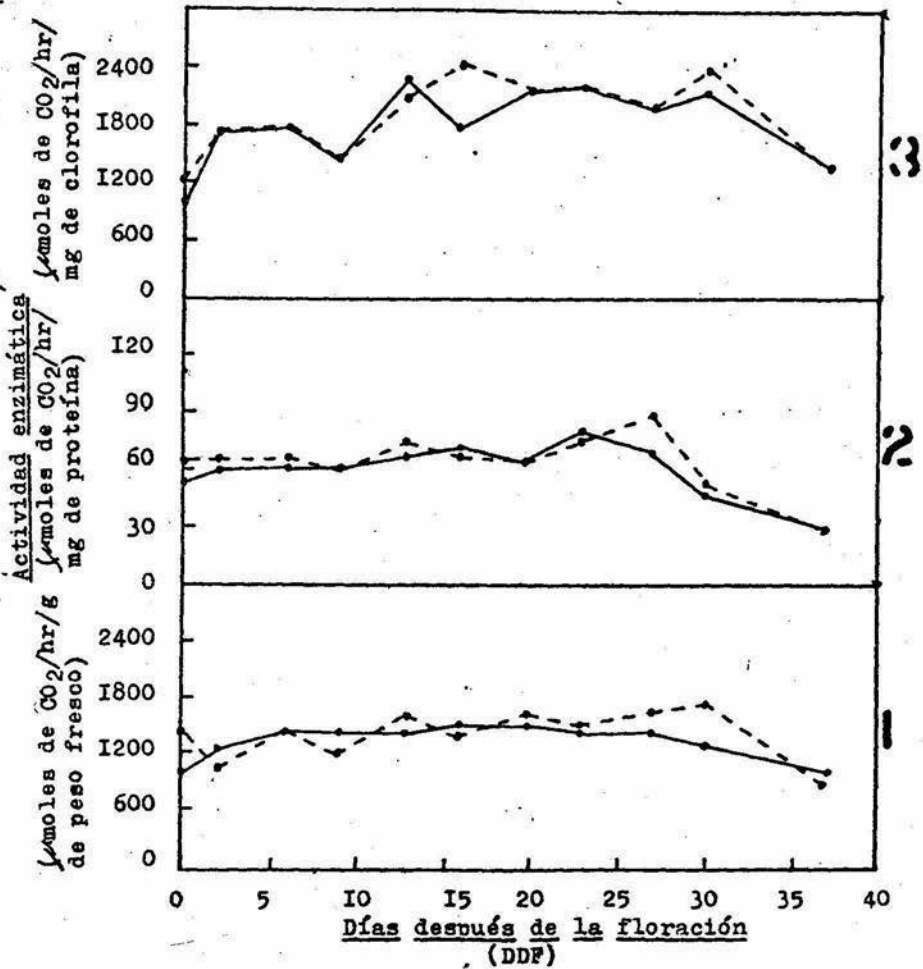


FIG. 13. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO FRESCO PROTEINA Y CLOROFILA, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.

Zacatecas 58 original ———
Zacatecas 58 mejorada - - - -

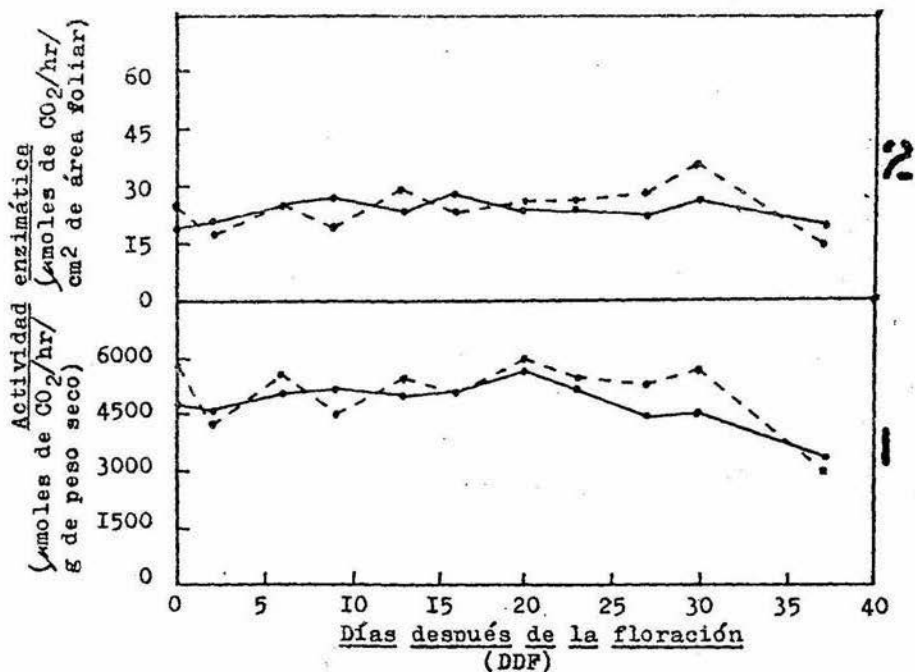


FIG. 14. ACTIVIDAD DE LA PEP-C POR CONTENIDO DE PESO SECO Y AREA FOLIAR, DURANTE EL LLENADO DEL GRANO (DDF) EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA, EN PLANTAS ADULTAS DE DOS VARIETADES DE MAIZ CULTIVADAS EN EL CAMPO - BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.

Zacatecas 58 original _____
Zacatecas 58 mejorada - - - - -

ratura (Fig. Ib) presentes en el momento del muestreo; en este mismo punto se apreció un efecto inhibitorio para Z.O.

Además de los puntos señalados, las dos variedades enseñaron cuatro valores mínimos a los 0, 9, 27 y 30 DDF, y dos valores máximos a los 23 y 30 DDF; de los cuales, 0, 9 y 30 DDF probablemente se deben a efectos climáticos (Fig. Ib) ya que las variaciones en el clima coinciden con las variaciones en las actividades de PEP-C, en tanto que los otros puntos se dieron independientemente de estos cambios (Fig. I3.3), por lo que podemos considerarlos fisiológicos.

La actividad en función del contenido proteínico (Fig. I3.2) exhibió poca variación en las dos variedades durante su desarrollo, y solamente se halló un desfazamiento entre las dos variedades a los 23 y 27 DDF. En el primer valor, Z.O. incrementó su actividad en PEP-C y en el segundo lo hizo Z.I2, para finalmente disminuir las dos variedades en los restantes DDF. Dichos puntos fueron los de mayor variación durante todo el experimento y se dieron independientemente de los cambios climáticos observados en la figura Ib. Así mismo, el valor máximo de Z.I2 a los 27 DDF (Fig. I3.2) fué exhibido por esta misma variedad en todas las actividades enzimáticas a los 30 DDF, mostradas en las figuras I3 y I4; y ligeramente por Z.O. en las figuras I3.3 I4.1 y I4.2.

Las actividades por peso fresco, peso seco y área foliar (Fig. I3.1, I4.1 y I4.2) fueron más o menos semejantes, con pocos cambios para Z.O. a lo largo de su desarrollo a través de los DDF, sin apreciarse efectos relacionados con los cambios climáticos (Fig. Ib). Por otra parte, Z.I2 mostró mayores variaciones que probablemente se deban en respuesta a los cambios climáticos (Fig. Ib). Se dió un valor mínimo a los 9 DDF y 3 máximos a los 6, 13 y 30 DDF, tal vez en respuesta a esos cambios climáticos de la figura Ib. Los valores restantes no coincidieron con los cambios en las condiciones ambientales y quizás se debieron a respuestas fisiológicas. Lo anterior podría indicar que Z.I2 es más sensible a los cambios del medio ambiente que Z.O..

En ninguna de las actividades enzimáticas (Fig. I3 y I4) se encontraron diferencias significativas entre las dos variedades de maíz. Las tendencias de todas las actividades fueron ligeramente parabólicas, con un máximo entre los 16 y 20 DDF; y con una tendencia más marcada para la actividad en función del contenido de clorofila (Fig. I3.3).

8.3.2.2) Contenidos fisiológicos. Las tendencias de los contenidos fisiológicos fueron de disminución ligera durante los DDF (cuadros I9 y 20) y se pueden correlacionar con las actividades

CUADRO 19. CONTENIDO PROMEDIO DE PROTEINA, CLOROFILA Y AREA FOLIAR, POR GRAMO DE PESO FRES CO, EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) - DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SE LECCION MASAL" (Z.12), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.

DIAS DESPUES DE FLORACION	PROTEINA (mg.)		CLOROFILA (mg.)		AREA FOLIAR (cm ²)	
	Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12	Z.O.	Z.12
0	19.565	21.618	0.9913	1.1217	58.800	55.180
2	20.113	16.418	0.7304	0.6260	59.900	60.500
6	23.534	21.892	0.8478	0.8086	58.680	59.440
9	22.849	19.155	0.9782	0.8478	51.570	59.480
13	20.386	21.207	0.6260	0.7434	60.440	54.010
16	20.523	20.523	0.8217	0.5608	56.660	59.280
20	23.260	25.176	0.7043	0.7956	65.150	64.120
23	17.786	20.113	0.6652	0.7173	60.750	59.350
27	20.523	18.881	0.7565	0.8347	60.500	56.370
30	28.870	32.428	0.6260	0.7434	50.220	50.180
37	33.933	20.818	0.7173	0.6130	50.480	55.120

CUADRO 20. CONTENIDO PROMEDIO DE HUMEDAD Y CLOROFILA EN LA HOJA SUPERIOR A LA MAZORCA DE PLANTAS ADULTAS DE MAIZ (*Zea mays* L.) DE LA VARIEDAD ZACATECAS 58 ORIGINAL (Z.O.) Y DEL ZACATECAS 58 "12 CICLOS DE SELECCION MASAL" (Z.I2), CULTIVADAS EN EL CAMPO BAJO CONDICIONES DE TEMPORAL.

DIAS DESPUES DE FLORACION	HUMEDAD (%)		CLOROFILA (mg./cm ² área foliar)	
	Z.O.	Z.I2	Z.O.	Z.I2
0	76.100	75.780	0.0168	0.0203
2	71.510	73.810	0.0121	0.0103
6	71.210	72.830	0.0144	0.0136
9	71.750	73.210	0.0189	0.0142
13	70.990	70.540	0.0103	0.0137
16	70.000	71.400	0.0145	0.0094
20	73.010	71.060	0.0109	0.0124
23	72.560	70.510	0.0109	0.0120
27	68.530	68.430	0.0125	0.0148
30	71.380	68.720	0.0124	0.0148
37	69.810	69.830	0.0142	0.0111

enzimáticas (Fig. I3 y I4). El contenido de proteína (cuadro -- I9) aumentó en Z.O. entre los 30 y 37 DDF, que corresponden a la maduración fisiológica del grano; también Z.I2 tuvo un aumento marcado de proteína a los 30 DDF, el cual podría corresponder a un aumento de actividad enzimática, probablemente por sín tesis de novo como lo indica Kobayashi, et al (1980).

En base a los contenidos fisiológicos no se dieron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2.

El análisis de las actividades enzimáticas (Fig. I3 y I4) y de los contenidos fisiológicos (cuadros I9 y 20) se muestran en el cuadro 2I, donde se puede apreciar que los contenidos fisiológicos son semejantes en ambas variedades, mientras que las actividades de PEP-C en función de estos contenidos fisiológicos, fueron ligeramente mayores en Z.I2, pero sin llegar a ser significativa.

CUADRO 2I. COMPARACION ENTRE Z.O. Y Z.I2 EN SUS PROMEDIOS DE CADA UNO DE LOS CONTENIDOS FISIOLÓGICOS Y ACTIVIDADES ENZIMATICAS. PLANTAS DE TEMPORAL.

VARIEDAD	PROTEINA (mg)	CLOROFILA (mg)	AREA FOLIAR (cm ²)	CLOROFILA (mg/cm ² a.f.)	HUMEDAD (%)
Z.I2	22.47	0.764	57.54	0.0133	71.5
Z.O.	22.84	0.769	57.46	0.0154	71.6

ACTIVIDADES ENZIMATICAS: (µmoles de CO ₂ /hr/)					
VARIEDAD	PROTEINA (/mg)	CLOROFILA (/mg)	AREA FOLIAR (/cm ²)	PESO FRESCO (/g)	PESO SECO (/g)
Z.I2	66.64	1940	25.38	1454	5098
Z.O.	52.82	1838	24.06	1380	4863

9)

DISCUSION GENERAL

Hubo un día de diferencia entre los muestreos realizados en las plantas cultivadas bajo riego y bajo temporal, por lo que también se observó que sus comportamientos estaban desfazados por un día.

En las dos condiciones de cultivo, las plantas exhibieron un valor máximo en común en sus actividades enzimáticas con un día de desfazamiento, a los 31 DDF para riego (Fig. II y I2) y a los 30 DDF para temporal (Fig. I3 y I4). En plantas de temporal, la actividad por contenido de proteína (Fig. I3.2), el punto señalado lo presentó a los 27 DDF. Dichos valores máximos -- fueron más notables para Z.I2 que para Z.O.

Las actividades enzimáticas por contenidos de peso fresco, área foliar y clorofila tendieron a aumentar ligeramente al principio y luego a disminuir en los dos cultivos y en ambas variedades de maíz. La actividad por proteína y peso seco fué semejante a la descrita, para las plantas de temporal, pero en las de riego tendieron a decrecer con los DDF.

Hubo tendencias de los contenidos de humedad y área foliar (cuadros I6, I7, I9 y 20) a disminuir durante los DDF en ambas variedades y en los dos cultivos. Los contenidos de proteína y clorofila tuvieron un comportamiento semejante al descrito, para las plantas cultivadas en temporal, y en las de riego, aumentaron ligeramente al principio y luego decrecieron.

Los cambios climáticos se apreciaron mayormente en las actividades enzimáticas de las plantas bajo riego (Fig. II y I2) que en las de temporal (Fig. I3 y I4). Las primeras plantas presentaron mayores fluctuaciones que las segundas durante los DDF. La variedad Z.I2 exhibió mayores variaciones que la variedad -- Z.O., en los dos cultivos. Probablemente esto influyó para que Z.I2 tuviera mayor actividad enzimática que Z.O. en las plantas de riego en una forma significativa, excepto en la actividad por área foliar (cuadro I8). Pero no fué así para las plantas de -- temporal (cuadro I7).

Con respecto a los contenidos fisiológicos, no existieron diferencias significativas entre las dos variedades de maíz en los dos cultivos (cuadros I8 y 2I).

Las condiciones climáticas presentes en los dos cultivos bajo riego y temporal (cuadros Ia y Ib), presentaron variaciones más drásticas en temporal que en riego, que es contrario a las fluctuaciones en las actividades enzimáticas anteriormente señaladas. Esto lleva a pensar, que dicho comportamiento enzimático

fué propiciado en gran parte por las condiciones del cultivo -- (riego y temporal), haciendo más sensible a las dos variedades de maíz a los cambios climáticos durante el cultivo bajo riego; de las dos variedades, es aún más receptiva a estos cambios la variedad Z.I2.

El comportamiento ligeramente distinto de las dos variedades lleva a pensar que Z.I2 fué seleccionada en base a una mayor receptividad de PEP-C a los cambios climáticos.

Analizando los cuadros I8 y 2I, hallaremos que los mayores contenidos de proteína y área foliar los poseen las plantas cultivadas en temporal, mientras que los restantes contenidos fisiológicos son mayores en plantas de riego. También podemos ver en todos los cultivos, que casi todos los contenidos fisiológicos son ligeramente mayores en Z.O. que en Z.I2, aunque esta diferencia no es significativa.

En cuanto a las actividades enzimáticas, las plantas de temporal (cuadro 2I) fueron más activas que las de riego (cuadro I8), y Z.I2 presentó las mayores actividades que Z.O. en los dos cultivos; pero solo fué significativo para las plantas de riego.

Si comparamos los contenidos fisiológicos y actividades enzimáticas en las plántulas (cuadros 8-I5 y Fig. 3-I0), hallaremos la misma relación a la descrita, en que Z.O. posee los mayores contenidos fisiológicos, y Z.I2 las mayores actividades enzimáticas, aunque no son significativas.

A pesar de que las plantas cultivadas bajo riego poseen mayor contenido de clorofila que las de temporal, su actividad no es mayor que esta última; mientras que las de temporal poseen mayor cantidad de proteína y área foliar, las cuales parecen correlacionar con la alta actividad de PEP-C en estas plantas -- (cuadros I8 y 2I).

Los resultados de las plántulas mostraron una correlación entre actividad enzimática y contenidos de clorofila y proteína. Estos y los resultados anteriores indican que la actividad enzimática correlaciona principalmente con la proteína, sobretodo por que la actividad de PEP-C podría deberse a síntesis de novo más que a una activación (Kobayashi, et al, 1980; Hayakawa, et al 1981), dejándoles a la clorofila un papel proporcionador de energía (Kobayashi, et al, 1980).

Parece contradictorio el hecho de que Z.O. presente los mayores contenidos fisiológicos y las menores actividades enzimáticas. Pero esto podría indicar que Z.I2 es más eficiente por contenido fisiológico que la Z.O., la cual requirió aumentar -- sus contenidos para poder igualar las actividades de Z.I2.

Otra cosa que parece contradictoria, es que las plantas cultivadas bajo temporal presentaron mayor actividad enzimática -- que las de riego. Esto podría explicarse por una mayor translocación de fotosintatos a los órganos de demanda metabólica (Sinks) entre los cuales está el grano; lo cual traería como consecuencia una actividad mayor al principio del llenado del grano, e inmediatamente después una reducción al final de los DDF, y por consiguiente una disminución en los contenidos fisiológicos --- (cuadros 18 y 21). Pero no hay que olvidar que el temporal de este año fué muy favorable, y por lo tanto, la humedad relativa en el temporal fué superior a la del riego. Esto también podría explicar la mayor actividad de PEP-C en las plantas cultivadas en temporal.

El mayor rendimiento en el llenado del grano para Z.I2 -- (aproximadamente 32% más que en Z.O.), se puede explicar en parte por la pequeña mayor actividad de PEP-C en Z.I2 sobre Z.O. -- (alrededor del 10% para las plantas adultas) (cuadros 18 y 21). Las diferencias no son significativas para temporal (cuadro 21) pero sí para las plantas de riego. En las plantas de temporal -- las diferencias no significativas, quizás se deban al número reducido de plantas analizadas. Otra parte del rendimiento se explicaría por la mayor área foliar en una hoja entera de Z.I2 -- (323 cm² contra 283 cm² de Z.O., dando una diferencia del 14%). Si se expresa la actividad de PEP-C por hoja en las dos variedades de maíz, se encuentra una mayor actividad enzimática en -- Z.I2 que en Z.O. (cuadro 22), la cual es significativa.

CUADRO 22. ACTIVIDADES ENZIMATICAS DE Z.O. Y Z.I2 POR HOJA COMPLETA EN PLANTAS CULTIVADAS EN RIEGO Y TEMPORAL.

VARIEDAD	CONDICIONES DE CULTIVO*	
	RIEGO*	TEMPORAL*
	(μ moles de CO ₂ /hr/hoja)	
Z.I2	6860.52	8197.74
Z.O.	5671.32	6808.98

* Las diferencias entre Z.I2 y Z.O. se ordenaron mediante la prueba de rango múltiple de Duncan, con una diferencia al 1% de acuerdo a la prueba F.

Constable (1980), siguiendo la fotosíntesis neta, área foliar y transpiración durante la madurez de las hojas de algodón encontró un aumento a los 25 días y luego un decremento en una forma paralela. También reportó mayores efectos de luz en las hojas maduras que en las jóvenes y senescentes, lo cual tiene cierta concordancia con los resultados reportados aquí.

Hanway (1962); Eik y Hanway (1965), mencionaron que la producción de grano en el maíz está función directa con el área foliar.

Otra parte del rendimiento probablemente la explicarían las restantes actividades enzimáticas relacionadas con la fotosíntesis, y sobre todo la RuDP-C, responsable directa en la fijación del CO₂ para llevar a cabo "El ciclo de Calvin o de las Pentosas", y por lo tanto, de la producción de materia seca.

Los comportamientos de las plántulas a los tratamientos de luz y temperatura, demostraron que la PEP-C aumentó en los tratamientos 3 y 4, teniendo mayor influencia la temperatura que la luz. Pero no se descarta la posibilidad de que la luz no fue lo suficientemente diferente entre un tratamiento y otro, como para poder observar un efecto similar al de la temperatura.

Los efectos de luz y temperatura sobre las plantas adultas no se pudieron detectar en forma individual, dado que tuvieron un comportamiento más o menos paralelo a lo largo del experimento. Parece ser que sus variaciones drásticas influyeron sobre el comportamiento de las plantas en los dos cultivos, principalmente en el de riego; y con respecto a las variedades, la Z.12 fue la más afectada, lo cual podría indicar una selección de estas plantas por sus respuestas a los cambios del medio ambiente, y si estos son óptimos, las respuestas probablemente también serían óptimas y con mejores rendimientos.

Comparando los contenidos fisiológicos y actividades enzimáticas de las plántulas (cuadros 8-15 y Fig. 3-10) con los de las plantas adultas (cuadros 16, 17, 19 y 20; Fig. 11-14), encontramos que las plántulas presentaron mayores contenidos de área foliar y humedad, mientras que las plantas adultas mostraron mayor contenido de proteína y clorofila, y 4 veces más actividad enzimática en PEP-C,

10)

CONCLUSIONES

10.1) Plántulas.

1.- Las dos variedades de maíz en su 2a y 3a hoja disminuyeron su actividad en PEP-C durante la maduración de las hojas a través de las etapas A, B y C.

2.- Los tratamientos 3 y 4 fueron los que más influyeron en el comportamiento de las dos variedades de maíz en sus respectivas hojas (2a y 3a). La exposición de estas hojas durante la germinación de las semillas fué más rápida en estos tratamientos que en los restantes (1 y 2). Se encontraron algunas diferencias -- significativas entre la 2a y 3a hoja en las dos variedades. Se observaron diferencias no significativas entre Z.O. y Z.I2, --- principalmente en la etapa B, y algo en la etapa A. El parámetro que más influyó en estos cambios fué la temperatura.

3.- Los resultados obtenidos en cada uno de los cuatro tratamientos, mostraron una mayor tendencia de Z.O. a poseer los mayores contenidos fisiológicos, y a Z.I2, las mayores actividades enzimáticas; aunque estas diferencias no fueron significativas. También se encontró una mayor actividad para la 3a hoja que para la 2a.

4.- Los contenidos de proteína y clorofila correlacionaron con las actividades enzimáticas de PEP-C.

10.2) Plantas adultas.

1.- En las plantas cultivadas bajo riego y temporal, los contenidos fisiológicos, en forma general, tendieron a disminuir con los DDF en las dos variedades.

2.- Las actividades enzimáticas incrementaron ligeramente al principio y luego disminuyeron en las dos variedades y en ambos cultivos (riego y temporal)

3.- No se encontraron diferencias significativas entre Z.O. y Z.I2 en los contenidos fisiológicos de ambos cultivos (riego y temporal). Z.I2 presentó mayor actividad enzimática en PEP-C -- que Z.O. en forma significativa en plantas de riego, pero no en las de temporal, aunque si la misma tendencia.

4.- El cultivo bajo riego, parece ser que fué más sensible a -- los cambios climáticos que el cultivo de temporal. A su vez -- Z.I2, quizás mostró mayor sensibilidad a estos cambios que Z.O.

Probablemente esto propició las diferencias significativas entre Z.I2 y Z.O en las actividades enzimáticas de las plantas de riego. En base a esto puede pensarse que la selección de Z.I2 a partir de Z.O. fué a base de una mayor sensibilidad de la PEP-C a los cambios climáticos, lo que explicaría el mayor rendimiento de la variedad seleccionada.

5.- La producción del grano en las dos variedades de maíz, así como el mayor rendimiento de Z.I2, podrían explicarse en parte a lizera mayor actividad de PEP-C en Z.I2 tanto en plántulas como en plantas adultas. Otra parte la explicaría la mayor área foliar por hoja entera de Z.I2 que Z.O. La parte restante se debería a los demás fenómenos enzimáticos que intervienen en la fotosíntesis, sobre todo la RuDP-C, enzima responsable del "Ciclo de Calvin" y por lo tanto, de la acumulación de la materia seca en la hoja, para de aquí ser translocada a los diferentes órganos de demanda metabólica (Sinks), entre los cuales se encuentra el grano.

6.- Estos estudios son exploratorios y los resultados obtenidos en él, aunque no explican en una forma completamente satisfactoria los mayores rendimientos en el grano de Z.I2, si proporcionan material suficiente para pensar que la actividad en PEP-C - si parece estar en relación con la mayor producción de grano en Z.I2; y esto se podría demostrar aumentando el número de muestras, para que la diferencia entre Z.O. y Z.I2 alcance a ser completamente significativa. Y si además de este análisis, se realiza en forma paralela el de la RuDP-C, se podría explicar en gran parte la diferencia en el rendimiento de estas variedades de maíz.

7.- En forma general se puede decir que la hipótesis se cumplió en parte. Otra parte podría ser los resultados que se obtuvieran con la RuDP-C.

II)

BIBLIOGRAFIA

- 1.- Andrews, T.J. y Lozimer, G.H. (1978). Photorespiration-Still unavoidable ?. FEBS LETTERS., 9, 1-9.
- 2.- Arnon, D.I. (1949). Cooper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. PLANT PHYSIOL., 24, 1-15.
- 3.- Berry, J.A.; Downton, J.S. y Tregunna, E.B. (1970). The photosynthetic carbon metabolism of Zea mays y Gomphrena globosa: The location of the CO₂ fixation and the carboxyl transfer reactions. CAN. J. BOT., 48, 777--786.
- 4.- Bidwell, R.G.S. (1979). Plant physiology. Macmillan Publishing Co., New York, pp. 176-191.
- 5.- Björkman, O. (1976). Adaptive and genetic aspects of C₄ photosynthesis. In Burris, R.H. and Black, C.C. (Eds.). CO₂ metabolism and plant productivity. University -- Park Press, Baltimore, pp. 287-309.
- 6.- Björkman, O. y Berry, J. (1973). High-efficiency photosynthesis. SCI. AM., 229 (4), 80-93.
- 7.- Black, C.C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. ANN. REV. PLANT PHYSIOL., 24 253-86.
- 8.- Black, C.C. y Williams, S. (1976). Plants exhibiting characteristics common to crassulacean acid metabolism. In Burris, R.H. and Black, C.C. (Eds.). CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore, pp. 407-24.
- 9.- Brun, W.A. y Cooper, R.L. (1967). Effects of light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. CROP SCI., 7, 451-54.
- 10.- Burris, R.H. y Black, C.C. (1976). CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore, pp. 431.
- 11.- Calvin, M. y Bassham, J.A. (1962). The photosynthesis of -- carbon compound. Benjamin, W.A., Inc., pp. 8-11.
- 12.- CIA. (1980). El cultivo del maíz. Centro de Investigaciones Agrarias, México, pp. 148.
- 13.- Colinas, L.M.T.; Ortega, D.M.L. y Kohashi, S.J. (1976). Análisis del contenido de proteína del maíz híbrido -- M-28 en diferentes etapas fisiológicas de su desarrollo. AGRICULTURA, 25, 5-25.

- 14.- CIBENYT. (1974). Informe del CIBENYT sobre mejoramiento de maiz. Centro internacional de mejoramiento de Maiz y Trigo, México, pp. 3-10.
- 15.- Constable, G.A. y Rawson, H.M. (1980). Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *AUST. J. PLANT PHYSIOL.*, **7**, 89-100.
- 16.- Cooper, H.L. y Brun, W.A. (1967). Response of soybeans to a carbon dioxide-enriched atmosphere. *CROP SCI.*, **7**, 455-57.
- 17.- Crespo, H.M.; Freen, M.; Creswell, C.F. y Jew, J. (1979). The occurrence of both C₃ and C₄ photosynthetic characteristics in a single *Zea mays* plant. *PLANTA* **147**, 257-63.
- 18.- Chollet, R. (1976). C₄ control of photorespiration: Studies with isolated mesophyll cells and bundle sheath strands. In Burris, R.H. and Black, C.C. (Eds.). CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore, pp. 327-41.
- 19.- Davis, D.D. (1979). The central role of phosphoenolpyruvate in plant metabolism. *ANN. REV. PLANT PHYSIOL.*, **30**, 131-58.
- 20.- Deckard, E.L.; Lambert, R.J. y Hageman, R.H. (1973). Nitrate reductase activity in corn leaves as related to yield of grain and grain protein. *CROP SCI.*, **13**, 343-50.
- 21.- Donkin, M. y Martin, E.S. (1980). Studies on the properties of carboxylating enzymes in the epidermis of *Commelina communis*. *J. EXP. BOT.*, **31**, 357-63.
- 22.- Dreger, R.H.; Brun, W.A. y Cooper, H.L. (1969). Effect of genotype on the photosynthetic rate of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *CROP SCI.*, **9**, 429-31.
- 23.- Eik, K. y Hanway, J.J. (1965). Some factors affecting development and longevity of leaves of corn. *AGRON. J.*, **57**, 7-12.
- 24.- Frey, M.M. and Moss, D.N. (1976). Variation in RuDPCase activity in barley. *CROP SCI.*, **16**, 209-13.
- 25.- Gallaher, R.N.; Ashley, D.A. y Brown, R.H. (1975). ¹⁴C-phosphatesynthate translocation in C₃ y C₄ plants as related to leaf anatomy. *CROP SCI.*, **15**, 55-59.
- 26.- García, S. (1973). Modificaciones del sistema de clasificación climática de Koeppen. Universidad Nacional Autónoma de México. Méx., pp. 246.

- 27.- Gifford, R.M. y Evans, L.T. (1981). Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. ANN. REV. PLANT PHYSIOL. 32, 485-509.
- 28.- Goatly, M.B.; Coombs, J. y Smith, H. (1975). Development of C₄ photosynthesis in sugar cane: Changes in -- properties of phosphoenolpyruvate carboxylase --- during greening. PLANTA, 125, 15-24.
- 29.- Goatly, M.B. y Smith, H. (1974). Differential properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from etiola--- ted and green sugar cane. PLANTA, 117, 67-73.
- 30.- Hanway, J.J. (1962). Corn growth and composition in relation to soil fertility: II. Uptake of N, P, and - their distribution in different plant parts du--- ring the growing season. AGRON. J., 54, 217-22.
- 31.- Hanway, J.J. (1962). Corn growth and composition in relation to soil fertility: III. Percentages of N, P and K in different plant parts in relation to --- stage of growth. AGRON. J. 54, 222-229.
- 32.- Hanway, J.J. (1963). Growth stages of corn (*Zea mays* L.). AGRON. J., 55, 487-92.
- 33.- Hanway, J.J. (1971). How a corn plant develops. Iowa. St. Univ. Special report No. 48 (Rev.). pp. 17.
- 34.- Hatch, M.D. (1971). The C₄-pathway of photosynthesis. Evidence for an intermediate pool of carbon dioxide and the identity of the donor C₄-dicarboxylic --- acid. BIOCHEM. J., 125, 425-32.
- 35.- Hatch, M.D. (1976). The C₄ pathway of photosynthesis: Mechanism and function. In Burris, R.H. and Black, C.C. (Eds.). CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore, pp. 59-81.
- 36.- Hatch, M.D. y Oliver, I.R. (1978). Activation and inactivation of phosphoenolpyruvate carboxylase in leaf extracts from C₄ species. AUSTR. J. PLANT PHYSIOL. 5, 571-80.
- 37.- Hatch, M.D. y Slack, C.R. (1966). Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. BIOCHEM. J., 101, 103-II.
- 38.- Hatch, M.D. y Slack, C.R. (1970). Photosynthetic CO₂-fixation pathways. ANN. REV. PLANT. PHYSIOL., 21, 141-62.
- 39.- Hatch, M.D.; Slack, C.R. y Ball, R.A. (1969). Light-induced changes in the content of some enzymes of the

C₄-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on other characteristics of photosynthesis. PHYTOCHEM., 8, 697-706.

- 40.- Hatch, M.D.; Slack, C.R. y Johnson, H.S. (1967). Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. BIOCHEM., J., 102, 417-22
- 41.- Hayakawa, S.; Matsunaga, K. y Sugiyama, T. (1981). Light induction of phosphoenolpyruvate carboxylase in etiolated maize leaf tissue. PLANT PHYSIOL., 67, 133-38.
- 42.- Heichel, G.E. y Musgrave, M.B. (1969). Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. CROP SCI., 9 483-86.
- 43.- Moladay, A.S. y Black, C.C. (1981). Comparative characterization of phosphoenolpyruvate carboxylase in C₃ C₄, and C₃-C₄ intermediate *Panicum* species. PLANT PHYSIOL., 67, 330-34.
- 44.- Johnson, D.R. y Tanner, J.W. (1972). Comparisons of corn (*Zea mays* L.) inbreds and hybrids grown at equal leaf area index, light penetration, and population. CROP SCI., 12, 482-85.
- 45.- Kennedy, R.A. (1976). Relationship between leaf development, carboxylase enzyme activities and photorespiration in the C₄-plant *Portulaca oleracea* L. PLANTA 128, 149-54.
- 46.- Kobayashi, H.; Asami, S. y Akazawa, T. (1980). Development of enzymes involved in photosynthetic carbon assimilation in greening seedling of maize (*Zea mays*). PLANT PHYSIOL., 65, 198-203.
- 47.- Kortschak, R.P.; Hartt, C.E. y Burr, G.O. (1965). Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. PLANT PHYSIOL. 42, 209-13.
- 48.- Krenzer, E.G. y Moss, D.M. (1975). Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield components in wheat. CROP SCI., 15, 71-74.
- 49.- Lavergne, D.; Bismuth, E.; Sarda, C. y Champigny, M.L. (1979). Physiological studies on two cultivars of *Pennisetum: P. americanum* 23 DB, a cultivated species and *P. mollissimum* a wild species. II. Effects of leaf age on biochemical characteristics and activities of the enzymes associated with the photosynthetic carbon metabolism. Z. PFLANZENPHYSIOL., 93, 159-70.

- 50.- Laetsch, W.M. (1974). The C_4 syndrome: A structural analysis. ANN. REV. PLANT. PHYSIOL., 25, 27-52.
- 51.- Loomis, R.S.; Williams, J.A. y Hall, A.E. (1971). Agricultural productivity. ANN. REV. PLANT PHYSIOL., 22, 431-68.
- 52.- Lowry, O.H.; Rosenbrough, N.J.; Farr, A.L. y Randall, R.J. (1951). Protein measurement with the folin phenol reagent. J. BIOL. CHEM., 193, 262-75.
- 53.- Malaver, H.L.V. (1973). Estudio comparativo del crecimiento y desarrollo de tres variedades de maíz (Zea mays L.) bajo condiciones de campo. Tesis de Maestría en Ciencias, Rama de Botánica del Colegio de Postgraduados; Chapingo, México, pp. 141.
- 54.- Medina, E. (1977). Introducción a la Ecofisiología Vegetal. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C., pp. 35-59.
- 55.- Meales, R.F. y Incoll, L.D. (1968). The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. BOT. REV., 34, 107-24.
- 56.- Ogren, W.L. (1976). Search for higher plants with modifications of the reductive pentose phosphate pathway of CO_2 assimilation. In Burris, R.H. and Black, C. C. (Eds.). CO_2 metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore, pp. 19-29.
- 57.- Poey, D.F.R. (1978). El mejoramiento integral del maíz, - rendimiento y valor nutritivo: Hipótesis y métodos tesis de Doctor en Ciencias, Rama de Genética del Colegio de Postgraduados; Chapingo, México, pp. 110.
- 58.- Rathnam, C.K.M. (1978). C_4 photosynthesis: The path of -- carbon in bundle sheath cells. SCI. PROG. OXF., 65 409-35.
- 59.- Rathnam, C.K.M. (1979). Metabolic regulation of carbon -- flux during C_4 photosynthesis. II. In situ evidence for refixation of photorespiratory CO_2 by C_4 -- phosphoenolpyruvate carboxylase. PLANTA, 145, 13-23.
- 60.- Rathnam, C.K.M. y Chollet, R. (1978). CO_2 donation by malate and aspartate reduces photorespiration in Panicum milioides, a C_3 - C_4 intermediate species. --- BIOCHEM. BIOPHYS. RES. COMM., 85, 801-08.
- 61.- Rathnam, C.K.M. y Chollet, R. (1979). Phosphoenolpyruvate carboxylase reduces photorespiration in Panicum milioides, a C_3 - C_4 intermediate species. ARCH. BIOCHEM. BIOPHYS., 193, 346-54.

- 62.- Salisbury, F.H. y Ross, C.W. (1978). Plant physiology. -- Wadsworth Publishing Co., inc. California, pp. 136-73.
- 63.- Samejima, M. y Miyachi, S. (1978). Photosynthetic and --- light-enhanced dark fixation of $^{14}\text{CO}_2$ from the -- ambient atmosphere and ^{14}C -bicarbonate infiltrated through vascular bundles in maize leaves. PLANT -- CELL PHYSIOL., 19, 907-16.
- 64.- Schrader, L.E. (1976). CO_2 metabolism and productivity in C_3 plants: An assessment. In Burris, R.H. and Black G.C. (Eds.). CO_2 metabolism and plant productivity University Park Press, Baltimore, pp. 385-96.
- 65.- Segel, I.H. (1976). Biochemical calculations: How to solve mathematical problems in general biochemistry. John Wiley and Sons, pp. 282 y 337-346.
- 66.- Singh, M.; Ogren, W.L. y Widholm, J.M. (1974). Photosynthetic characteristics of several C_3 y C_4 plant -- species grown under different light intensities. CROP SCI., 14, 563-68.
- 67.- Slack, C.R. y Hatch, M.D. (1967). Comparative studies --- on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. BIO--CHEM. J., 103, 660-65.
- 68.- Sprague, G.F. y Eberhart, S.A. (1977). Corn breeding. In Sprague G.F. (Ed.). Corn and corn improvement. --- Agronomy No. 18, American Society of Agronomy, Inc. Publisher Madison Wisconsin, pp. 305-62.
- 69.- Stephenson, R.A.; Brown, R.H. y Ashley, D.A. (1976). Translocation of ^{14}C -labeled assimilate and photosynthesis in C_3 and C_4 species. CROP SCI., 16, 285-88.
- 70.- King, I.P. y Osmond, C.B. (1973a). Multiple forms of --- plant phosphoenolpyruvate carboxylase associated with different metabolic pathways. PLANT PHYSIOL., 51, 448-53.
- 71.- King, I.P. y Osmond, C.B. (1973b). Photosynthetic phosphoenolpyruvate carboxylase. Characteristics of allo--enzymes from leaves of C_3 and C_4 plants. PLANT PHYSIOL., 51, 439-47.
- 72.- Uedan, K. y Sugiyama, K. (1976). Purification and characterization of phosphoenolpyruvate carboxylase from maize leaves. PLANT PHYSIOL., 57, 906-10.
- 73.- Wiator, D.M.; Ariyanayagam, R.P. y Musgrave, R.B. (1977). Photosynthetic selection of *Zea mays* L. I. Plant -- age and leaf position effects and relationship --

between leaf and canopy rates. CROP SCI., **11**, 567-73.

- 74.- Wallace, D.H.; Peet, M.M. y Ozbun, J.L. (1976). Studies - of CO₂ metabolism in *Phaseolus vulgaris* L. and --- applications in breeding. In Burris, R.H. and Black C.C. (Eds.). CO₂ metabolism and plant productivity university Park Press, Baltimore, pp. 43-58.
- 75.- Wellhausen, E.J.; Roberts, L.M. y Hernández, X.E.; en colaboración con Mangelsdorf, P.C. (1951). Razas de maíz en México: Su origen, características y distribución. Oficina de Estudios Especiales; Secretaría de Agricultura y Ganadería. folleto No. 5, México, pp. 186-92.
- 76.- Willert, D.J.,w. y Willert, K,v. (1979). Light modulation of the activity of the PEP-carboxylase in CAM----- plants in the Mesembryanthemaceae. Z. PFLANZENPHYSIOL., **95**, 43-49.
- 77.- Yoshida, S. (1972). Physiological aspects of grain yield. ANN. REV. PLANT PHYSIOL., **23**, 437-64.
- 78.- Zelitch, I. (1975). Improving the efficiency of photosynthesis. SCIENCE, **188**, 626-633.