

27
zej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPORTAMIENTO COMPARATIVO DE ALGUNOS
PARAMETROS FISIOLÓGICOS Y BIOQUÍMICOS EN
VARIETADES DE MAÍZ CONTRASTANTES PARA
RENDIMIENTO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :

ADRIANA CAMACHO VILLANUEVA

MEXICO, D. F.



1994

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

CIUDAD UNIVERSITARIA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios
Profesionales
Exp. Núm. 55

M. EN C. JOAQUIN CIFUENTES BLANCO
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Universidad Nacional Autónoma de México
P r e s e n t e

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realiz 6 la pasante Camacho Villanueva
Adriana
con el título: Comparamiento comparativo de algunos parámetros fisiológicos y bioquímicos en variedades de maíz coprrastantes para rendimiento

Consideramos que reúne los méritos necesarios para obtener el título de - - -
BIÓLOGO

Comunicamos lo anterior para los fines a que haya lugar.

A t e n t a m e n t e
México, D. F., a 25 de marzo de 1994

- | | | | | |
|-----|--------------------------------|----------------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| 1.- | Doctor | Jorge Isaac Sarquía Ramírez | Nombre (s) | Apellidos completos |
| 2.- | Maestra en Ciencias | Marisa Osuna Fernández | Nombre (s) | Apellidos completos |
| 3.- | Doctora | Estela Sánchez de Jiménez | Nombre (s) | Apellidos completos |
| 4.- | Sup. Doctora | Patricia Guevara Fefer | Nombre (s) | Apellidos completos |
| 5.- | Sup. Bióloga | Josefina Herrera Santoyo | Nombre (s) | Apellidos completos |

NOTA: El interesado deberá ponerse de acuerdo con el jurado para fijar fecha (día y hora) del examen, para evitar problemas de asistencia. ES IM-
PORTANTE LA PUNTUALIDAD.

A mis padres, Graciela Villanueva y José Camacho,
por todo el amor y por darme la vida.

A Pavel,
por todos los recuerdos de infancia,
por crecer juntos y por ser más que un hermano.

A mi abuelito Mariano,
por ser el gran hombre que hasta hoy nos mantiene unidos

A mi abuelita Felisa, Socorro, Mariano, Sara, Gerardo, Bety, Ale y Tania
por compartir las pequeñas grandes cosas de cada día.

A Jorgelina, Martha, Armando y Carlos Mario,
porque juntos compartimos el primer gran sueño.

A Mauricio,
por su paciencia, su apoyo y su temura.

Esta tesis, como todas las cosas en la vida, no es el resultado de un trabajo individual, sino de un esfuerzo conjunto, realizado por un gran número de personas que han brindado su tiempo, su espacio, sus conocimientos y una parte de su vida para ello

Quiero agradecer al Dr Jorge Sarquís por la confianza y el apoyo que me brindó en todo momento

De igual manera, agradezco sinceramente al Dr. James Dunlap, a Joe Molina y a Ana, por toda su ayuda y por permítime realizar en su laboratorio el trabajo experimental.

Agradezco enormemente a la Dra. Estela Sánchez, la M.en C. Marisa Osuna, la Dra. Patricia Guevara y la B. Josefina Herrera, por haber aceptado formar parte de la Comisión Dictaminadora, por sus atinados comentarios y por la revisión del manuscrito.

Al Ing. Mauricio Montoya, le agradezco sus consejos y su ayuda en la elaboración y edición del trabajo.

El presente trabajo se llevó a cabo en el Departamento de Bioquímica Vegetal de la División de Estudios de Posgrado (DEPg) de la Facultad de Química de la UNAM y en el Laboratorio de Estrés Vegetal de la Estación Agrícola Experimental de Weslaco, Texas, bajo la dirección del Dr Jorge I Sarquís Ramírez, la Dra. Estela Sánchez de Jiménez y el Dr James R Dunlap. Se realizó con el apoyo del Subprograma 127, Formación Básica para la Investigación, de la Facultad de Química y de CONACYT por medio del proyecto CONACYT 1118N92-02 "Relación de sacarosa-fosfato sintasa (SPS) con la productividad del grano en maíz"

INDICE

RESUMEN	1
I INTRODUCCION	2
II. ANTECEDENTES	
2.1 Formación y estructura del grano de maíz	4
2.2 Movilización de sustancias hacia la semilla	5
2.3 Fotosíntesis y relaciones fuente-demanda	6
2.4 Rendimiento en grano	
2.4.1 Parámetros que determinan el rendimiento en grano	7
2.4.2 Influencia de la densidad de población sobre el rendimiento en grano	9
2.5 Prolificidad y Rendimiento	
2.5.1 Dominancia apical y prolificidad	10
2.5.2 Efecto de la densidad de población sobre la expresión de la prolificidad	10
2.5.3 El aborto del grano en maíz	11
2.6 Papel del control hormonal en el aborto del grano	
2.6.1 Las hormonas en el desarrollo de la planta	12
2.6.2 Ácido indol-3-acético (IAA)	14
2.6.3 Ácido abscísico. (ABA)	15
2.6.4 Papel del IAA y el ABA en el aborto del grano en maíz	16
2.7 Hipótesis	17

2.8 Objetivo General	18
----------------------	----

2.9 Objetivos Particulares	18
----------------------------	----

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de trabajo	19
3.2 Material biológico	19
3.3 Unidad experimental	20
3.4 Siembra y prácticas de cultivo	20
3.5 Muestreos y registro de datos	21
3.6 Análisis hormonal	
3.6.1 Colecta y almacenamiento del material	23
3.6.2 Extracción	23
3.6.3 Análisis de espectrometría de masas	24
3.6.4 Diagrama de flujo para el procedimiento de extracción y análisis de espectrometría de IAA y ABA en granos de maíz	25

IV. RESULTADOS

4.1 Zacatecas 58: ciclos de selección 0 y 22 (Z ₀ - Z ₂₂)	
4.1.1 Componentes del rendimiento y rendimiento en grano	26
4.1.2 Contenido de IAA y ABA durante la fase de llenado de grano y en el grano maduro	29
4.2 Líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico)	
4.2.1 Componentes del rendimiento y rendimiento en grano	35
4.2.2 Efecto de la densidad de siembra sobre los componentes del rendimiento y el rendimiento en grano	43
4.2.3 Efecto de la densidad de siembra sobre la expresión de segundas mazorcas en la línea PR92B (prolífico)	45

4.2.4 Contenido de IAA y ABA durante la fase de llenado de grano	45
4.2.5 Contenido de IAA y ABA en el grano maduro	52
4.2.6 Efecto de la densidad de siembra sobre el contenido de IAA y ABA en el grano maduro	54

V. ANÁLISIS DE RESULTADOS

5.1 Zacatecas 58: ciclos de selección 0 y 22 (Z ₀ - Z ₂₂)	59
5.2 Líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica	62

VI. CONCLUSIONES 67

VII. PERSPECTIVAS 69

IX. LITERATURA CITADA 70

INDICE DE CUADROS

CUADRO

1. Rendimiento en grano y componentes del rendimiento de la variedad original de maíz Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada correspondiente al ciclo de selección 22 (Z₂₂). Ciclo de siembra otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. 27
2. Índice de cosecha y parámetros de crecimiento para la variedad original de Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada correspondiente al ciclo de selección 22 (Z₂₂). Ciclo de siembra otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. 28
3. Contenido de IAA y ABA en granos de maíz de la variedad original de Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada (Z₂₂) durante la fase de llenado de grano y en grano maduro. 30
4. Efecto de la densidad de siembra sobre el rendimiento (ton/ha), al final del ciclo de siembra para las líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico). Ciclo de siembra otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. 44
5. Influencia de la densidad de siembra sobre el desarrollo de segundas mazorcas en la línea (PR92B: prolífico). 45
6. Contenido de IAA y ABA durante el llenado de grano para las líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico), sembrados a una densidad de 35 000 pl/ha durante el ciclo de siembra otoño-invierno Tlaltizapan, Morelos. 46
7. Contenido de IAA y ABA durante en el grano maduro para las líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico), sembrados a tres diferentes densidades de siembra durante el ciclo otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. 53

INDICE DE FIGURAS

FIGURA

1	Variaciones en el contenido de IAA libre a lo largo del ciclo de siembra en el grano de las variedades de maíz Z ₀ y Z ₂₂	31
2.	Variaciones en el contenido de IAA ester a lo largo del ciclo de siembra en el grano de las variedades de maíz Z ₀ y Z ₂₂	32
3.	Variaciones en el contenido de IAA amida a lo largo del ciclo de siembra en el grano de las variedades de maíz Z ₀ y Z ₂₂	33
4.	Variaciones en el contenido de ABA libre a lo largo del ciclo de siembra en el grano de las variedades de maíz Z ₀ y Z ₂₂	34
5.	Efecto de la densidad de siembra sobre la longitud de la mazorca en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	37
6.	Efecto de la densidad de siembra sobre el número de hileras por mazorca en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	38
7.	Efecto de la densidad de siembra sobre el número de granos por hilera en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	39
8.	Efecto de la densidad de siembra sobre el peso de la mazorca en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	40
9.	Efecto de la densidad de siembra sobre el peso del olote en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	41
10.	Efecto de la densidad de siembra sobre el rendimiento en grano por planta en las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	42
11.	Variaciones a lo largo del ciclo de siembra en el contenido de IAA libre en el grano de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	48

12. Variaciones a lo largo del ciclo de siembra en el contenido de IAA ester en el grano de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	49
13. Variaciones a lo largo del ciclo de siembra en el contenido de IAA amida en el grano de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	50
14. Variaciones a lo largo del ciclo de siembra en el contenido de ABA en el grano de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan	51
15. Contenido de IAA libre en el grano maduro de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan a tres densidades de siembra	55
16. Contenido de IAA ester en el grano maduro de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan a tres densidades de siembra	56
17. Contenido de IAA amida en el grano maduro de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan a tres densidades de siembra	57
18. Contenido de ABA en el grano maduro de las líneas de maíz Poza Rica y Tlaltizapan a tres densidades de siembra	58

RESUMEN

El mejoramiento de la producción de maíz puede obtenerse mediante los métodos de selección masal y mediante la búsqueda de líneas con caracteres específicos como la prolificidad. Estos métodos generan el incremento del rendimiento de los cultivos, aunque las bases bioquímicas asociadas a ellos aún no se hayan esclarecidas. El rendimiento en grano de los cultivos es producto de un proceso complejo en el que se involucran por lo menos dos aspectos: la capacidad de producción de fotosintatos y la eficiencia de la traslocación de éstos a los órganos demandantes, en este caso, los granos en desarrollo de la mazorca de maíz. Dentro del primer aspecto, la capacidad de producción de fotosintatos, ya algunos trabajos han sugerido la relevancia de utilizar marcadores bioquímicos de este proceso específico o algunos procesos asociados como criterios de evaluación para la selección de plantas de mejor rendimiento. El presente trabajo está encaminado a determinar los contenidos endógenos del ácido indol-3-acético (IAA) y el ácido abscísico (ABA), posiblemente relacionados con la eficiencia de la traslocación de fotoasimilados a los granos en desarrollo de las mazorcas de dos sistemas de maíz: el primero consiste en dos variedades, una variedad original (Z_0) y una variedad mejorada para rendimiento (Z_{22}) mediante 22 ciclos de selección masal, la cual es derivada de la variedad original; y un segundo sistema no prolífico-prolífico, en el que se trabajan dos líneas cuasi-isogénicas para prolificidad. Los contenidos de IAA y ABA se midieron durante la fase de llenado de grano y en el grano maduro. Para el caso del sistema no prolífico-prolífico, se evaluó el efecto de la densidad de siembra sobre la expresión de segundas mazorcas y sobre el contenido de IAA y ABA, hipotetizando una relación de estos reguladores con la modificación de la fuerza de demanda por nutrientes de los dos sistemas ensayados.

Los resultados de este trabajo indican que los niveles más altos de IAA se encuentran en los granos de la población mejorada (Z_{22}), la cual presenta una mazorca más grande y con mayor número de granos desarrollados por hileras; así como también, en los granos de ambas mazorcas del prolífico, en el cual se presenta un órgano adicional demandante de nutrientes (la segunda mazorca). Los niveles de IAA en la segunda mazorca del prolífico son semejantes que en la primera y los granos de mazorcas de plantas no prolíficas siempre presentan niveles menores. Por otro lado, el ABA, que ha sido relacionado con la regulación de la fuerza de la demanda, mediante la mediación de la descarga de sacarosa del floema al pedicelo y la subsecuente utilización del azúcar para la síntesis de almidón en el endospermo del grano, se encuentra en mayor cantidad en el grano de la variedad Z_{22} con respecto a la variedad Z_0 y en la línea prolífica que en la no prolífica.

I. INTRODUCCION

La producción agrícola constituye la base de la economía nacional en nuestro país y el cultivo del maíz ocupa el primer lugar debido a su importancia en la alimentación. La importancia de este cultivo ha propiciado que durante los últimos años se hayan intensificado los trabajos de mejoramiento e investigación básica sobre este cereal, que de manera conjunta pretenden incrementar el rendimiento y definir los parámetros no sólo ambientales, sino intrínsecos de la planta de maíz involucrados en su productividad. Los determinantes de la productividad económica o rendimiento incluyen factores endógenos que se encuentran regulados genéticamente y factores externos que interactúan en forma estrecha y compleja con el genotipo para determinar lo que será el rendimiento final en campo.

Durante los últimos años el trabajo de mejoramiento ha tenido un éxito indiscutible debido principalmente a la obtención de materiales de alto rendimiento y por otro lado materiales resistentes a plagas y condiciones ambientales adversas, sin embargo, la investigación acerca de los procesos bioquímicos involucrados en el rendimiento apenas se está iniciando, como es el caso de la búsqueda de marcadores bioquímicos específicos para alta productividad en grano. Este análisis bioquímico de los parámetros involucrados en el rendimiento constituye una iniciativa para apoyar el trabajo de los fitomejoradores, a fin de disponer de criterios confiables que permitan agilizar los procesos de selección y mejoramiento. Una intensa labor de investigación se ha realizado ya en la búsqueda de marcadores bioquímicos de rendimiento y estos trabajos han propuesto como candidatos a las actividades de enzimas de importancia en el metabolismo de carbohidratos, entre ellas la Ribulosa-1-5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco), que es la enzima responsable de la transformación de energía luminosa en energía química y de la sacarosa fosfato sintetasa (SPS-1), enzima involucrada en la síntesis de sacarosa en las hojas.

Entre los procesos fisiológicos relacionados con el rendimiento, pueden mencionarse la capacidad de producción de fotosintatos y la eficiencia de su traslocación y aprovechamiento para el crecimiento de los órganos de interés económico u órganos demandantes. Este aprovechamiento está determinado por la relación fuente-demanda entre los órganos productores de fotoasimilados (fuente fisiológica) y los órganos que requieren de ellos para su crecimiento y desarrollo (demanda fisiológica).

El desarrollo de las mazorcas laterales en el maíz se ve detenido en una etapa temprana y se cree que esto se debe al efecto de dominancia apical que la primera mazorca ejerce sobre ellos. En algunos casos sin embargo, pueden desarrollarse mazorcas múltiples en una planta de maíz, a lo que se ha denominado prolificidad. En estos casos los granos de las mazorcas inferiores a la primera no cesan la acumulación de materia seca, las auxinas como el ácido indol-3-acético (IAA) están relacionados con el efecto de dominancia apical y con el movimiento de nutrientes, mientras que el ácido abscísico (ABA) ha sido relacionado con la descarga de nutrientes a los granos en desarrollo y por lo tanto, se le considera un mediador en la fuerza de demanda del grano.

Estas características del ácido indol-3-acético (IAA) y el ácido abscísico (ABA), les señalan como candidatos ha ser considerados en un programa de búsqueda de marcadores bioquímicos para alta productividad.

Esta tesis esta abocada a la comparación de los niveles endógenos de ácido indol-3-acético (IAA) y ácido abscísico (ABA) en cuatro materiales de maíz: dos variedades contrastantes para rendimiento y dos líneas contrastantes únicamente para el carácter prolífico (mazorcas múltiples en una planta de maíz). Las variedades contrastantes para rendimiento son, una población original y una de un ciclo de selección masal avanzado que parte de esa población original. Estas variedades son apropiadas para la identificación de aquellas características fisiológicas y morfológicas sobre las cuales el proceso de fitomejoramiento ha tenido un efecto concomitantemente al observado sobre el rendimiento, de tal manera que pudieran identificarse marcadores bioquímicos específicos para alta productividad. Con base en el principio de las relaciones fuente-demanda, es de nuestro interés documentar los niveles endógenos de los fitoreguladores seleccionados, como posibles indicadores de la fuerza de demanda de la mazorca en desarrollo.

El segundo sistema de estudio consiste en la comparación de dos líneas de maíz cuasi-isogénicas para prolificidad. Estas líneas ofrecen la oportunidad de contrastar, mediante los niveles de fitoreguladores antes citados, la fuerza de demanda de una primera y una segunda mazorca desarrollándose al mismo tiempo en la misma planta. El objetivo global del presente trabajo es aportar a los fitomejoradores nuevos criterios de selección que se añadan y complementen a los criterios tradicionales.

II. ANTECEDENTES

2.1 FORMACION Y ESTRUCTURA DEL GRANO DE MAÍZ

El maíz es una planta monoica con un número cromosómico de 20 (Kiesselbach, 1980). Las flores estaminadas se forman en la espiga, la cual se encuentra en la parte terminal del tallo principal de la planta. Las flores pistiladas se localizan en la mazorca o elote. La polinización se efectúa mediante la caída del polen sobre los estigmas. El derramamiento del polen inicia entre 1 y 3 días antes de que los estigmas hayan emergido y continúa varios días después de que éstos se encuentran en condiciones de ser polinizados. La fertilización del óvulo se da generalmente entre 12 y 28 horas después de que los estigmas han sido polinizados (Phoehlman, 1985). La semilla es la estructura mediante la cual muchas plantas se propagan y aseguran su supervivencia. Esta estructura posee la capacidad estructural y funcional para originar una nueva planta autótrofa, a partir de los materiales almacenados en sus tejidos de reserva. La semilla del maíz se forma mediante el proceso de la doble fertilización, característico de las angiospermas y descubierto por Nawaschin en 1898. Los granos de las mazorcas del maíz no son semillas, sino frutos con una sola semilla (Kiesselbach, 1980) y alcanzan la madurez entre 40 y 50 días después de la fertilización (Lindsey, 1993). En el grano de maíz pueden distinguirse las siguientes estructuras:

1. El pericarpio o cubierta seminal
2. El endospermo
3. El embrión

El pericarpio es una cubierta que protege al grano. Este tejido se forma a partir de los tegumentos que rodean al óvulo (Niembro, 1988). El endospermo constituye la mayor parte del grano de maíz. Este tejido es producto de la fusión de un núcleo espermático del gametofito masculino con los dos núcleos polares del gametofito femenino. Las células del endospermo almacenan carbohidratos (principalmente almidón), lípidos y proteínas. En la base del endospermo, en la región opuesta a la placentación, las células superficiales se hayan modificadas a una función conductora que parece intervenir en la conducción de nutrientes desde la planta madre hacia el endospermo en desarrollo y por lo tanto al embrión (Kiesselbach, 1980). En el endospermo se localiza la aleurona, la cual es una capa de células especializadas que contienen enzimas hidrolíticas que serán utilizadas durante la movilización de reservas (Lindsey, 1993).

El embrión del maíz está localizado en la base del grano y es el resultado de la fertilización en el saco embrionario de la ovocélula por uno de los núcleos masculinos del tubo polínico. Está formado por un eje central o eje embrionario y por el escutelo u hoja primaria. El eje embrionario a su vez, está formado por la plúmula que contiene el tejido meristemático que originará al tallo y las hojas de la planta adulta y de la radícula que formará la raíz. El escutelo nunca funciona como una hoja verdadera, sino que se modifica como un órgano de almacenamiento que sirve para digerir y absorber al endospermo durante el crecimiento y desarrollo del embrión y la plántula

2.2 MOVILIZACIÓN DE SUSTANCIAS HACIA LA SEMILLA

Se sabe que los granos del maíz se forman de los fotosintatos producidos en las hojas situadas por encima del nivel de la mazorca durante el llenado de grano. En condiciones favorables, la traslocación de los fotosintatos provenientes de las hojas es rápida y eficiente y sólo una pequeña fracción de estos fotosintatos permanece en ellas por más de 24 horas (Tanaka, 1972).

En el grano de maíz se almacenan principalmente carbohidratos en forma de almidón y éste se sintetiza y almacena en los amiloplastos. La fuente de carbón para la síntesis de almidón es la sacarosa. (Echeverría, 1985). La sacarosa es la forma en que los azúcares son transportados a través del floema hacia los órganos demandantes, en este caso los granos de la mazorca en desarrollo.

Aunque ningún tejido vascular penetra en el endospermo, muchos autores han descrito células de absorción especializadas, en la región basal del endospermo, confirmando así que los azúcares son trasladados hacia el grano en desarrollo penetrando al endospermo a través de estas células especializadas y se ha sugerido también que la descarga de los azúcares del floema y su paso al endospermo involucra la ruptura de la sacarosa en glucosa y fructosa. Los estudios de la distribución de carbono marcado radiactivamente suministrado a plantas de maíz para evaluar los patrones de movilización de los azúcares hacia y dentro del grano, indican que efectivamente, la sacarosa se escinde en glucosa y fructosa antes o durante su movimiento desde los elementos del floema hacia el endospermo y que sacarosa radiactiva es rápidamente sintetizada en el endospermo (Shannon, 1972).

2.3. FOTOSÍNTESIS Y RELACIONES FUENTE-DEMANDA

La fotosíntesis constituye el proceso básico de captación y empleo de la luz solar para la producción de los componentes metabólicos fundamentales para el desarrollo de las plantas y se sabe que más del 90% del peso de los granos de maíz, es producto de la acumulación de los fotosintatos producidos por las hojas de la planta durante la fase de llenado de grano. En el maíz, las hojas que se localizan por encima de la mazorca constituyen el principal aporte de fotosintatos a los granos en desarrollo (Bewley, 1985). La fotosíntesis es un parámetro a considerar en los estudios de rendimiento, selección y mejoramiento. Tanaka y Yamaguchi (1972) mencionan que los trabajos realizados con respecto a la eliminación de hojas en las plantas de maíz indican que mientras más hojas son eliminadas menor resulta el rendimiento de grano y que la contribución de las hojas de la planta en el desarrollo del grano tiene un efecto diferencial de acuerdo a la posición en que estas hojas se localizan a lo largo del tallo. Kieselbach en 1948 (citado por Tanaka, 1972) determinó mediante estudios de defoliación parcial en las plantas de maíz, la generación de un incremento en la actividad fotosintética de las hojas que quedaban en la planta.

El incremento de la capacidad fotosintética se relaciona con una mayor actividad de la Rubisco (enzima encargada de la fijación de CO_2) en la hoja por encima de la mazorca durante el llenado de grano, posiblemente como respuesta a la mayor demanda de nutrientes en este período. En el caso de variedades contrastantes para rendimiento utilizadas en este trabajo, la mayor actividad de la Rubisco se ha reportado en la variedad mejorada (Zacatecas 58 ciclo de selección 12 (Z₁₂) con respecto a la variedad original adicional (Z₀) (Loza-Tavera, 1987). Estos resultados fueron corroborados para la variedad mejorada Z₁₈ con respecto a Z₀ en apoyo a que el proceso de selección masal para la obtención de variedades de alta productividad ha seleccionado plantas con mayor actividad de Rubisco (Martínez-Barajas 1992).

La actividad fotosintética proporciona los elementos esenciales requeridos para el desarrollo del grano, pero algunos estudios indican que no constituye el único factor que interviene en el proceso, sino que los mismos granos son importantes, ya que la eliminación de la mazorca genera una disminución en la tasa fotosintética de las hojas por disminución de la demanda ejercida sobre los órganos fuente de fotosintatos (hojas) y la acumulación de éstos en otros órganos de la planta como el tallo y la raíz.

Este abatimiento de la tasa fotosintética acelera también la senectud de las hojas. De acuerdo a estas consideraciones, la productividad de grano puede estudiarse con base en las relaciones fuente-demanda que se establecen entre las hojas productoras de los elementos necesarios para el desarrollo del grano y los granos demandantes de productos esenciales para su desarrollo. Tanaka y Yamaguchi (1972) mencionan que la eliminación de los órganos demandantes (mazorca) disminuye la demanda ejercida sobre los órganos productores capaces de fotosintetizar (hojas), generando así la acumulación de azúcares en otros órganos de la planta como por ejemplo el tallo o la raíz.

2.4 RENDIMIENTO EN GRANO

El maíz ocupa el segundo lugar entre los cultivos que integran el grueso de la fuente alimenticia para la población mundial, especialmente la de países en desarrollo. El mejoramiento de la productividad de las cosechas en estos países es de gran importancia para resolver los problemas de alimentación. El aumento de la producción en grano o rendimiento en grano es el objetivo fundamental de las técnicas de mejoramiento y de los procesos de selección (Tanaka, 1972).

2.4.1. Parámetros que determinan el Rendimiento en Grano

El rendimiento en grano es el producto del número y el peso de los granos de una mazorca (Reed, 1988) y es un parámetro de suma importancia para la productividad, por lo cual es incluido también en las consideraciones tanto de productores como de fitomejoradores.

Bajo las condiciones de siembra en el campo, podemos observar que la acumulación de materia seca de las mazorcas de las plantas de maíz no siempre continua hasta generar una mazorca bien desarrollada, por el contrario, de manera general podemos observar que los granos de muchas mazorcas cesan esta acumulación y abortan antes de llegar a la fase activa de llenado de grano. El rendimiento en grano se ve disminuido como consecuencia de este aborto (Hanft, Jones y McLaren, 1988; citados por Reed, 1989).

En los cultivos de maíz no es poco común observar plantas que no producen mazorcas o bien que las producen con tamaños inferiores a los esperados o características poco deseables en el grano (ya sean de tamaño, color o textura). También puede darse el caso de la obtención de plantas con características poco adecuadas para resistir condiciones ambientales adversas (como tallos angostos, largos y débiles) o susceptibles a enfermedades. Todos estos factores son determinantes para que en los cultivos de maíz no se obtengan los rendimientos óptimos esperados y que la producción de grano se encuentre por debajo del rendimiento potencial.

Las limitaciones en el rendimiento en grano pueden ser determinadas mediante el estudio de las relaciones que se establecen entre los órganos que proporcionan los fotoasimilados al grano en desarrollo (fuente) y la capacidad del grano para utilizarlos (demanda) (Schoper, 1982). Se ha reportado que el número de granos por unidad de área sembrada, esto es, la demanda fisiológica, es el factor determinante que controla la diferencia entre variedades con respecto a su aptitud para el rendimiento de grano en maíz (Tanaka, 1972).

El número de granos por unidad de área sembrada depende principalmente de tres factores que son:

1. el número de plantas por unidad de área sembrada,
2. el número de mazorcas por planta y
3. el número de granos por mazorca (Tanaka, 1972).

En la selección del maíz, una de las metas principales es la de incrementar el rendimiento en grano por planta, para lo cual se requiere de mantener un alto porcentaje de plantas que desarrollen mazorcas, las cuales a su vez deberán poseer un alto número de granos por mazorca. En el trabajo de mejoramiento para el desarrollo de variedades de alto rendimiento se pretende obtener híbridos que produzcan una mazorca grande, con un alto número de hileras y un número también alto de granos por hilera, es también deseable que se tengan cortos períodos a floración femenina; y también que las variedades posean mayores índices de acumulación de materia seca (Tanaka, 1972). De acuerdo a los criterios establecidos, se consideran algunos parámetros de selección para la obtención de variedades de alto rendimiento. El análisis de los componentes del rendimiento incluye número y tamaño de mazorcas por planta, número de hileras, número de granos por hilera y peso total del grano.

En el método de selección masal se escogen mazorcas basándose en las características de la planta y de la mazorca. La semilla que se obtiene de estas mazorcas se mezcla y se siembra en masa (Phoehliman, 1965).

2.4.2 Influencia de la densidad de población sobre el rendimiento en grano

La densidad de siembra influye sobre el rendimiento en grano. El número de hileras por mazorca, el número de granos por hilera y el número total de granos por mazorca son afectados por las variaciones en la densidad de siembra (Tetio-Kagho, 1988). El aumento de la densidad genera un incremento del índice de área foliar y de la acumulación de materia seca, y modifica la captación de luz a lo largo del dosel (Tetio-Kagho, 1988). A altas densidades de siembra, el rendimiento por planta disminuye, mientras que el rendimiento por unidad de área aumenta (Duncan, 1958 citado por Tetio-Kagho, 1988); los tallos de las plantas se toman más altos y delgados, y se hacen más susceptibles a problemas de acame (la rotura del tallo por debajo de la mazorca). La altura y el diámetro de la planta están fuertemente influenciados por las condiciones ambientales como la luz, la temperatura y los factores nutricionales.

Un mayor número de granos con un incremento en el peso del grano por planta se asocia con bajas densidades de siembra (Tanaka, 1972). Sin embargo, el rendimiento por unidad de área disminuye (Baezinger y Glover, 1980 citados por Tetio-Kagho, 1988).

Las altas densidades de siembra implican una mayor competencia por nutrientes por unidad de área en comparación con las bajas densidades de siembra. Esta deficiencia nutricional impuesta a altas densidades de siembra genera la disminución en el desarrollo general de las plantas, como pudieran ser tamaño de raíces, tallos y hojas, lo cual limita también, entre otros aspectos, el área foliar capaz de captar la luz requerida para la realización de la fotosíntesis que posteriormente abastecerá de nutrientes a los granos de la mazorca en desarrollo. Por otro lado, las altas densidades de siembra generan un efecto de sombreado entre las plantas, lo que induce la elongación de los tallos de las plantas en busca de la captación de luz (Duncan, 1975). Estos tallos son largos, pero endebles, lo cual hace al cultivo poco resistente al acame. En conjunto estos factores generan la disminución del rendimiento por planta y el incremento del rendimiento por área a altas densidades de siembra.

2.5. PROLIFICIDAD Y RENDIMIENTO

2.5.1 Dominancia apical y prolificidad

La dominancia apical ha sido definido como la inhibición del crecimiento de yemas laterales debida a la yema o meristemo apical (Harris, 1976). Algunos autores han sugerido que este efecto es generado por el establecimiento de una competencia por nutrientes entre los órganos de la planta (Bidwell, 1979) y que las auxinas, hormonas vegetales de transporte basipetalo, participan en el proceso ya que se ha observado que éstas, afectan la dirección de la traslocación y provocan un flujo de nutrientes hacia los sitios de síntesis o de aplicación. La presencia de auxinas parece generar un gradiente que asegura un adecuado suministro de nutrientes hacia ciertos órganos (Bidwell, 1979).

En el maíz como en otras plantas se presenta este fenómeno denominado dominancia apical. En este caso, las mazorcas inferiores a la primera, con frecuencia abortan, i.e. cesa el crecimiento del grano antes de llegar a la fase lineal de acumulación de materia seca (Hanft, 1986), durante la floración, desarrollándose solamente la primera mazorca y determinando así una considerable baja en el rendimiento final del grano de los cultivos (Reed, 1989).

El fenómeno de dominancia apical en el maíz, se define por lo general, como la represión del desarrollo de las mazorcas inferiores por la primera mazorca y existe fuerte evidencia acerca de la participación de hormonas difusibles en el proceso (Harris, 1976), aunque su modo de acción y los detalles del control hormonal no están aún esclarecidos.

2.5.2. Efecto de la densidad de población sobre la expresión de la prolificidad

En el maíz generalmente se desarrolla una sola mazorca por planta, pero en algunas plantas puede presentarse la prolificidad. La prolificidad se define como la presencia de mazorcas múltiples en una misma planta (Phoehlman, 1965). El establecimiento de líneas prolíficas resulta de especial interés para los productores, ya que esta característica muestra una estrecha relación con la productividad y el rendimiento.

El número de mazorcas por planta se considera fuertemente influido por la densidad de población, observándose una disminución conforme aumenta la densidad. Este efecto de la densidad sobre el número de mazorcas por planta tiene el problema, según se ha reportado, de que no compensa la disminución en la población de plantas y de que con frecuencia, la segunda mazorca que se obtiene es pequeña y de pocos granos, lo que provoca bajos rendimientos de grano a bajas densidades de siembra aún en los maíces con más de una mazorca o prolíficos (Tanaka, 1972)

Sin embargo, las plantas prolíficas producen más grano que las no prolíficas del mismo genotipo y esta característica bajo condiciones de manejo adecuadas podría reportar un beneficio importante para los productores (Harris, 1976).

2.5.3. El aborto del grano en maíz

El desarrollo de segundas mazorcas en el campo y solamente en algunas plantas es un fenómeno que aún no se encuentra totalmente clarificado, pero algunas investigaciones han mostrado que existe un período crítico para el desarrollo de la mazorca que se da cerca de la emergencia de los estigmas (Early et al, 1967, Frey, 1981 y Hanway, 1969; citados por Schoper, 1982).

El aborto de las segundas mazorcas de las plantas de maíz parece estar condicionado por una carencia de sincronía de la exposición de los estigmas de las mazorcas inferiores a la primera mazorca con respecto a ésta. En experimentos de remoción de la primera mazorca, se ha podido observar que si ésta se realiza durante los cuatro días posteriores a la emergencia de los estigmas, las segundas mazorcas se desarrollan adecuadamente. Si la primera mazorca es removida después de estos 4 días posteriores a la emergencia de los estigmas las segundas mazorcas ya no se desarrollan. Estas observaciones apoyan la sugerencia de que existe un período determinante para el desarrollo del grano y que éste parece no iniciarse hasta cinco días después de la exposición de los estigmas de la primera mazorca (Harris, 1976 y Prine, 1971). Otros experimentos, en los que las mazorcas se cubrían hasta el tiempo de emergencia de los estigmas y que después eran polinizadas a diferentes intervalos de tiempo generaron resultados en los que se observa que algunos tratamientos con polinización ventajosa para la segunda mazorca incrementaban la incidencia de su desarrollo en las plantas (Harris, 1976).

Algunos autores han sugerido que el aborto de las segundas mazorcas en maíz pudiera deberse a un insuficiente suministro de los fotosintatos requeridos para sustentar su desarrollo y/o a la alteración de la activación o el transporte de algunas hormonas vegetales. A este respecto, se ha determinado que el etileno puede inducir el aborto del grano en plantas de maíz y que el ácido abscísico también puede hacerlo bajo condiciones in vitro. El aborto del grano es definido como el cese del crecimiento del grano antes de llegar a la fase lineal de acumulación de materia seca (Hanft, 1986). El aborto del grano tiene como consecuencia la disminución de la masa del grano, lo cual repercute en el rendimiento final de los cultivos. Algunos trabajos al respecto (Reed, 1988), han permitido establecer que el aborto se incrementa cuando durante el período de floración, las plantas son sometidas a sombreado con la consiguiente reducción de la fotosíntesis. Sin embargo estos trabajos no proporcionan suficiente evidencia para determinar si un ineficiente suministro de fotosintatos al órgano demandante es el factor desencadenante del aborto, o si son otros factores los que lo inician (Reed, 1988).

2.6. PAPEL DEL CONTROL HORMONAL EN EL ABORTO DEL GRANO

2.6.1. Las Hormonas en el desarrollo de la planta

Las hormonas vegetales o reguladores del crecimiento son compuestos químicos que en bajas concentraciones pueden controlar la tasa de crecimiento y ciertos patrones de diferenciación de las células vegetales (Kaldewey, 1971). A diferencia de las hormonas descritas para los animales, las hormonas vegetales no son proteínas y no se sintetizan exclusivamente en sitios específicos como las glándulas. Las hormonas vegetales pueden sintetizarse en el mismo órgano de la planta en el que van a actuar o pueden sintetizarse en lugares distintos a su sitio de acción y ser transportadas hacia él. Debido a estas diferencias, las hormonas vegetales han sido denominadas también reguladores del crecimiento. Estas hormonas o reguladores del crecimiento vegetal juegan un papel determinante en el desarrollo de las plantas en aspectos como el crecimiento y diferenciación, maduración de frutos, abscisión de hojas, etc., dejando claro así, su importante papel sobre los mecanismos de control del crecimiento en la planta completa y en los órganos individuales. El transporte de las hormonas vegetales a través de la planta es un proceso sobre el cual debe existir una estricta regulación debido a la gran variedad de procesos en los que intervienen y la vital importancia de su oportuna ocurrencia y sincronización. Aunque para el caso del transporte del ácido abscísico (ABA) existe poca evidencia que sugiera la existencia de patrones

específicos, para el caso de ácido indolacético se ha demostrado la existencia de un transporte polarizado (Wareing, 1977).

Las hormonas vegetales o reguladores del crecimiento se han dividido en cinco grupos de manera general: auxinas, citoquininas, giberelinas, inhibidores y el etileno. Los efectos de todas estas sustancias sobre el crecimiento y los procesos fisiológicos de las plantas dependen en gran medida de las concentraciones a que se encuentran en un tejido y en un momento particular del desarrollo cada órgano tiene un rango promotor y otro inhibidor del crecimiento. Las auxinas promueven el crecimiento en raíces, yemas y tallos a concentraciones menores de aproximadamente 10^{-11} M y 10^{-5} M, por encima de las cuales, el crecimiento se inhibe. El ácido indol-3-acético (IAA) es la principal auxina presente en los tejidos vegetales, mientras que el ácido abscísico (ABA) se encuentra en el grupo de los inhibidores. Algunas funciones particulares de cada una de estas sustancias las hacen importantes en las consideraciones sobre dominancia apical y aborto del grano en maíz. El ácido indolacético (IAA) se asocia con el fenómeno de dominancia apical, responsable del desarrollo de únicamente la primera mazorca en las plantas de maíz y el aborto de los granos de segundas o terceras mazorcas. Se sabe que IAA actúa como un atractor de nutrientes hacia sus sitios de síntesis o de aplicación y que es la principal auxina sintetizada en las semillas y que será posteriormente utilizado para el crecimiento de las plántulas. Por otro lado, al ácido abscísico se le considera implicado en la regulación de la fuerza de la demanda en los granos de frijol, soya y algunas hortalizas. Se considera que el ABA puede regular el suministro de asimilados al grano en desarrollo y mediar así el proceso de llenado de grano. Se ha propuesto que el ABA puede intervenir en la descarga de asimilados del floema y el transporte al grano. Se sabe también que el nivel de ABA en el grano se incrementa coincidentemente con la acumulación de materia seca y alcanza su nivel máximo antes de la madurez fisiológica (Jones, 1987)

Estudios *in vitro* sobre el aborto de granos de maíz indican que una vez iniciado el aborto, el ABA puede acelerarlo y el IAA puede promover el desarrollo del grano que *in vivo* se ha detenido (Harris, 1976). Estas características del IAA y el ABA determinan la importancia de considerar sus patrones de acumulación en los granos de plantas contrastantes para rendimiento en las que se ha observado que el incremento del rendimiento final de grano está asociado directamente con el incremento del rendimiento por planta y tal vez indirectamente con un incremento en los nutrientes utilizados para el desarrollo del grano.

2.6.2. Ácido indol-3-acético: (IAA)

El conocimiento de la acción de las auxinas fue mencionado ya por Charles y Francis Darwin en 1880 cuando reportaron los efectos de la curvatura de coleóptilos en presencia de luz, pero no fue sino hasta 1928 que Went demostró que esta curvatura era debida a una sustancia producida en los ápices de los coleóptilos que se difundía a lo largo de éstos provocando el efecto que los primeros investigadores habían observado y denominó auxina (del griego *auxein*, crecer), a esta sustancia producida por el coleóptilo (Schneider, 1978).

Las auxinas se encuentran presentes en todas las plantas superiores. Desde el descubrimiento de ácido indolacético (IAA) como una auxina, ha podido observarse que se encuentra en la mayoría de las especies y se piensa que es la principal auxina y que aunque existen otras sustancias en las plantas que poseen actividad auxínica, éstas están químicamente relacionadas con el IAA (Wareing, 1981). Aparte de encontrarse en forma libre, las auxinas pueden también presentarse en formas conjugadas. En estos casos, pueden presentarse unidas mediante un enlace peptídico a aminoácidos o bien a péptidos (forma amida), o unidas por un enlace éster a varios carbohidratos (forma éster) (Cohen, 1982). Para el caso del maíz, los primeros estudios sobre formas conjugadas de las auxinas fueron realizados por Cholodny en 1935 (Cohen, 1982). Las formas conjugadas pueden separarse provocando la liberación de la forma libre de IAA, lo cual se establece como un importante mecanismo de control de los niveles de IAA en la planta (Cohen, 1982). El estudio de estos conjugados ha manifestado que estas formas no parecen ser activas, pero que su hidrólisis y posterior liberación de IAA libre, está estrechamente relacionada con eventos de crecimiento (Bialek, 1983).

Se ha sugerido que el proceso reversible de formación de conjugados y su hidrólisis, regulan el nivel de IAA libre presente en los tejidos vegetales. También se ha propuesto que los conjugados protegen a la molécula de IAA contra la degradación por peroxidases (Cohen, 1982). Los conjugados son también la forma de almacenamiento y transporte. En diversas partes de la planta, pero principalmente en el grano maduro para el caso del maíz, la mayor proporción de IAA se encuentra presente en forma esterificada (Nowacky, 1980). El endospermo de los granos maduros de maíz contiene poco IAA libre y grandes cantidades de la forma esterificada. Durante la germinación, que constituye un período período de intensa actividad metabólica y división celular (Bialek, 1989), el IAA se incrementa (Sánchez de Jiménez, 1991) debido posiblemente a la hidrólisis de los conjugados.

Las auxinas intervienen en la movilización de nutrientes en la planta. Tratamientos de segmentos de hoja con auxinas muestran que los aminoácidos y otros elementos nutritivos se ven atraídos hacia la parte tratada. Resultados similares se han obtenido en plantas intactas. Los niveles de IAA son máximos en el grano de maíz durante las últimas etapas de su desarrollo. El IAA posteriormente se acumula en el grano en sus formas conjugados. El IAA de los conjugados en el endospermo durante la germinación del maíz es trasladado al ápice del coleóptilo donde regula el crecimiento de las células de la zona de elongación de este órgano (Bewley, 1985).

2.6.3. Ácido abscísico: (ABA)

Como ya se ha mencionado el efecto de las hormonas vegetales o reguladores del crecimiento depende de su concentración. Mientras que una sustancia puede promover ciertos procesos fisiológicos a unas concentraciones, a otras puede inhibirlos. Sin embargo e independientemente de este criterio, existe un grupo al que de manera general se le ha denominado: Inhibidoras. Este grupo está constituido por un amplio y variado conjunto de sustancias que se encuentran en las plantas y que funcionan interactuando con las sustancias promotoras del crecimiento, regulando el balance que debe existir para controlar los fenómenos de crecimiento. Aunque al ácido abscísico fue originalmente considerado como un inhibidor del crecimiento, se sabe ahora que al igual que otras hormonas vegetales, posee múltiples papeles en la fisiología de las plantas. Cada una de estas funciones está determinada por el tejido, el momento en el desarrollo y las condiciones ambientales (Zeevart, 1988).

La existencia del ABA comenzó a elucidarse en los estudios de abscisión y dormancia de las semillas al final de los años cincuentas, pero fue aislado y determinada su estructura química hasta 1965 por Cornforth y Miborrow, y por Ryback y Wareing respectivamente (Wareing, 1977). Entre los efectos importantes de ABA en la planta se ha evidenciado que ejerce influencia en los procesos de dormancia de las semillas (Hole, 1989), evitando la germinación precoz de éstas, mientras que también influye en el crecimiento del embrión. La acumulación de materia seca en los granos de maíz va acompañada del incremento de los niveles de ABA (Zeevaart, 1988).

En el estudio de la abscisión se ha considerado que se conjunta la participación del ácido indolacético, el ácido abscísico y el etileno. El papel del ABA en los procesos de abscisión de hojas y frutos, puede ser directo y es propuesto por algunos autores como un regulador a lo largo de todo el proceso, mientras que otros le confieren una participación menos directa, en la que solamente es un mediador de la producción o del mecanismo de acción del etileno, al cual consideran como el principal promotor de la abscisión. El IAA por otro lado, es considerado como el principal inhibidor del proceso de abscisión (Suttle, 1993).

La acumulación de ABA durante el desarrollo de los granos de maíz alcanza uno o dos picos para después disminuir conforme la semilla se seca. El ABA previene que el embrión pase directamente de la embriogénesis a la germinación y le impone un estado de quiescencia evitando así la germinación precoz. Se cree que también inhibe la traducción de ciertos mensajeros en embriones inmaduros, los cuales son necesarios para la traducción de proteínas que requieren ser sintetizadas justo después de la germinación. (Bewley, 1985).

2.6.4. Papel del IAA y el ABA en el aborto del grano en maíz

Es claro que todos los procesos de desarrollo de la planta se llevan a cabo mediante la acción conjunta de las hormonas y el caso del aborto (que hemos definido como el cese del crecimiento de los granos de maíz antes de llegar a la fase lineal de acumulación de materia seca) del grano en el maíz no constituye una excepción. Reed y Singletary (1989) realizaron experimentos trabajando con granos de maíz a fin de determinar cual era la señal determinante del aborto. Los granos de maíz, según sus resultados, abortan entre los 8 y los 12 días posteriores a la floración o antesis. Durante este período entre los 8 y los 12 días después de antesis, no encontraron diferencias en los niveles de azúcares reductores, sacarosa y almidón entre los granos que abortaron y los que no abortaron. Estos datos les llevan a sugerir que el aborto no es iniciado por un inadecuado suministro de azúcares al grano en desarrollo, ya que se dé aborto o no, los azúcares se encontraban en la misma cantidad en ambos casos. Determinaron también los niveles endógenos de citoquininas, IAA y ABA y observaron que al inicio del período de aborto no se detectaban diferencias entre los granos que no abortaban y los que si lo hacían, pero una vez concluido el aborto, los granos abortados presentaban mayor contenido de ABA y menor de IAA que los granos no abortados. Con base en estos resultados, sugieren que aunque una señal hormonal de IAA o ABA no inicia el aborto, éstos sí intervienen posteriormente en el proceso.

2.7 HIPÓTESIS

Con base en los antecedentes descritos anteriormente se plantearon las siguientes hipótesis para la realización del presente trabajo:

- 1 Si el IAA y el ABA están relacionados con la atracción y descarga de nutrientes hacia los granos en desarrollo y su almacenamiento es importante para los eventos de germinación, y si se sabe que las mazorcas de la variedad mejorada son de mayor tamaño que las de la variedad original y que los Prolíficos deben proveer nutrientes para el desarrollo de dos mazorcas por planta en comparación de una mazorca única para el caso de los materiales No Prolíficos, entonces los niveles endógenos de IAA y ABA deben diferir entre: a) la variedad original (Z_0) y la variedad mejorada (Z_{22}), b) la primera y la segunda mazorca de la línea PR92B (prolífico) y c) la mazorca única de la línea TL91B (no prolífico) y la primera mazorca de la línea PR92B (prolífico).
2. Si la densidad de siembra afecta la expresión de la prolificidad en las plantas de maíz, entonces este factor puede también alterar la eficiencia de captación de nutrientes de los granos de una segunda mazorca, lo que pudiera modificar los contenidos de IAA y ABA de la primera mazorca.

2.8 OBJETIVO GENERAL

Comparar el contenido de IAA y ABA, durante el llenado de grano y en el grano maduro en mazorcas de variedades contrastantes para rendimiento y líneas de maíz no prolíficas-prolíficas

2.9 OBJETIVOS PARTICULARES

1. Comparar los niveles endógenos de las formas libres y conjugadas de IAA y ABA durante el llenado de grano y en el grano maduro de las variedades Zacatecas 58 ciclos de selección 0 y 22 y de las líneas TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico)
2. Realizar el análisis de rendimiento de las variedades de maíz Zacatecas 58, ciclos de selección 0 y 22, y de las líneas TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico) en función del tamaño y peso de la mazorca, número de hileras por mazorca, número de granos por hilera, rendimiento de grano por planta y rendimiento por hectárea al final del ciclo.
3. Comparar la acumulación de materia seca, el área foliar y el índice de cosecha al final del ciclo entre las variedades de maíz Zacatecas 58, ciclos de selección 0 y 22 y las líneas TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico).
4. Comparar el efecto de la densidad de siembra sobre el número de mazorcas: a) entre las líneas Tlaltizapan 91-B (no prolífico) y Poza Rica 92-B (prolífico) y b) para el caso de esta última línea sobre la expresión específicamente de las segundas mazorcas.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización del presente trabajo se efectuaron análisis del material en el campo, determinación de niveles hormonales en el laboratorio y análisis de rendimiento del material cosechado. Para el desarrollo del trabajo de laboratorio y campo se contó con el equipo y las instalaciones de la Estación Tlaltizapan del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, CIMMYT; el Departamento de Bioquímica de la Facultad de Química de la UNAM y el Laboratorio de Plant Stress Physiology de la Estación Agrícola Experimental de Weslaco, Texas.

3.1 ÁREA DE TRABAJO

Los estudios se realizaron con material sembrado durante el ciclo 93-A (otoño-invierno) del anexo de la Estación Tlaltizapan del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, CIMMYT, localizada en el municipio de Tlaltizapan, Morelos. La zona de cultivo se encuentra a una altitud de 940 m snm, a 99°08' longitud Oeste y 18°41' latitud Norte. Se presenta una precipitación promedio anual de 821 mm y una temperatura media anual de 23°C.

3.2. MATERIAL BIOLÓGICO

Se sembraron 4 materiales. La semilla de las variedades de maíz contrastantes para rendimiento, Zacatecas 58 ciclos de selección 0 (variedad original) y Zacatecas 58 ciclo de selección 22 (variedad mejorada) obtenida mediante el método de selección masal por el Dr. José Molina Galán (Molina-Galán, 1993 y Martínez-Zambrano, 1992) del Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.

Las líneas cuasi-isogénicas para prolificidad fueron proporcionadas por el CIMMYT. Estas fueron una variedad no prolífica (Tlaltizapan TL91B) y una variedad prolífica (Poza Rica PR92B).

3.3 UNIDAD EXPERIMENTAL

La parcela experimental consistió de 50 surcos de 5m, separados a 80cm y a una distancia de 25cm entre planta para el caso de los materiales Zacatecas 58 ciclos de selección 0 y 22. Para los materiales prolífico y no Prolífico se usaron tres diferentes distancias entre planta a fin de ensayar tres densidades de siembra. De los 50 surcos totales 24 se utilizaron para el sistema no prolífico-prolífico y 26 para Zacatecas 58 ciclo 0-Zacatecas 58 ciclo 22.

Para el sistema no prolífico-prolífico se trabajó con tres distintas densidades de siembra que permitieran determinar la influencia de la densidad de población sobre la expresión de la prolificidad y sobre las características del grano obtenido. Los tres niveles de densidad trabajados fueron:

- a) Densidad baja (15,000 pl/ha), con una distancia entre plantas de 80cm.
- b) Densidad Intermedia (35,000 pl/ha), con una distancia entre plantas de 33cm.
- c) Densidad Alta (65,000 pl/ha), con una distancia entre plantas de 20cm.

3.4 SIEMBRA Y PRACTICAS DE CULTIVO

Las líneas prolífica-no prolífica fueron sembradas el 16 de noviembre de 1992 y las variedades contrastantes para rendimiento Z_0 y Z_{22} se sembraron el 18 de noviembre de 1992.

La línea TL91B (no prolífico) se encontró en floración a los 67 días después de la siembra y la polinización se efectuó manualmente a los 78 días después de la siembra. El material fue cosechado el 26 de abril de 1993 para un ciclo de 181 días.

La línea PR92B (prolífico) se encontró en floración 71 días después de la siembra y la polinización se efectuó a los 78 días después de la siembra. El material fue cosechado el 26 de abril de 1993 y la duración del ciclo fue de 181 días.

La variedad original Zacatecas 58 (Z_0) se encontró en floración 47 días después de la siembra y la polinización se realizó a los 57 días después de la siembra. El material fue cosechado el 23 de marzo de 1993 y presentó un ciclo de 125 días.

La variedad Zacatecas 58 ciclo de selección 22 (Z_{22}) floreció 55 días después de la siembra y fue polinizada 63 días después de la siembra. Se cosechó el 30 de marzo de 1993 y presentó un ciclo de 132 días.

Siembra y prácticas de cultivo: Estación Tlaltizapan del CIMMYT durante el ciclo otoño-invierno 93-A.

	FECHA DE SIEMBRA	DÍAS A FLORACIÓN (DDS)	DÍAS A POLINIZACIÓN (DDS)	DÍAS A COSECHA (DDS)
Z_0	18/NOV/1992	47	57	125
Z_{22}	18/NOV/1992	55	63	132
TLALTIZAPAN 91-B	16/NOV/1992	67	78	161
POZA RICA 92-B	16/NOV/1992	71	78	161

DDS= Días después de la siembra.

3.5. MUESTREOS Y REGISTRO DE DATOS

Para el caso de las variedades contrastantes para rendimiento, Zacatecas 58 ciclo de selección 0 (Z_0) y Zacatecas 58 ciclo de selección 22 (Z_{22}), se realizaron 4 muestreos durante la fase activa de llenado de grano. Durante estos muestreos se colectaron las mazorcas para realizar los ensayos hormonales de grano en el laboratorio.

Para las líneas cuasi-isogénicas para prolificidad, TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico), se efectuaron 4 muestreos durante la fase de llenado de grano. Durante los muestreos el material colectado consistió de primeras y segundas mazorcas para el caso del material prolífico. Para el caso del material no prolífico se muestrearon las mazorcas únicas de la planta.

Registro de datos.

- a) Área foliar. Se obtuvieron los datos para la hoja correspondiente a la mazorca. Los resultados se reportan en cm^2 y fueron obtenidos mediante el uso de un aparato portátil para la cuantificación de área foliar (Portable Area Meter LI-3000 LI-COR).
- b) Altura de planta. Esta se midió desde la base de la planta hasta la base de la espiga al tiempo de la cosecha.
- c) Acumulación de materia seca. Esta fue determinada al final del ciclo pesando las plantas completas después de someterlas a secado.
- d) Días a floración masculina. Desde la fecha de la siembra hasta la fecha en la que el 50% de la parcela se encontró en antesis.
- e) Longitud de mazorca. Registrada al tiempo de la cosecha en 10 mazorcas de cada parcela.
- f) Peso de la mazorca. Obtenido de 10 mazorcas al tiempo de la cosecha, después de llevarlas a peso constante.
- g) Rendimiento en grano por planta. Se obtuvo de llevar 10 mazorcas cosechadas a peso constante y desgranarlas.
- h) Peso del olote. Se obtuvo por diferencia entre el peso de las mazorcas y el rendimiento en grano por planta. Se tomaron 10 mazorcas.
- i) Número de hileras por mazorca. Se obtuvo de 10 mazorcas cosechadas.
- j) Número de granos por hilera. Se obtuvo por conteo en 10 mazorcas a cosecha.
- k) Producción de grano. Kilogramos totales obtenidos para cada uno de los materiales trabajados al final del ciclo.
- l) Rendimiento en grano por hectárea. Se calculó a partir de los datos de producción de grano y área sembrada. Se reporta como ton/ha .
- m) Índice de cosecha. Obtenido a partir de los datos de acumulación de materia seca y producción de grano.

3.6. ANÁLISIS HORMONAL

3.6.1. Colecta y Almacenamiento del Material

Las mazorcas y las hojas colectadas en el campo se colocaron en nitrógeno líquido inmediatamente después de ser cortadas a fin de evitar al máximo cambios en la composición original del material durante su transporte hasta el laboratorio. Posteriormente el material se liofilizó, se pulverizó y se almacenó a -70°C hasta el momento de realizar el análisis (Datos no publicados de Rivier indican que almacenando el material vegetal a -30°C las pérdidas de IAA no exceden en promedio el 1% mensual).

3.6.2. Extracción

La cantidad de tejido utilizado fue de 0.1 g (peso seco) de grano. A cada muestra se le adicionaron 10ml de una solución fresca de acetona 90% con 100mg/l de ácido ascórbico como antioxidante. Se adicionaron los estándares internos C13-IAA=280 ng (Cohen, 1986) y D-ABA=480 ng. Las muestras se mezclaron durante una hora a temperatura ambiente y la extracción se continuó durante toda la noche a 4°C (Dunlap, 1989).

Las muestras se filtraron a través de filtros para jeringas de Fisher (No. Cat. 09-731-223) y la acetona se evaporó bajo una corriente de nitrógeno a una temperatura de 40°C (Pierce Reacti-therm heating/stirring module). Después de evaporar la acetona, las muestras se mantuvieron en hielo para centrifugar después a 12,000 rpm durante 10 min a 4°C utilizando una microfuga para tubos eppendorf 5415. El pH de las muestras fue ajustado a 7 con NaOH 0.1M para realizar 2 veces una partición con hexano, después de lo cual se transfirieron a tubos graduados de 15ml y se diluyeron a 12ml con agua destilada. Se realizó la determinación de la forma libre y los conjugados de IAA (Bialek, 1983 y 1989) y solamente la forma libre de ABA. Las muestras se dividieron para el análisis de las formas libre, éster y amida de IAA, en una fracción de 6ml y dos fracciones de 3ml cada una. La fracción para el análisis de IAA y ABA libres (6ml) se ajustó a pH 2.5 con HCl 0.1N. La fracción para el análisis de la forma conjugada éster (3ml) se llevó a una concentración aproximada de 1N con hojuelas NaOH y se agitó a temperatura ambiente durante una hora. El pH se ajustó a 2.5 con HCl 1N y se hizo una partición con hexano (Baldi, 1989).

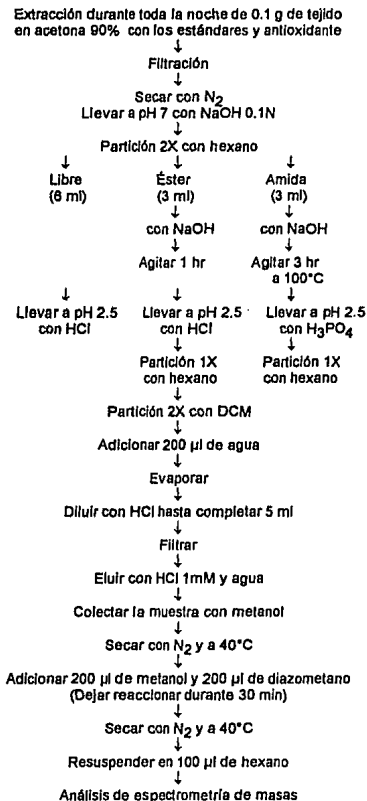
La fracción para el análisis de la forma conjugada amida (3ml) se llevó a una concentración aproximada de 7N con NaOH y se calentó durante 3 horas a 100°C. El pH se ajustó a 2.5 con H₃PO₄ y se efectuó una partición con hexano (Kai-Hsien, 1988). Las muestras para el análisis de formas libre y conjugadas se sometieron a partición 2 veces con diclorometano, se les adicionaron unos 200 µl de agua y se evaporó el diclorometano (DCM) en un rotavapor. El volúmen de la muestra evaporada se llevó a 5ml con HCl 1mM y se filtró a través de filtros de nylon 66 y microcolumnas sep-pak C18. El filtro se removió y la microcolumna sep-pak se lavó secuencialmente con 4ml de HCl 1mM y 3ml de agua. A continuación se centrifugó la microcolumna durante un minuto y se pasaron 5ml de metanol a un vial de 7ml a través de ella y un filtro de nylon limpio. Las muestras contenidas en los viales se secaron con nitrógeno en un baño de 40°C. A las muestras secas se les adicionaron 200 µl de metanol y se metilaron con 200 µl de diazometano (Cohen, 1984) dejando reaccionar durante 30 minutos para posteriormente secarlas con nitrógeno (Dunlap, 1989).

3.6.3. Análisis de Espectrometría de Masas (Hedden, 1986, Kai-Hsien, 1988, Rivier, 1986 y Sitbon, 1993)

Las muestras purificadas y metiladas se disolvieron en 100 µl de hexano y se analizaron utilizando un espectrómetro de masas Hewlett Packard 5970 (GC-MS: gas chromatography-selected ion monitoring-mass spectrometry). Se inyectaron 2 µl de muestra que fueron cromatografiadas en una columna J&W 1210713, DB 1701. La temperatura inicial del proceso fue de 65°C y después de 1 min ésta se incrementó 15°C por minuto hasta alcanzar 225°C y se mantuvo así durante 3 min, al término de los cuales se incrementó nuevamente hasta 250°C. El IAA se determinó con base en los datos de abundancia de los iones monitoreados m/z 130, 136, 189 y 195. El ABA fue determinado de acuerdo a los datos de abundancia obtenidos para los iones m/z 162, 166, 190 y 194. El tiempo de retención para el IAA fue de 11.38 min y 14 min para el ABA y el tiempo de corrida para cada muestra fue de aproximadamente 20 min.

Los resultados de los parámetros agronómicos y bioquímicos que fueron evaluados en este trabajo se sometieron a análisis estadístico. Se aplicaron un análisis de varianza y la prueba de Tuckey para establecer las diferencias significativas entre las variedades y líneas utilizadas.

3.8.4. Diagrama de flujo para el procedimiento de extracción y análisis de espectrometría de masas de IAA y ABA de granos de maíz (Modificado del método de Dunlap, 1986).



IV. RESULTADOS

Los resultados de este trabajo se dividen en dos partes: la primera parte consiste en la caracterización de los componentes del rendimiento y el contenido de IAA y ABA para las variedades Zacatecas 58, ciclos de selección 0 y 22 (Z_0 y Z_{22}); y la segunda en la caracterización de los mismos parámetros para las líneas no prolífica-prolífica, Taltizapan (TL91B) y Poza Rica (PR92B).

4.1 ZACATECAS 58: CICLOS DE SELECCIÓN 0 Y 22 (Z_0 - Z_{22})

4.1.1 Componentes del rendimiento y rendimiento en grano

A la madurez, el rendimiento de grano para la variedad Z_{22} fue significativamente mayor que para la variedad Z_0 así como también el tamaño y el peso de la mazorca y el número de granos por hilera (Cuadro 1).

El fitomejoramiento para Zacatecas 58 mediante el método de selección masal después de 22 ciclos de selección, ha reportado un incremento en la longitud de mazorca de 62.57% y de 163.8% para el rendimiento en grano por planta, con respecto a la variedad original. Estos porcentajes se mantienen en la tendencia de incremento y mejora observada con los anteriores ciclos de selección para la misma variedad. Zacatecas 58 después de 13 ciclos de selección incrementó en 16.9% la longitud de la mazorca y 26.7% el rendimiento en grano por planta, mientras que en el ciclo de selección 18, los incrementos fueron de 24.9% y 57.53% respectivamente (Martínez-Barajas, 1992)

CUADRO 1. Rendimiento de grano y componentes del rendimiento de la variedad original de maíz Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada correspondiente al ciclo de selección 22 (Z₂₂). Ciclo de siembra otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos.

	VARIEDAD ORIGINAL (Z ₀)	VARIEDAD MEJORADA (Z ₂₂)
LONGITUD DE MAZORCA (cm)	9.35 ± 1.20*	15.20 ± 1.90*
HILERAS POR MAZORCA	14.00 ± 1.0	14.30 ± 2.10
GRANOS POR HILERA	19.10 ± 3.70*	28.80 ± 3.50*
PESO DE MAZORCA (g)	63.40 ± 15.60*	170.20 ± 30.10*
PESO DEL OLOTE (g)	10.00 ± 3.0*	37.00 ± 12.0*
RENDIMIENTO EN GRANO (g/planta)	52.20 ± 13.40*	137.70 ± 25.80*

*Diferencias significativas entre variedades (Tuckey $\alpha = 0.05$)

La altura de planta, el área foliar y la acumulación de materia seca, fueron significativamente mayores para la variedad mejorada Z₂₂ que para la variedad original Z₀, mientras que el índice de cosecha se modificó de 0.38 en Z₀ a 0.47 en Z₂₂ (Cuadro 2).

CUADRO 2. Índice de cosecha y parámetros de crecimiento para la variedad original Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada correspondientes al ciclo de selección 22 (Z₂₂). Ciclo de siembra otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos.

	VARIEDAD ORIGINAL (Z ₀)	VARIEDAD MEJORADA Z ₂₂
ALTURA DE PLANTA (m)	1.20 ± 0.06*	1.70 ± 0.11*
AREA FOLIAR (cm ²)	1351.8 ± 237.8*	2593.5 ± 57.5*
MATERIA SECA (g)	136.5 ± 19.33*	290.6 ± 2.5*
INDICE DE COSECHA	0.38	0.47

*- Diferencias significativas entre variedades (Tuckey $\alpha = 0.05$)

4.1.2 Contenido de IAA y ABA durante la fase de llenado de grano y en el grano maduro

El contenido de IAA y ABA fue determinado en los granos de las variedades original (Z_0) y mejorada (Z_{22}) en cuatro fechas de muestreo a partir de los 20 días después de antesis (floración), abarcando la fase de llenado de grano y hasta la madurez (Cuadro 3). A los 20 días después de antesis se encontraron los contenidos más altos de IAA tanto en su forma libre como en sus conjugados éster y amida (Figuras 1-3) en las dos variedades. En esta fecha, a la variedad original (Z_0) corresponden los niveles más altos de IAA libre (Figura 1) y del conjugado éster (Figura 2), mientras que el conjugado amida se presenta en mayor cantidad en la variedad mejorada (Z_{22}) (Figura 3). Las tres formas de IAA disminuyen conforme avanza el llenado de grano. Existen diferencias significativas (Tuckey $\alpha=0.05$) entre las dos variedades para el contenido de IAA libre a los 20 y 40 días después de antesis y sólo a los 20 días para IAA éster. La forma conjugada de IAA amida no presenta diferencias estadísticamente significativas entre las dos variedades durante el llenado de grano ni el grano maduro. El contenido de ABA (Figura 4) en la variedad mejorada (Z_{22}) disminuye muy poco desde los 20 días después de antesis y hasta el llenado del grano, en comparación con la drástica disminución que se observa en la variedad original (Z_0). Las variaciones significativas entre Z_0 y Z_{22} pueden observarse a los 60 días después de antesis y en el grano maduro.

CUADRO 3. Contenido de IAA y ABA en granos de maíz de la variedad original Zacatecas 58 (Z₀) y la variedad mejorada (Z₂₂) durante la fase de llenado de grano y en grano maduro. Cada valor representa el promedio de tres réplicas.

DDA		IAA (ng/g PS)			ABA (ng/g PS)
		LIBRE	ÉSTER	AMIDA	LIBRE
20	(Z ₀)	4243 ± 51*	29484 ± 2934*	716 ± 20	88 ± 8
	(Z ₂₂)	2713 ± 445*	19905 ± 21*	763 ± 75	87 ± 5
40	(Z ₀)	3330 ± 369*	9736 ± 224	679 ± 2	84 ± 4
	(Z ₂₂)	2291 ± 186*	7853 ± 348	750 ± 75	87 ± 5
60	(Z ₀)	1783 ± 163	5549 ± 622	521 ± 19	54 ± 6*
	(Z ₂₂)	1765 ± 247	2198 ± 6	841 ± 35	87 ± 2*
GRANO MADURO	(Z ₀)	1382 ± 86	4393 ± 246	479 ± 9	54 ± 3*
	(Z ₂₂)	1585 ± 98	6541 ± 152	581 ± 8	82 ± 4*

*= Diferencias significativas entre variedades (Tuckey $\alpha = 0.05$)

DDA= Días después de anthesis

PS= Peso seco

FIGURA 1. VARIACIONES EN EL CONTENIDO DE IAA LIBRE A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA EN EL GRANO DE LAS VARIIDADES DE MAIZ Z0 Y Z22

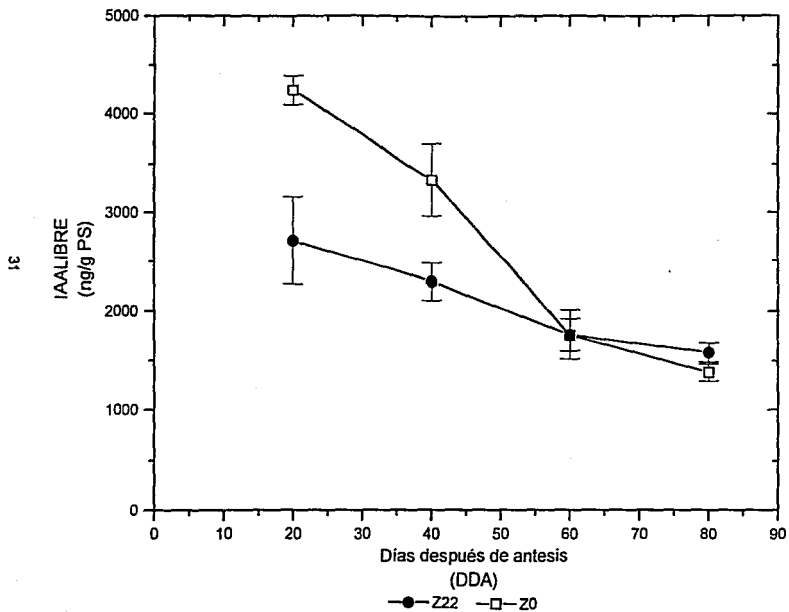


FIGURA 2. VARIACIONES EN EL CONTENIDO DE IAA ESTER A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA EN EL GRANO DE LAS VARIIDADES DE MAIZ Z0 Y Z22

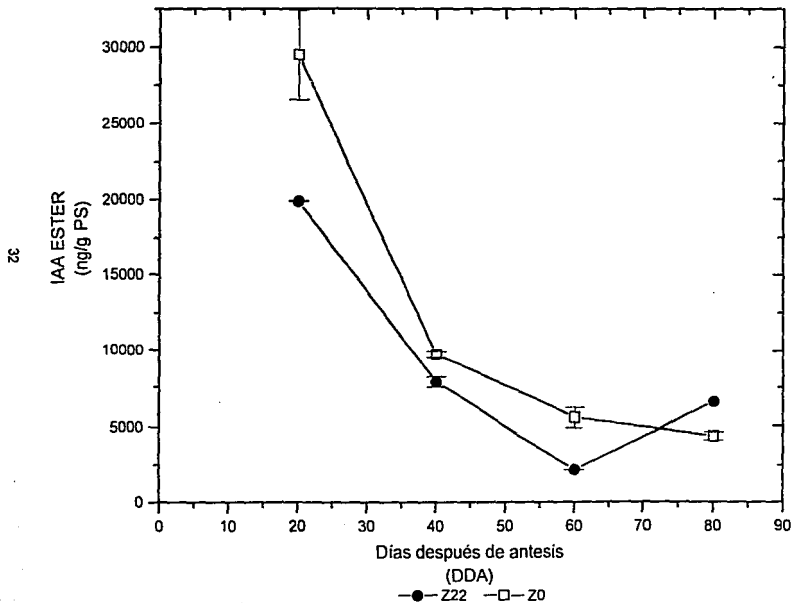


FIGURA 3. VARIACIONES EN EL CONTENIDO DE IAA AMIDA A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA EN EL GRANO DE LAS VARIEDADES DE MAIZ Z0 Y Z22

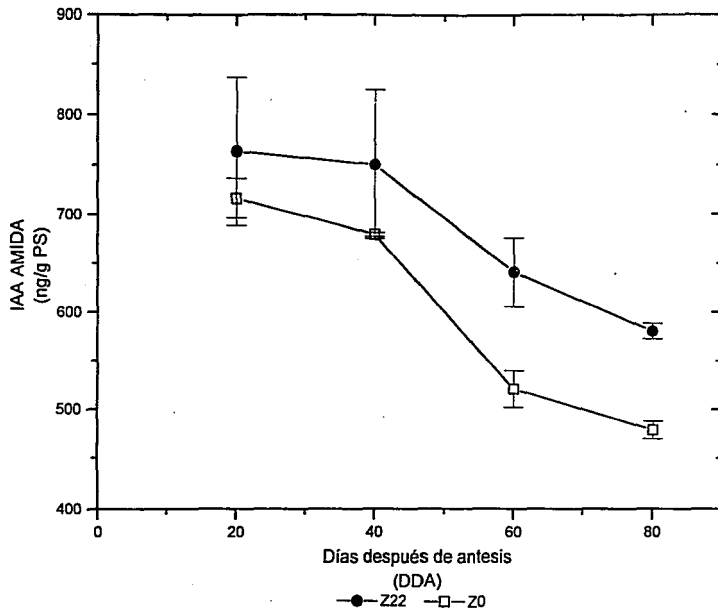
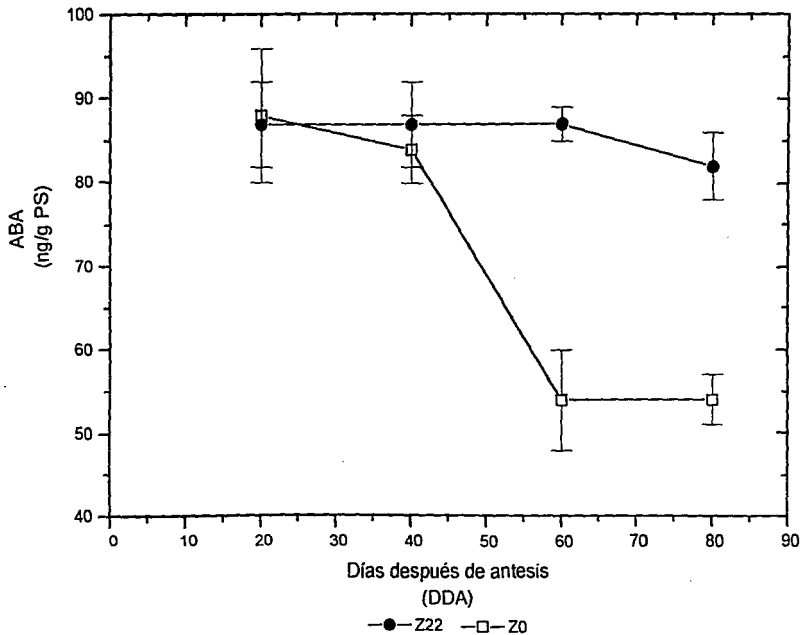


FIGURA 4. VARIACIONES EN EL CONTENIDO DE ABA A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA EN EL GRANO DE LAS VARIETADES DE MAIZ Z0 Y Z22



4.2 LÍNEAS TLALTIZAPAN (TL91B: NO PROLÍFICO) Y POZA RICA (PR92B: PROLÍFICO)

El trabajo realizado con las líneas TL91B (No prolífico) y PR92B (Prolífico) se llevó a cabo a fin de comparar el rendimiento en grano, los componentes del rendimiento y el contenido de IAA y ABA entre la primera y la segunda mazorca de una planta prolífica y entre la primera mazorca de un prolífico y la única de un no prolífico. También se evaluaron tres distintas densidades de siembra para los materiales, considerando que este factor influye tanto sobre el desarrollo de las primeras mazorcas de las plantas de maíz como sobre la expresión de mazorcas múltiples en una planta.

4.2.1 Componentes del rendimiento y rendimiento en grano

a) DENSIDAD BAJA: La línea TL91B (no prolífico) presentó mayor longitud, peso de mazorca, peso de olote y rendimiento en grano por planta, que cualquiera de las dos mazorcas de PR92B (prolífico), entre las cuales no se observaron diferencias significativas (Tuckey $\alpha=0.05$) (Figura 5, 8, 9 y 10). El número de hileras por mazorca y de granos por hilera no varió significativamente entre ninguna de las mazorcas de las líneas prolífica y no prolífica (Figuras 6 y 7).

b) DENSIDAD INTERMEDIA: Las primeras mazorcas de ambos materiales son semejantes en longitud de mazorca (Figura 5), mientras que TL91B (no prolífico) tiene mayor peso de mazorca, peso de olote y rendimiento en grano por planta (Figuras 8, 9 y 10) que la primera mazorca de PR92B (prolífico). Las dos mazorcas del prolífico son similares en cuanto a la longitud de mazorca, peso de mazorca y rendimiento en grano por planta (Figuras 5, 8 y 10), pero la primera tiene mayor peso de olote que la segunda (Figura 9). En promedio la longitud de la mazorca, el peso de la mazorca, el peso del olote y el rendimiento en grano por planta (Figuras 5, 8, 9 y 10), son mayores para la única mazorca del material no prolífico (TL91B) que para la segunda mazorca del prolífico (PR92B). No existen diferencias entre ninguna de las mazorcas de los materiales no prolífico-prolífico para el número de hileras por mazorca y de granos por hilera (Figuras 6 y 7).

c) DENSIDAD ALTA: No hay diferencias entre las primeras mazorcas de TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico) en cuanto a la longitud y peso de la mazorca y rendimiento en grano por planta (Figuras 5, 8, y 10) y ambas son siempre mayores en estos parámetros que la segunda mazorca del prolífico. No existen diferencias entre ninguna de las mazorcas de los materiales no prolífico-prolífico para el número de hileras por mazorca y de granos por hilera (Figuras 6 y 7).

FIGURA 5. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE LA LONGITUD DE LA MAZORCA EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

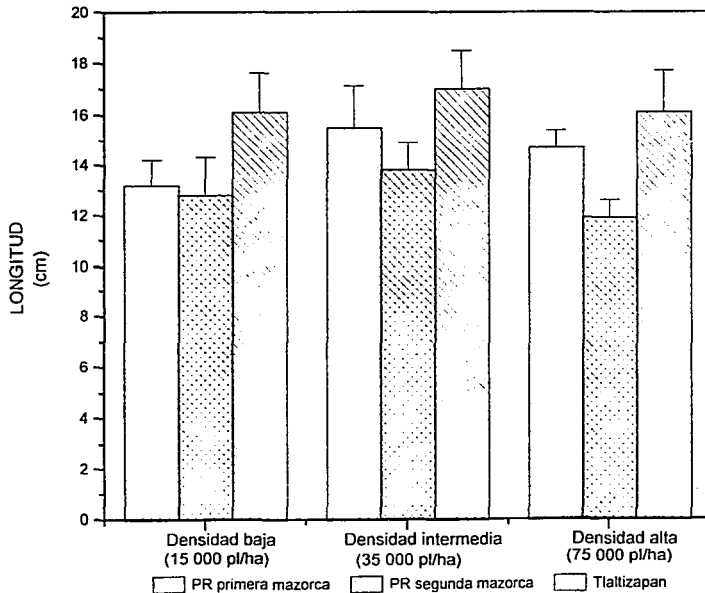


FIGURA 6. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE EL NUMERO DE HILERAS POR MAZORCA EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

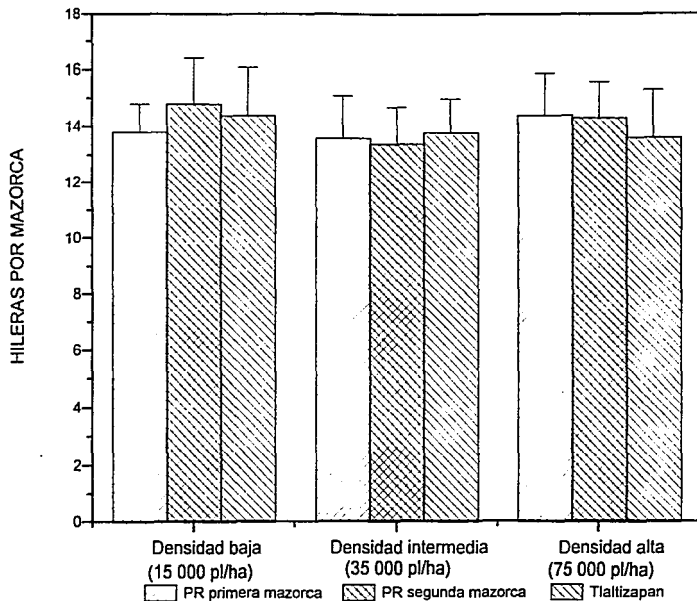


FIGURA 7. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE EL NUMERO DE GRANOS POR HILERA EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

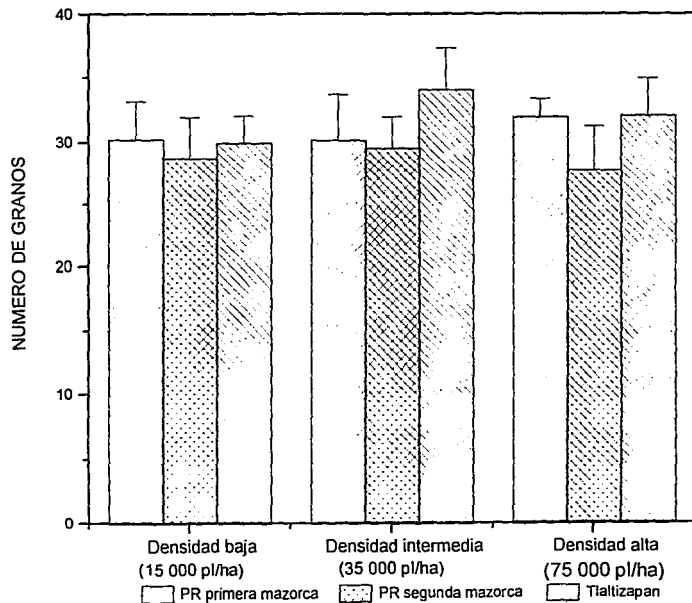


FIGURA 8. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE EL PESO DE LA MAZORCA EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TALTIZAPAN

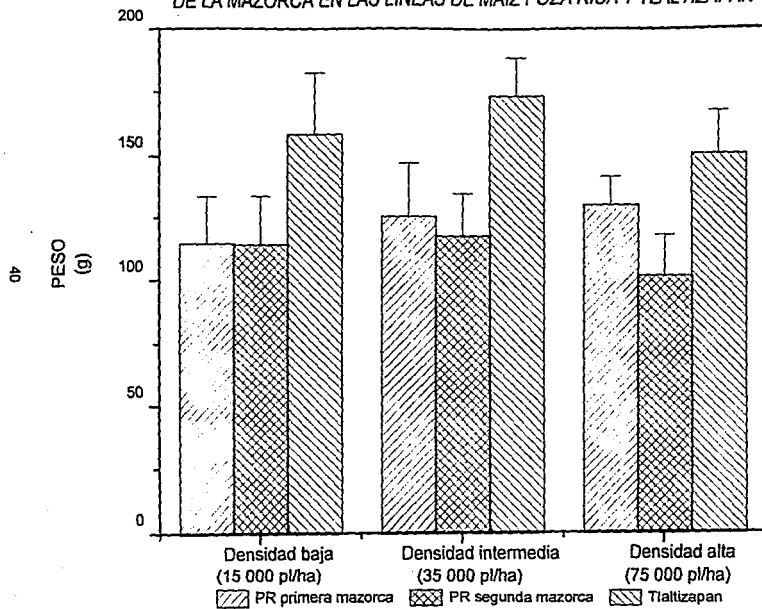


FIGURA 9. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE EL PESO DEL OLOTE EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

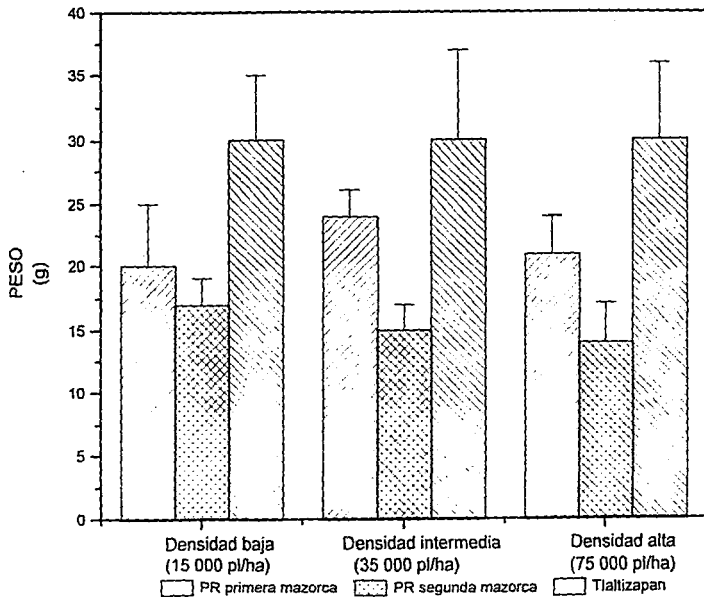
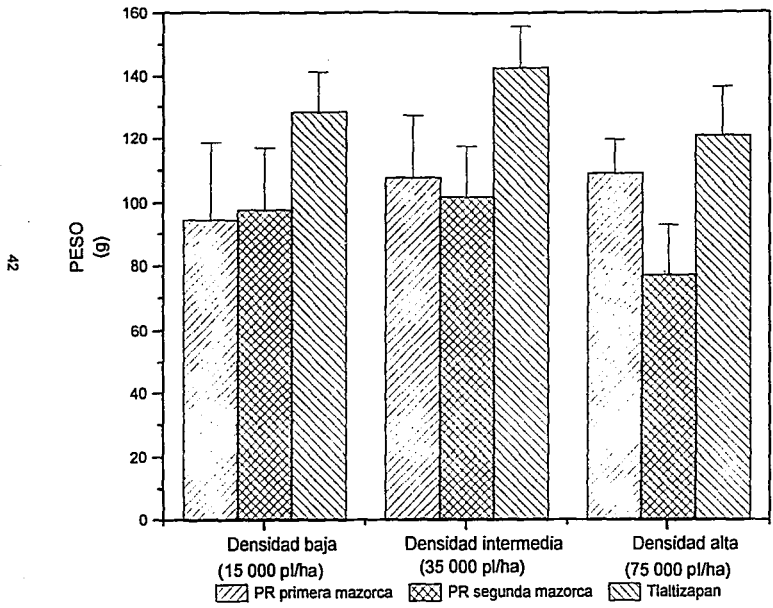


FIGURA 10. EFECTO DE LA DENSIDAD DE SIEMBRA SOBRE EL RENDIMIENTO EN GRANO POR PLANTA EN LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN



4.2.2 Efecto de la densidad de siembra sobre los componentes del rendimiento y el rendimiento en grano

Solamente a alta densidad de siembra, la primera mazorca de PR92B (prolífico) es de mayor longitud que la segunda mazorca de este mismo material. Esta segunda mazorca es a cualquier densidad, de menor longitud que la única mazorca de TL91B (no prolífico). A baja densidad de siembra, la única mazorca de TL91B (no prolífico) es de mayor tamaño que la primera del material PR92B (prolífico), diferencia que no se observa en las densidades intermedia y alta, donde se pierde la superioridad de tamaño de la mazorca del material no prolífico (TL91B) (Figura 5).

El número de hileras por mazorca y el número de granos por hilera no varía entre líneas ni como efecto de la densidad de siembra (Figuras 6 y 7).

No hay diferencias estadísticamente significativas en cuanto al peso entre las dos mazorcas del prolífico a densidades de siembra baja e intermedia, pero a densidad alta la primera tiene mayor peso que la segunda. La segunda mazorca del prolífico es a cualquier densidad, de menor peso que la única mazorca del no prolífico. A baja e intermedia densidad de siembra, la mazorca del no prolífico es de mayor tamaño que la primera mazorca del prolífico, pero esta superioridad en peso se pierde a alta densidad de siembra, donde ambas tienen pesos semejantes (Figura 8).

El peso del olote de las mazorcas del prolífico es semejante a baja densidad de siembra y menor para la segunda mazorca en las otras dos densidades de siembra manejadas. A cualquier densidad, el olote tiene mayor peso en la mazorca de TL91B (no prolífico) que en cualquiera de las dos mazorcas del prolífico (Figura 9).

El rendimiento en grano por planta para TL91B (no prolífico), es significativamente mayor que el proporcionado por la primera mazorca de PR92B (prolífico) a baja e intermedia densidad de siembra, mientras que a densidad alta se pierde esta diferencia. Las plantas del material no prolífico proporcionan un mayor rendimiento en grano por planta que el que proporciona por sí sola la segunda mazorca del prolífico solamente a alta densidad de siembra (Figura 10). Cuando se considera el efecto conjunto de las dos mazorcas del prolífico (PR92B) sobre el rendimiento en grano, éste resulta mayor que el proporcionado por las únicas mazorcas del material no prolífico

El rendimiento por hectárea, calculado al final del ciclo de siembra con base en la producción de grano obtenida para cada parcela experimental, y considerando solamente el aporte de la primera mazorca de la línea PR92B (prolífico), fue similar al obtenido para la línea TL91B (no prolífico) (Cuadro 4), si se considera solamente la producción del prolífico por aporte de segunda mazorca, el rendimiento por hectárea es menor a cualquier densidad de siembra, que el proporcionado por TL91B (no prolífico). El incremento del rendimiento total por hectárea del prolífico (considerando ambas mazorcas) debido al aporte de grano de las segundas mazorcas fue de 69% en la densidad de siembra baja y disminuyó a 50% en las densidades intermedia y alta. Los rendimientos obtenidos para densidad alta son los que coinciden con los rendimientos obtenidos en CIMMYT cuando se sembraron estos materiales.

CUADRO 4. Efecto de la densidad de siembra sobre el rendimiento (ton/ha), al final del ciclo de siembra para las variedades Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico). Ciclo otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos.

RENDIMIENTO (ton/ha)			
Densidad	TLALTIZAPAN (no prolífico)	POZA RICA (prolífico)	
		primera mazorca	segunda mazorca
BAJA	2.8	2.6	1.8
INTERMEDIA	5.8	6.0	3.1
ALTA	8.2	8.1	4.0

4.2.3 Efecto de la densidad de siembra sobre la expresión de segundas mazorcas en la línea PR92B (prolífico)

La segunda mazorca es el principal componente de la superioridad en rendimiento entre las líneas PR92B (prolífico) y TL91B (no prolífico). El incremento en la densidad de siembra, de baja a intermedia disminuye el porcentaje de segundas mazorcas obtenidas en un 13% mientras que de densidad baja a alta se observa una disminución del 33% en la expresión de segundas mazorcas (Cuadro 5).

CUADRO 5. Influencia de la densidad de siembra sobre el desarrollo de segundas mazorcas en la línea PR92B (prolífico).

% DE MAZORCAS OBTENIDAS.		
	PRIMERAS MAZORCAS	SEGUNDAS MAZORCAS
DENSIDAD BAJA	100	100
DENSIDAD INTERMEDIA	89	87
DENSIDAD ALTA	90	67

4.2.4 Contenido de IAA y ABA durante la fase de llenado de grano

El contenido de IAA y ABA fue determinado durante la fase de llenado de grano de las líneas TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico) en tres fechas a lo largo del ciclo y para el material correspondiente a la densidad de siembra intermedia (Cuadro 6).

CUADRO 6. Contenido de IAA y ABA durante el llenado de grano para las líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico) sembrados a una densidad de 35 000 pl/ha durante el ciclo otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. Cada valor representa el promedio de tres réplicas.

DDA		IAA (ng/g PS)			ABA (ng/g PS)
		LIBRE	ÉSTER	AMIDA	LIBRE
41	PR1M	29713 ± 903 ^{da}	84293 ± 2286 ^{da}	4418 ± 171*	57 ± 6
	PR2M	17368 ± 1151 ^{daUS}	99927 ± 2547 ^{daUS}		43 ± 6
	TL	13533 ± 322 ^{US}	23135 ± 918 ^{daUS}	148 ± 15*	38 ± 3
49	PR1M	17068 ± 1008 ^{da}	36369 ± 2057 ^{da}	719 ± 23*	77 ± 5 ^{da}
	PR2M	10507 ± 375 ^{da}	53369 ± 2617 ^{daUS}		59 ± 5 ^{daUS}
	TL	13139 ± 734*	32831 ± 1210 ^{US}	120 ± 6*	46 ± 2 ^{US}
56	PR1M	5726 ± 73	27354 ± 1962*	213 ± 10	120 ± 6 ^{da}
	PR2M	4891 ± 213	32675 ± 2372 ^{US}		76 ± 4 ^{daUS}
	TL	2755 ± 304	7708 ± 249 ^{daUS}	105 ± 10	58 ± 6 ^{daUS}

DDA= Días después de antesis

PS= Peso seco

PR1M= primera mazorca de PR92B (prolífico)

PR2M= segunda mazorca de PR92B (prolífico)

TL= única mazorca de TL91B (no prolífico)

*= Diferencias significativas entre las primeras mazorcas de TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico) (Tuckey $\alpha = 0.05$)

da = Diferencias significativas entre la primera y la segunda mazorca de PR92B (prolífico) (Tuckey $\alpha = 0.05$)

El IAA libre presenta su mayor contenido en el grano de las mazorcas de ambos materiales a los 41 DDA. A partir de este momento empieza a disminuir hasta la madurez del grano. 41 DDA, el contenido de IAA libre es mayor en el grano de la primera mazorca del prolífico que en la segunda y el no prolífico es el que presenta el menor contenido. A los 49 DDA, no hay diferencia entre la segunda mazorca del prolífico y la única del no prolífico, mientras que ambas se mantienen por debajo del contenido de IAA libre del grano de la primera mazorca del prolífico. Esta diferencia se pierde hacia el final del ciclo (56 DDA), cuando el contenido de IAA libre es similar en el grano de las tres mazorcas (Figura 11).

El conjugado éster de IAA es la forma predominante en el grano de las líneas de maíz ensayadas. El contenido más alto se observó 41 DDA y partir de entonces disminuyó rápidamente hasta la madurez del grano. 41 DDA, la segunda mazorca del material prolífico presentó la mayor cantidad del conjugado y la menor cantidad se presentó en los granos de la mazorca del no prolífico. 49 DDA, no se presentan diferencias entre las primeras mazorcas de ambos materiales y el contenido de ambas fue menor que el de la segunda mazorca del prolífico. A los 56 DDA, las dos mazorcas del prolífico tuvieron similar contenido de IAA éster y éste fue mayor que el de la única mazorca del no prolífico (Tuckey $\alpha=0.05$) (Figura 12).

EL IAA amida solamente fue determinado para las primeras mazorcas de ambos materiales, TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico). Este conjugado disminuye rápidamente en el grano después de los 41 DDA y es significativamente más alto en la primera mazorca de PR92B (prolífico) que en la mazorca de TL91B (no prolífico) hasta cerca de la madurez del grano (56 DDA), donde ya no se observan diferencias entre líneas (Figura 13).

El ABA aumenta de los 41 DDA hasta la madurez del grano en el grano de las mazorcas de ambos materiales. A los 41 DDA no hay diferencias en el contenido de ABA entre los granos de las mazorcas de ninguno de los materiales. A partir de los 49 DDA, el contenido más alto de ABA, se presenta en los granos de la primera mazorca del material PR92B (prolífico) y el más bajo en el TL91B (no prolífico) (Figura 14).

FIGURA 11. VARIACIONES A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA DEL CONTENIDO DE IAA LIBRE EN EL GRANO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TALTIZAPAN

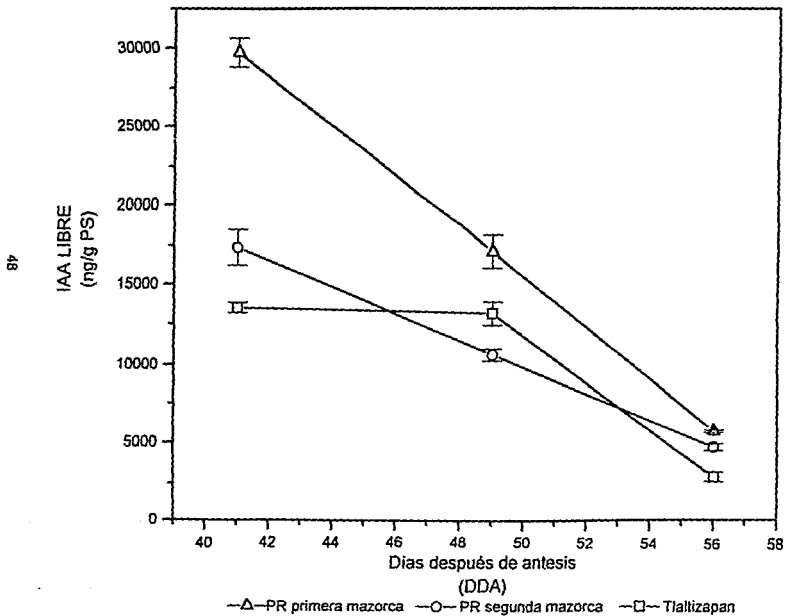


FIGURA 12. VARIACIONES A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA DEL CONTENIDO DE IAA ESTER EN EL GRANO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

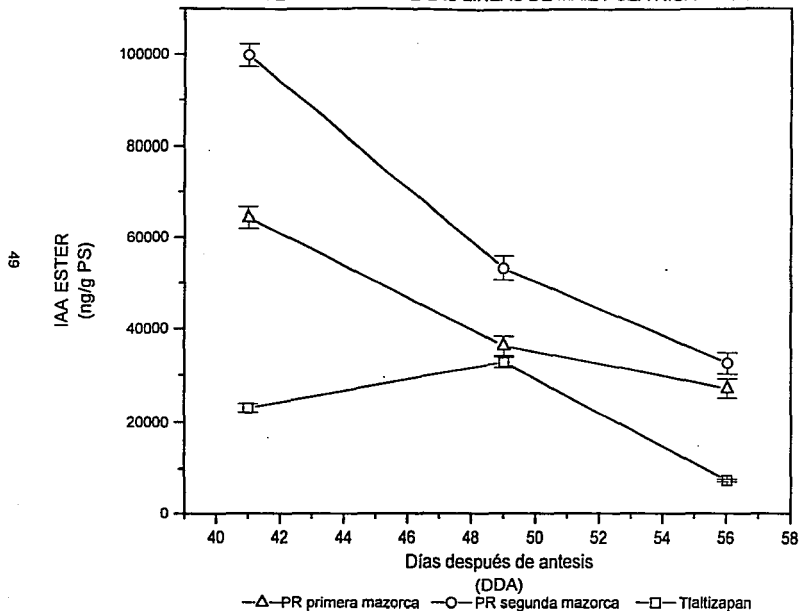


FIGURA 13. VARIACIONES A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA DEL CONTENIDO DE IAA AMIDA EN EL GRANO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN

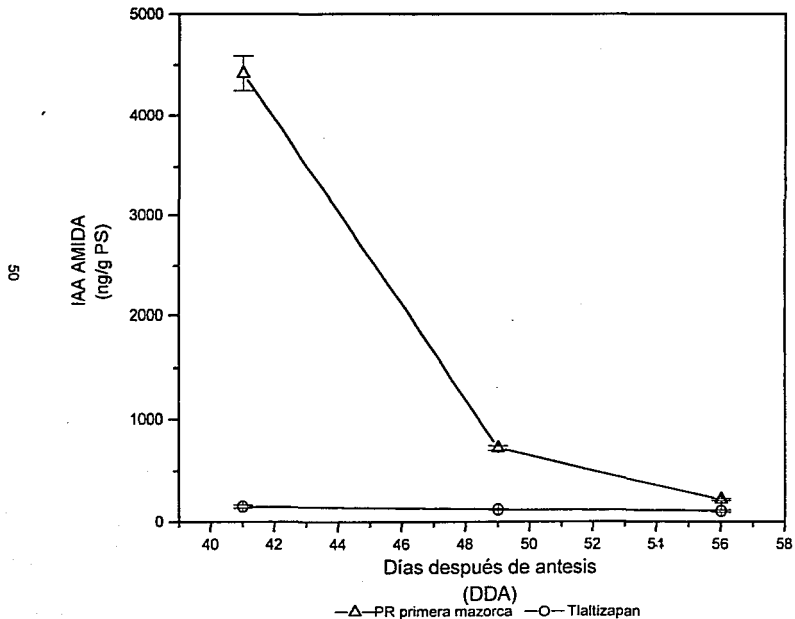
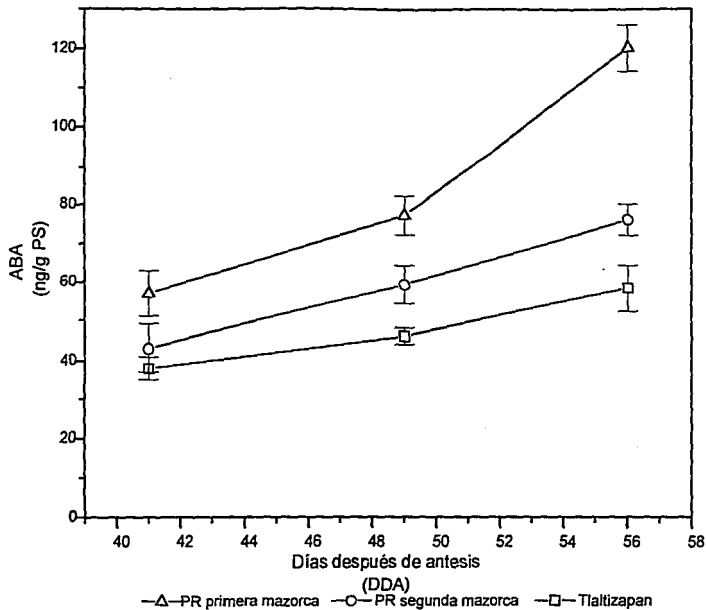


FIGURA 14. VARIACIONES A LO LARGO DEL CICLO DE SIEMBRA DEL CONTENIDO DE ABA EN EL GRANO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN



4.2.5 Contenido de IAA y ABA en el grano maduro

Para el análisis del grano maduro se consideraron tres densidades de siembra durante el ciclo: baja, intermedia y alta, con 15 000, 35 000 y 75 000 pl/ha respectivamente. (Cuadro 7). Se compararon las dos mazorcas del material prolífico (PR92B) entre ellas y con respecto a la mazorca única del no prolífico (TL91B) (Cuadro 7).

a) DENSIDAD BAJA: Las dos mazorcas del prolífico (PR92B) presentaron similar contenido de IAA libre y amida (Figuras 15 y 17), y éste fue mayor que el de la mazorca del no prolífico (TL91B). El contenido de ABA (Figura 18), también fue similar entre las mazorcas del prolífico y menor que el del grano de la única mazorca del no prolífico. El contenido de IAA éster en el grano, fue similar entre la única mazorca del no prolífico y la segunda mazorca del prolífico y para ambas, menor que el de la primera mazorca de prolífico (Figura 16).

b) DENSIDAD INTERMEDIA: El contenido de IAA libre (Figura 15) fue similar en el grano de las mazorcas de ambos materiales. El IAA éster (Figura 16) fue mayor en la segunda mazorca del prolífico que en la primera del mismo material y en la única del no prolífico, respectivamente. El IAA amida (Figura 17) fue similar entre las dos mazorcas del prolífico y mayor en ambas que en el grano de la única mazorca del no prolífico. El contenido de ABA en el grano es similar entre las primeras mazorcas de ambos materiales y éste es mayor que el encontrado en los granos de la segunda mazorca del prolífico (Figura 18).

c) DENSIDAD ALTA: EL contenido de IAA libre es semejante entre los granos de la segunda mazorca del prolífico y la única mazorca del no prolífico y mayor que en la primera mazorca del prolífico (Figura 15). El IAA éster es similar en el grano de las primeras mazorcas de ambos materiales y menor que el de la segunda mazorca del prolífico (Figura 16). El IAA amida es mayor en los granos de la única mazorca del no prolífico que en la primera y la segunda del prolífico, respectivamente (Figura 17). Por otro lado, el contenido de ABA el el grano de ambas mazorcas del prolífico es semejante entre ellas y menor que el de la única mazorca del no prolífico (Figura 18).

CUADRO 7. Contenido de IAA y ABA en el grano maduro para las líneas Tlaltizapan (TL91B: no prolífico) y Poza Rica (PR92B: prolífico) sembrados a tres diferentes densidades de siembra durante el ciclo otoño-invierno 92-93, Tlaltizapan, Morelos. Cada valor representa el promedio de tres réplicas.

DENSIDAD		IAA (ng/g PS)			ABA (ng/g PS)
		LIBRE	ÉSTER	AMIDA	LIBRE
BAJA	PR1M	2752 ± 307*	3905 ± 251 ^{DS}	783 ± 67*	21 ± 2*
	PR2M	2407 ± 185	3102 ± 233 ^{DS}	794 ± 73 ^{DS}	19 ± 1 ^{DS}
	TL	2026 ± 255*	3409 ± 241*	393 ± 37 ^{DS}	36 ± 1 ^{DS}
INTERMEDIA	PR1M	2061 ± 172	3409 ± 230 ^{DS}	633 ± 33*	31 ± 1 ^{DS}
	PR2M	2042 ± 203	4047 ± 221 ^{DS}	668 ± 53 ^{DS}	14 ± 1 ^{DS}
	TL	1988 ± 208	2653 ± 154 ^{DS}	452 ± 31 ^{DS}	29 ± 1 ^{DS}
ALTA	PR1M	1847 ± 87 ^{DS}	3551 ± 206 ^{DS}	520 ± 50 ^{DS}	23 ± 2*
	PR2M	2216 ± 108 ^{DS}	5907 ± 265 ^{DS}	53 ± 3 ^{DS}	28 ± 2 ^{DS}
	TL	2439 ± 118*	3547 ± 213 ^{DS}	674 ± 61 ^{DS}	41 ± 2 ^{DS}

DDA= Días después de antesis

PS= Peso seco

PR1M= primera mazorca de PR92B (prolífico)

PR2M= segunda mazorca de PR92B (prolífico)

TL= única mazorca de TL91B (no prolífico)

*= Diferencias significativas entre las primeras mazorcas de TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico) (Tuckey $\alpha= 0.05$)

^{DS}= Diferencias significativas entre la primera y la segunda mazorca de PR92B (prolífico) (Tuckey $\alpha= 0.05$)

^{DS}= Diferencias significativas entre la primera mazorca de TL91B (no prolífico) y la segunda mazorca de PR92B (prolífico)

(Tuckey $\alpha= 0.05$)

4.2.6 Efecto de la densidad de siembra sobre el contenido de IAA y ABA en el grano maduro

EL contenido de IAA libre en los granos de la primera mazorca de PR92B (prolífico) tiende a disminuir y el de TL91B (no prolífico) a aumentar, conforme se incrementa la densidad de siembra. El contenido de IAA libre de la segunda mazorca del prolífico se mantiene casi sin variación significativa entre densidades (Figura 15).

El conjugado éster de IAA en promedio disminuye ligeramente conforme se incrementa la densidad de siembra, mientras que en el grano de la segunda mazorca de este material, IAA éster se incrementa significativamente. El contenido del conjugado éster en la única mazorca de los granos de la mazorca del no prolífico es menor a densidad intermedia que en las otras dos densidades (Figura 16).

La forma amida de IAA disminuye significativamente en el grano de las dos mazorcas del prolífico, mientras que se incrementa en la mazorca del no prolífico conforme se incrementa la densidad de siembra (Figura 17).

El ABA es significativamente mayor a densidad intermedia que en las otras dos densidades de siembra para la primera mazorca de PR92B (prolífico), mientras que entre densidad baja y alta no hay diferencias. Para la segunda mazorca del prolífico el mayor contenido de ABA se observa a alta densidad de siembra y es menor en la densidad intermedia. En la mazorca del no prolífico el menor contenido de ABA se encuentra en granos de mazorcas obtenidas a una densidad de siembra intermedia, mientras que es menor en la densidad baja que en la alta (Figura 18).

FIGURA 15. CONTENIDO DE IAA LIBRE EN EL GRANO MADURO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN A TRES DENSIDADES DE SIEMBRA

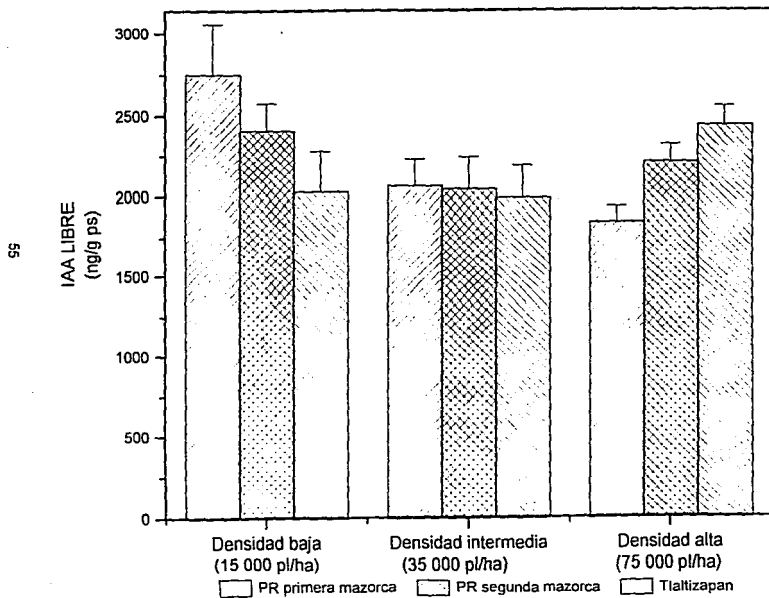


FIGURA 16. CONTENIDO DE IAA ESTER EN EL GRANO MADURO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN A TRES DENSIDADES DE SIEMBRA

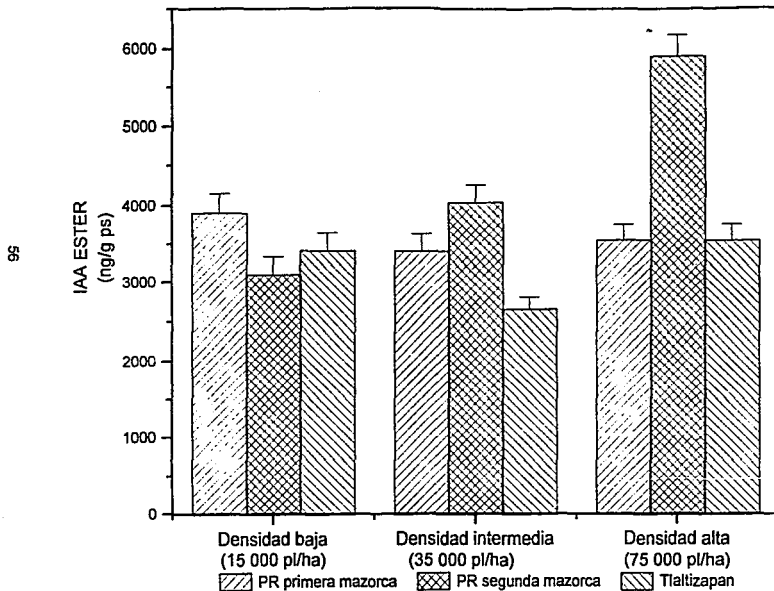


FIGURA 17. CONTENIDO DE IAA AMIDA EN EL GRANO MADURO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN A TRES DENSIDADES DE SIEMBRA

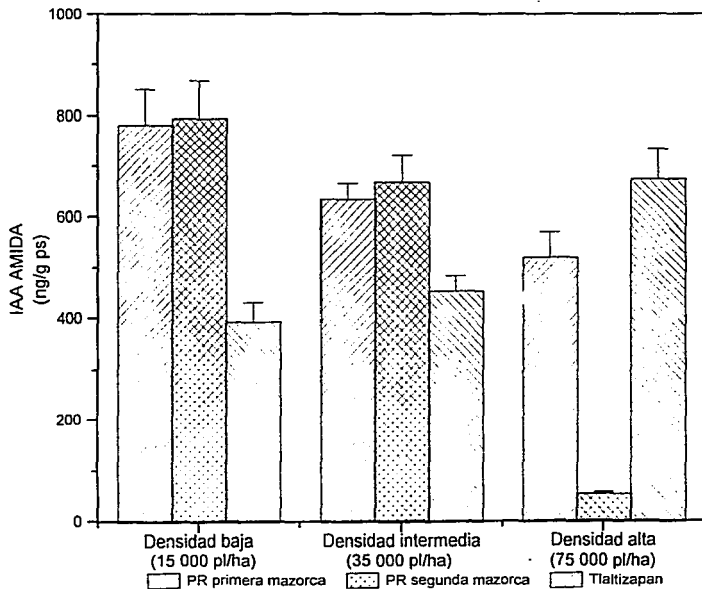
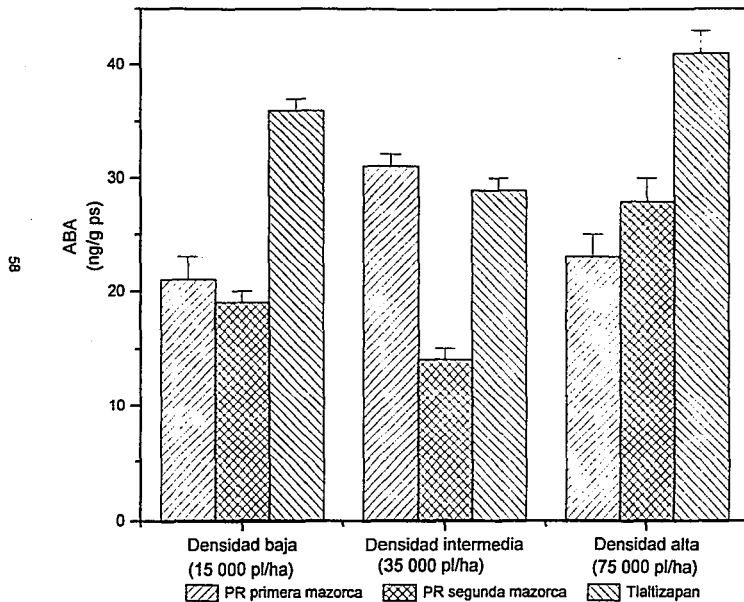


FIGURA 18. CONTENIDO DE ABA EN EL GRANO MADURO DE LAS LINEAS DE MAIZ POZA RICA Y TLALTIZAPAN A TRES DENSIDADES DE SIEMBRA



V. ANÁLISIS DE RESULTADOS

5.1 ZACATECAS 58: CICLOS DE SELECCIÓN O Y 22 (Z₀-Z₂₂)

Durante el proceso de selección y mejoramiento para rendimiento de la variedad de maíz Zacatecas 58 (Molina-Galán, 1983), se ha seleccionado para un arquetipo de planta más grande y aunque en estudios con otras variedades no se ha encontrado una correlación sencilla en cuanto a altura y rendimiento en grano (Tanaka y Yamaguchi, 1972), éste parece ser un punto importante para el caso de las variedades original y mejorada de Zacatecas 58. La variedad mejorada, Z₂₂, acumuló 121% más materia seca arriba del suelo, fue en promedio, medio metro más alta, tuvo casi dos veces el área foliar (Cuadro 2) y alcanzó antes 7 días después que la variedad original Z₀. El mejoramiento del índice de cosecha ha sido correlacionado con el incremento potencial del rendimiento en grano de cultivares sometidos a selección de las principales especies de cereales en los últimos años (Gifford, 1984). Durante estudios realizados por un período de 70 años, se observó un incremento en el índice de cosecha de cultivares de trigo de aproximadamente 50%. El índice de cosecha se incrementó de 0.38 en la variedad original (Z₀) a 0.47 en la variedad mejorada (Z₂₂) (Cuadro 2). El incremento del índice de cosecha indica un incremento en la proporción de materia que es invertida por la planta para la conversión en grano al final del ciclo. Las plantas de la variedad mejorada no sólo acumulan más materia en cuanto a talla o área foliar, también se destinan más recursos para el llenado del grano. La tasa de crecimiento de Z₂₂ es significativamente mayor que la de Z₀, ya que sólo hay una semana de diferencia en días a floración entre variedades y además, el vigor superior de Z₂₂ es visible desde la emergencia. Claramente, la población mejorada, Z₂₂, mostró en cuanto al análisis de los componentes del rendimiento superioridad en tamaño, peso de mazorca y número de granos por hilera, con respecto a la variedad original Z₀ (Cuadro 1), lo cual afectó favorablemente al rendimiento de grano, debido probablemente, al incremento de la fuerza demandante de fotoasimilados provocada por el incremento de los granos de la mazorca (Reed, 1988). El incremento de tamaño de mazorca, número de granos por hilera y rendimiento en grano, obtenido en este trabajo fueron 62.6%, 4.03% y 163% respectivamente en comparación con los incrementos de 16.9%, 0% y 26.7% para el ciclo de selección 13 (Z₁₃) y 24.9%, 7.8% y 57.5% para el ciclo de selección 18 (Z₁₈) para los mismos parámetros ya citados, obtenidos en trabajos previos con estos materiales, realizados por el Dr. Molina, del Colegio de Posgraduados de Chapingo. El material del ciclo de selección 22 (Z₂₂) utilizado en este trabajo sigue la tendencia de incremento de los parámetros que han sido seleccionados durante el proceso de selección, lo cual habla de la

plasticidad del material para seguir siendo modificado por medio de los procesos de mejoramiento. Se presentó una tendencia al incremento del rendimiento en grano al aumentar la producción de materia seca total como ha sido ya reportado para otros cultivos (Tanaka y Yamaguchi, 1972).

Los niveles endógenos de IAA en sus formas libre y conjugadas son altos para el caso del grano maduro en ambas poblaciones en comparación con los niveles encontrados para otros órganos de la planta (Bandurski, 1977 y Cohen, 1982). Estas observaciones concuerdan con la hipótesis de que la semilla madura constituye el principal órgano almacenador de IAA en formas conjugadas, las cuales están presentes y disponibles para la hidrólisis y posterior liberación de IAA cuando los procesos de germinación y crecimiento de la planta así lo requieran (Bialek, 1989). El pico de IAA en granos de maíz puede observarse unos 20 días después de la polinización (DDP), tiempo que se corresponde para nuestros materiales con una fecha de 30 días después de antesis (DDA) y con la acumulación de formas conjugadas de IAA en el endospermo (Lur, 1993). El IAA libre es alto en el grano durante desarrollo del endospermo, tejido principal de acumulación de materia seca y principal demandante de asimilados durante el desarrollo, así como también durante la fase de síntesis de productos de reserva. En este momento el nivel de conjugados es alto también y coincide con una activa síntesis de IAA libre el cual puede estar siendo obtenido por hidrólisis de la de las formas conjugadas (Cohen, 1982). A la madurez el IAA libre se encuentra en el grano en un nivel bajo y a una menor proporción que su forma éster conjugada, que constituye ahora la fuente principal de IAA.

El ABA se acumula coincidentemente con la acumulación de materia seca durante la fase de llenado de grano, momento en el cual se le implica en el proceso de descarga del floema. A la madurez del grano el ABA adquiere importancia en el maíz para evitar la germinación precoz de los granos.

Las poblaciones Z₀ y Z₂₂ que difirieren en su rendimiento en grano, también difieren en su contenido de IAA y ABA durante el llenado de grano y a madurez, siguiendo el patrón antes descrito. El contenido de IAA libre (Figura 1) y la forma éster (Figura 2) es mayor en la variedad original Z₀ que en la variedad mejorada Z₂₂ durante las etapas tempranas de maduración, mientras que el de ABA (Figura 4) es más alto en la variedad mejorada Z₂₂, sobre todo en el grano maduro (Cuadro 3). El efecto de las hormonas vegetales generalmente es producto de la acción conjunta de dos o más de ellas y depende fuertemente de la sensibilidad del tejido sobre el que actúa, de modo que la respuesta no es

siempre de tipo todo o nada. Para el caso particular de las auxinas y su relación con el efecto de la dominancia apical, se sabe que es necesario considerar la proporción auxina-citoquinina (Cline, 1994). Parece ser que las citoquininas juegan un papel secundario en la dominancia apical interactivo con el efecto de las auxinas. Se ha observado que las citoquininas pueden incrementar la demanda de nutrientes y propiciar su movilización, lo cual podría ser determinante en el desarrollo de las yemas laterales. A este respecto el cociente auxina/citoquinina podría controlar la dominancia apical (Cline, 1994). El mayor número de granos que constituyen cada uno una fuente independiente de asimilados para la planta en desarrollo, incrementa la fuerza neta de demanda en las mazorcas de la variedad mejorada. El IAA libre y el conjugado éster que se encuentran en menor cantidad en la variedad mejorada, podrían generar alteraciones en la relación auxina/citoquinina, permitiendo la abundancia de citoquininas que incrementarían de esta forma la fuerza de demanda de los granos de las mazorcas de la variedad (Z22). Se ha implicado al ABA en la regulación de la fuerza de demanda durante el período de llenado de grano (vía descarga del floema) para algunos cultivos de importancia económica (Jones, 1987). Los resultados a este respecto son contradictorios. En diferentes especies, se han reportado datos tanto de promoción (Clifford, 1986, 1987, 1990) como de inhibición (Wagner, 1974 citado por Bruijn, 1993) de la partición de asimilados hacia tejidos en desarrollo debidos a ABA. También se ha manejado la hipótesis de que la estimulación de la partición de asimilados hacia órganos en crecimiento es más pronunciada en los casos en que existe competencia por una cantidad limitada de fotoasimilados (Bruijn, 1993), lo cual sería el caso en una mazorca con un mayor número de granos, como es el caso de las mazorcas de la variedad mejorada (Z22), donde efectivamente ABA se encuentra siempre en mayor cantidad que en la variedad original (Z0).

Los resultados de este trabajo, de acuerdo con los datos de la literatura muestran altos contenidos de IAA libre en el grano durante el período de rápido y activo crecimiento de las mazorcas, niveles que disminuyen cuando el crecimiento se hace lento. Se ha propuesto que el conjugado éster puede actuar como un precursor de IAA libre, que podría hidrolizarse a la forma libre activa cuando esta última es requerida para los procesos de crecimiento de la planta (Ueda, 1969). El ABA participa en la regulación de la síntesis de proteínas de almacenamiento, en los procesos de dormancia y abscisión, entre otros. Es importante mencionar que entre estos se encuentra su interacción con otros fitoreguladores como el IAA en múltiples casos en los que la proporción IAA/ABA es determinante del funcionamiento correcto de los procesos fisiológicos en la planta (Cline, 1994).

5.2 LINEAS TLALTIZAPAN (TL91B: NO PROLÍFICO) Y POZA RICA (PR92B: PROLÍFICO)

El contenido de IAA y ABA durante la fase de llenado de grano de las líneas de maíz TL91B (no prolífico) y PR92B (prolífico), se realizó en los granos de mazorcas obtenidas a una densidad de siembra de 35 000 pl/ha (densidad intermedia). En estas densidad las dos mazorcas del prolífico son similares en tamaño (longitud y peso) y rendimiento en grano (Figuras 5, 8 y 10). Se encontró de manera general, que el contenido de IAA tanto libre como sus conjugados disminuye en las mazorcas de las dos líneas trabajadas, desde los 41 días después de anthesis y hasta el final del ciclo (Figuras 11, 12 y 13) y el contenido de ABA (Figura 14) se incrementa en los granos de las dos líneas evaluadas. El IAA libre y el ABA se encuentran en mayor cantidad en el grano de la primera mazorca del prolífico que en la segunda de este material y en la única mazorca del no prolífico durante el llenado de grano, pero mientras que el ABA mantiene su patrón en el grano maduro; ya no se presentan diferencias en el contenido de IAA libre entre las mazorcas de las líneas trabajadas. En este momento, el alto contenido de IAA libre en el grano de la primera mazorca, pudiera promover que la relación auxina/citoquinina, no permitiera una abundancia de citoquininas que atrajera todos los nutrientes disponibles en la planta hacia esta mazorca, provocando que nada llegara a la segunda mazorca. El ABA relacionado con la descarga de nutrientes es similar en la segunda mazorca del prolífico y en la única del no prolífico, esto sugiere una fuerza de demanda adecuada para sustentar en desarrollo de la segunda mazorca en una planta prolífica, mientras el contenido de ABA en la primera mazorca del prolífico debe ser mayor para mantener un equilibrio en el reparto de nutrientes para ambas mazorcas de este material y sustentar así la similitud en rendimiento en grano por planta observada en esta densidad.

Durante el llenado de grano y en el grano maduro, el conjugado éster es mayor en el grano de la segunda mazorca del prolífico que en la primera del mismo material y en la única del no prolífico respectivamente, mientras que la forma amida es mayor en la primera mazorca del prolífico que en la única del no prolífico. El conjugado éster fue encontrado como la forma predominante de IAA en los granos de las dos líneas trabajadas, lo cual coincide con los datos reportados en la literatura para el maíz (Bandurski, 1982). Los conjugados son las formas de almacenamiento, que constituyen la fuente principal de IAA libre requerido durante la germinación. En la primera mazorca no se forman conjugados en cantidades altas, posiblemente a fin de mantener el equilibrio IAA libre/IAA conjugado a favor de la forma libre, mientras que sucede lo contrario en la segunda mazorca. Este

equilibrio en los niveles IAA libre/IAA éster, puede por lo menos parcialmente, ser el responsable de la ruptura de la dominancia apical en la línea prolífica, lo cual permitir el desarrollo exitoso de la segunda mazorca. El contenido de formas conjugadas es mayor en los granos de las mazorcas que requieren abundancia de forma libre, lo que apoya que el equilibrio IAA libre/conjugados permitir la regulación del desarrollo de los órganos de una planta y de todo la planta en general (Bialek, 1983).

Comparando el contenido de IAA y ABA en las primeras mazorcas de las líneas no prolífica (TL91B) y prolífica (PR92B), se observa que durante el llenado de grano, el IAA (libre y conjugados) es siempre es mayor y el ABA menor en los granos de plantas que producen solamente una mazorca (TL91B) que en aquellas plantas que deben suministrar asimilados a dos mazorcas a la vez (PR92B). En las plantas prolíficas se establece una competencia entre los granos demandantes de las dos mazorcas, por los nutrientes disponibles. Estas observaciones concuerdan con la hipótesis de que los efectos de los reguladores del crecimiento sobre la partición de asimilados son más pronunciados durante la competencia por una cantidad limitada de fotoasimilados (Bruijn, 1993). En la mazorca del no prolífico, la mayor cantidad de IAA presente (con respecto a una planta prolífica), podría alterar la proporción auxina/citoquinina en el grano y elevar por consecuencia, los niveles de esta última, provocando consecuentemente un incremento de la demanda de nutrientes hacia los órganos demandantes (incremento de la fuerza de demanda), debido al desencadenamiento de los procesos de división celular y crecimiento (Cline, 1994). En la línea prolífica se desarrollan dos mazorcas y por lo tanto, la fuerza de demanda de los granos de la primera no debe ser tan alta como para inhibir la traslocación de asimilados hacia la segunda mazorca, efecto que podría observarse si IAA fuera tan bajo como en la línea no prolífica y provocara una fuerte atracción de nutrientes hacia los granos de una sola mazorca. Por otro lado, el mayor contenido de ABA en la línea prolífica que en la no prolífica podría estar relacionado con el hecho de que la descarga de nutrientes hacia el grano de esta primera mazorca debe asegurarse, ya que existe otra mazorca hacia la cual también se están canalizando, mientras que en el no prolífico no hay competencia por ellos y por lo tanto ABA no es requerido para su descarga al grano con una fuerza semejante a la requerida en el prolífico.

Al evaluar el efecto de la densidad de siembra sobre los componentes del rendimiento, el rendimiento por planta y el contenido de IAA y ABA en el grano de las mazorcas de las líneas no prolífica (TL91B) y prolífica (PR92B) se observó que no hay modificación del número de hileras por mazorca ni de granos por hilera de ninguna de las mazorcas de las líneas evaluadas (Figuras 6 y 7). La superioridad de la mazorca del material no prolífico con respecto a la primera mazorca del prolífico, en cuanto a longitud y peso de mazorca y rendimiento en grano por planta que de manera general se observa a densidades de siembra baja e intermedia, desaparece en la densidad alta (Figuras 5, 8 y 10). A densidades de siembra baja e intermedia las dos mazorcas del prolífico son semejantes en cuanto a longitud y peso de mazorca y rendimiento en grano por planta, sin embargo, a alta densidad de siembra, la primera mazorca es superior a la segunda en todas estas características (Figuras 5, 8 y 10). Para todos los componentes del rendimiento y a cualquier densidad de siembra, la única mazorca del no prolífico es superior a la segunda mazorca del prolífico (Figuras 5, 8, 9 y 10). El índice de prolificidad (porcentaje de segundas mazorcas obtenidas) se redujo un 13% a densidad intermedia (DI) y en 33% a densidad alta (DA) (Cuadro 5). Estos últimos datos sugieren que la línea prolífica tiene ya un avance considerable en la fijación del carácter prolífico y que la estabilidad del mismo a variaciones de densidad de población es también elevada, como ha sido propuesto por algunos autores al afirmar que los prolíficos tienden a presentar resistencia ante las altas densidades de siembra y muestran una elevada estabilidad frente a diversas condiciones ambientales (Harris, 1976). Al considerar el rendimiento total por planta de la línea prolífica (peso de grano aportado por las dos mazorcas de la planta) se observa una superioridad con respecto al no prolífico de un 49% a densidad baja (DB), 47% a densidad intermedia (DI) y un 54% en densidad alta (DA). En vista de que el rendimiento de la primera mazorca de la línea prolífica es significativamente menor a baja e intermedia densidad de siembra que el de la única mazorca de la línea no prolífica y que esta diferencia tiende a perderse conforme se incrementa la densidad (Figura 10), los rendimientos al final del ciclo debían ser menores para el prolífico o bien semejantes entre líneas si solo se contara con el aporte de la primera mazorca, sin embargo, el rendimiento es mayor para la línea prolífica a cualquier densidad de siembra al ser considerada la contribución de ambas mazorcas del prolífico (Cuadro 4). Esta superioridad se explica completamente por la contribución de la segunda mazorca de PR92B (prolífico). Dicha superioridad se hizo patente a las tres densidades probadas y confirma que el carácter tiene una alta correlación con el rendimiento y que las plantas prolíficas presentan mayor producción de grano que las no prolíficas del mismo genotipo (Harris, 1979). Estas observaciones nos lleva a enfatizar la importancia de la estabilidad de la segunda mazorca como componente del incremento del rendimiento de grano por planta y

del rendimiento total al final del ciclo (ton/ha) en las líneas prolíficas de maíz

A baja e intermedia densidad de siembra los componentes del rendimiento son semejantes entre ambas mazorcas del prolífico (Figuras 5 a 10). En estas densidades, la mazorca del no prolífico es superior a las dos del prolífico en estos mismos componentes. Estas diferencias se modifican a alta densidad de siembra, donde la segunda mazorca del prolífico tiende a ser de menor longitud, peso y rendimiento en grano que la primera y esta última es semejante en las anteriores características a la única mazorca del no prolífico.

El contenido de IAA libre (Figura 15), IAA amida (Figura 17) y ABA (Figura 18) es semejante en las dos mazorcas del prolífico a baja densidad, mientras que el contenido de IAA éster (Figura 16) es mayor en la primera mazorca que en la segunda. En esta densidad el contenido de IAA libre y amida de ambas mazorcas del prolífico es mayor, el de IAA éster es semejante y el de ABA es menor que el de la única mazorca del no prolífico.

En la densidad de siembra alta, el contenido de IAA libre y éster (Figuras 15 y 16) de la primera mazorca del prolífico es menor, el de IAA amida mucho mayor (Figura 17) y el ABA similar (Figura 18) que el de la segunda mazorca. En esta densidad, el contenido de IAA libre, amida y ABA (Figuras 15, 17 y 18) es mayor en la primera del prolífico que en la única del no prolífico, mientras que el contenido de IAA éster (Figura 16) es semejante entre ellas.

Estos resultados en conjunto, sugieren una posible relación entre el IAA y el ABA con el llenado de grano. Cuando las mazorcas del prolífico llenan grano de manera similar hasta producir rendimientos de grano semejantes para ambas mazorcas (densidad baja), IAA libre y ABA se mantiene en los mismos niveles entre ellas, permitiendo similar fuerza de demanda de nutrientes y descarga de ellos en ambas mazorcas. El contenido total de conjugados (éster y amida) es mayor en la primera mazorca evitando una existencia alta de forma libre de IAA que alterara su capacidad de atracción y descarga de nutrientes con respecto a la segunda mazorca. Cuando la primera mazorca llena el grano con mayor eficiencia produciendo un rendimiento mayor (densidad alta), los contenidos de IAA se modifican y el de ABA se mantiene. Hay mayor cantidad de IAA libre en la segunda mazorca, lo que puede causar la disminución de la fuerza de demanda por nutrientes de los granos de esta mazorca con respecto a la primera.

Cuando la primera mazorca del no prolífico supera a la primera del prolífico en tamaño de mazorca (longitud y peso) y rendimiento en grano (densidad baja), los granos de la mazorca del no prolífico tienen menor contenido de IAA libre y conjugados y mayor de ABA que los de la primera mazorca del prolífico. Los contenidos menores de IAA libre pueden relacionarse con el hecho de que la fuerza de demanda de una planta que sustenta el desarrollo de dos mazorcas no puede ser tan alta como en una planta con una sola mazorca, ya que los nutrientes se canalizarían solamente a la primera del material prolífico. El contenido de ABA, tampoco puede ser tan alto como en una planta no prolífica ya que los nutrientes se descargarían preferentemente en esta primera mazorca

Con base en estos resultados podemos proponer que aunque el mecanismo por medio del cual IAA y el ABA pueden regular la atracción y la descarga de nutrientes a los granos en desarrollo de las mazorcas de maíz, no está esclarecido, es evidente su participación en el proceso. Una alta cantidad de IAA libre puede alterar la proporción auxina/citoquinina en el grano, impidiendo una abundancia de citoquininas que atraigan nutrientes y por lo tanto incrementen la fuerza de demanda hacia ellos; mientras que un alto contenido de ABA puede regular el incremento de la descarga de nutrientes.

VI. CONCLUSIONES

El análisis de los contenidos de IAA y ABA efectuado en este trabajo nos permite establecer que durante el llenado de grano y en el grano maduro, el contenido de ABA es mayor y el de IAA libre y éster menor, en una variedad mejorada que en aquella que le dio origen, mientras que la cantidad de IAA y ABA es mayor en los granos de plantas con mazorca múltiple, lo cual es un parámetro contrastante de utilidad durante el proceso de selección y mejoramiento para dichas variedades.

1. Niveles endógenos de las formas libre y conjugadas de IAA y ABA :
 - a) La variedad Zacatecas 58 ciclo de selección 22 (Z₂₂) que se caracteriza por mayor tamaño de mazorca, número de granos por mazorca y rendimiento en grano que la variedad original (Z₀), también presenta un mayor contenido de ABA durante el llenado de grano y en el grano maduro, así como menor nivel de IAA libre y éster, lo cual parecería estar relacionado con una mayor fuerza de demanda en los granos de la variedad mejorada.
 - b) Durante el llenado de grano, el contenido de IAA (libre y conjugados) y ABA en el grano de la línea no prolífica (TL91B) es menor que en la línea prolífica (PR92B).
 - c) Durante el llenado de grano el contenido de IAA libre y ABA es mayor en el grano de la primera mazorca que en los de la segunda de la línea prolífica (PR92B).
 - d) En el grano maduro a baja densidad de siembra las dos mazorcas de la línea prolífica (PR92B) son semejantes entre sí y menores que la única mazorca de la línea no prolífica (TL91B) en cuanto a longitud y peso de mazorca y rendimiento en grano por planta. Mientras que a alta densidad de siembra la primera mazorca del prolífico es similar a la única del no prolífico y ambas superiores a la segunda del prolífico en estas mismas características.

- e) A baja densidad de siembra IAA libre es mayor en el grano de las plantas prolíficas que en las no prolíficas, mientras que a alta densidad este patrón se invierte. El contenido de IAA libre en el grano de las dos mazorcas de la línea prolífica es similar a baja densidad de siembra y mayor en la segunda mazorca en la densidad alta.
- f) A baja y alta densidad de siembra el contenido de ABA es mayor en las plantas que solo desarrollan una mazorca, TL91B (no prolífico) que en los granos de plantas con mazorcas múltiples. El contenido de ABA entre las dos mazorcas de PR92B (prolífico) no presenta diferencias.
2. El incremento de la densidad de siembra disminuye el tamaño (longitud y peso) y el rendimiento en grano por planta de la segunda mazorca de PR92B (prolífico) y reduce el porcentaje de segundas mazorcas obtenidas en esta línea.
3. La isolínea PR92B (prolífico) tuvo rendimientos de grano por hectárea mayores que la isolínea TL91B (no prolífico) en las tres densidades de siembra ensayadas, debido principalmente a la producción de una segunda mazorca, ya que que la producción por aporte de primeras mazorcas es similar entre líneas.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

VII. PERSPECTIVAS

Para continuar con esta línea de investigación quedan abiertas varias posibilidades:

1. En este trabajo hemos encontrado que durante el llenado de grano y en el grano maduro, una variedades mejorada presenta mayor contenido de ABA libre y menor de IAA libre y conjugado éster que la variedad que le dio origen; mientras que entre variedades que difieren sólo en el carácter prolífico, la planta con mazorcas múltiples presenta siempre mayor contenido de IAA y ABA. En este sentido, se propone determinar si el patrón anterior para contenido de IAA y ABA, se observa también en otros materiales contrastantes para rendimiento y prolíficos.
2. Se ha planteado que las altas concentraciones de IAA pueden alterar el equilibrio auxina/citoquinina, provocando que una abundancia de citoquininas atraiga nutrientes hacia esa zona, donde se promoverán los procesos de división y crecimiento celular. Se propone como un siguiente paso, la caracterización de los contenidos de citoquininas en los granos en los que hasta ahora se ha visto que se altera el contenido de IAA.
3. Ya que hemos asociado las diferencias en contenido de IAA y ABA con diferencias en el llenado de grano, debidas a diferencias en la fuerza de demanda y en la atracción de nutrientes hacia los granos en desarrollo, se propone estudiar la acumulación específica de almidón, así como en el contenido de sacarosa, glucosa y fructosa en los granos de las mazorcas de las variedades contrastantes para rendimiento y las líneas con mazorcas múltiples en donde suponemos que la fuerza de demanda es diferente para cada una de éstas.

VII. LITERATURA CITADA

1. Baldi, B., Maher, B.R. y Cohen, J.D. 1989. Hydrolysis of indole-3 acetic acid esters exposed to mild alkaline conditions. *Plant Physiol.* 91:9-12.
2. Bialek, K., Meudt, W.J. y Cohen, J.D. 1983. Indole-3-acetic acid (IAA) and IAA conjugates applied to bean stem sections. *Plant Physiol.* 73:130-134.
3. Bialek, K. y Cohen, J.D. 1989. Free and conjugated indole-3-acetic acid in developing bean seeds. *Plant Physiol.* 91:775-779.
4. Bialek, K. y Cohen, J.D. 1989. Quantitation of indolacetic acid conjugates in bean seeds by direct tissue hydrolysis. *Plant Physiol.* 90:398-400.
5. Bidwell, R.G.S. 1979. *Fisiología vegetal*. AGT. México. ISBN:968-463-015-8. pp 599-825.
6. Bewley, J.D. y Black, M. 1985. *Seeds: Physiology of development and germination*. Plenum Press, New York. ISBN: 0-306-41687-5. pp 367.
7. Bruljn, S.M. y Vreugdenhil, D. 1993. Abscisic acid and assimilate partitioning to developing seeds. II. Does abscisic acid influence to sink strength of *Arabidopsis* seeds?. *Physiol. Plant.* 88:583-589.
8. Clifford, P.E., Offler, C.E. y Patrick, J.W. 1986. Growth regulators have rapid effects on photosynthate unloading from seed coats of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.* 80: 635-637.
9. Clifford, P.E., Offler, C.E. y Patrick, J.W. 1987. Injection of growth regulators into seeds growing in situ on plants of *Phaseolus vulgaris* with double-fruits sink system. *Can. J. Bot.* 65:612-615.
10. Clifford, P.E., Ross, G.S. y McWha, J.A. 1990. Why are the effects of abscisic acid on photosynthate unloading so variable? A possible answer from a source-limited experimental system. *J. Plant Physiol.* 137:151-154.

11. Cline, M.G. 1994. The role of hormones in apical dominance. New approaches to an old problem in plant development. *Physiol. Plant.* 90:230-237.
12. Cohen, J. D. y Bandurski, R.S. 1982. Chemistry and physiology of the bound auxins. *Ann. Rev. Plant physiol.* 33:403-430.
13. Cohen, J. D. 1984. Convenient apparatus for the generation of small amounts of diazomethane. *Journal of Chromatography.* 303:193-196.
14. Cohen, J. D, Baldi, B. y Slovin, J.P. 1986. $^{13}\text{C}_6$ -[Benzene Ring]-indole-acetic acid. *Plant Physiol.* 80:14-19.
15. Duncan, W.G. 1975. Maize. Cambridge University Press. In: *Crop physiology.* Great Britain. ISBN: 0-521-29390-1. pp 23-50.
16. Dunlap, J.R. y Guinn, G. 1989. A simple purification of Indole-3-acetic acid and abscisic acid for GC-SIM-MS analysis by microfiltration of aqueous samples through nylon. *Plant Physiol.* 90:197-201.
17. Echeverria, E.D., Boyer, Ch., Liu, K.Ch y Shanon, J. 1985. Isolation of amyloplasts from developing maize endosperm. *Plant Physiol.* 77:513-519.
18. Hanft, J.M. y Jones, R.J. 1986. Kernel abortion in maize. *Plant Physiol.* 81:503-510.
19. Harris, R.E., Moll, R.H. y Stuber, C.W. 1976. Control and inheritance of prolificacy in maize. *Crop Sci.* 18:843-850.
20. Hedden, P. 1986. The use of combined gas chromatography mass spectrometry in the analysis of plant growth substances. Springer-Verlag. Berlin. In: *Modern methods of plant analysis: gas chromatography/mass spectrometry.* pp 1-22.
21. Hole, D., Smith, J.D. y Cobb, B.G. 1989. Regulation of embryo dormancy by manipulation of abscisic acid in kernels and associated cob tissue of *Zea mays* L. cultured in vitro. *Plant Physiol.* 91:101-105.

22. Jones, R.J. y Brenner, M.L. 1987. Distribution of abscisic acid in maize kernel during grain filling. *Plant Physiol.* 83:905-908.
23. Kai-Halen Chen, Miller AN, Patterson GW y Cohen JD, 1988. A rapid and simple procedure for purification of indole-3-acetic acid prior to GC-SIM-MS analysis. *Plant Physiol.* 88:822-825.
24. Kaldewey, H. y Vardar, Y. 1971. Hormonal regulation in plant growth and development. Proc. Adv. Study Inst., Izmir, Germany. ISBN: 3-527-25438-6/0. pp 155-170.
25. Kieselbach, T.A. 1980. The structure and reproduction of corn. University of Nebraska Press. Nebraska ISBN: 0-8032-7751-2. pp. 1-98.
26. Lindsey, K. y Topping, J.F. 1993. Embryogenesis: A question of pattern. *J. Exp. Bot.* 44 (259): 359-374.
27. Loza-Tavera, H., Serrano, B., Molina, J.D., Ortega-Delgado, M.L. y Sánchez-de-Jiménez, E. 1987. CO₂-fixation enzymes in maize (*Zea mays*) and grain yield. *Can. J. Vol.* 65: 607-611.
28. Lur, H.S. y Setter L.T. 1993. Role of auxin in maize endosperm development. *Plant Physiol.* 103:273-280.
29. Martínez-Barajas, E., Villanueva-Verdusco, C., Molina-Galán, J. Loza-Tavera, H. y Sánchez-de-Jiménez, E. 1992. Relation of Rubisco to maize grain yield improvement: effect of water restriction. *Crop. Sc.* 32: 718-722.
30. Martínez-Zambrano, G. Castillo, G.F. y Molina-Galán, J. 1992. Memorias del XIV Congreso Nacional de Fitogenética. U.A. Chiapas. 306.
31. Molina-Galán, J.D. 1983. Selección masal visual estratificada en maíz. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
32. Niembro, A. 1988. Semillas de árboles y arbustos: Ontogenia y estructura. Ed. Limusa. México. ISBN: 968-18-2574-8. pp 21-150.

33. Nowacky, J. y Bandurski, R.S. 1980. Myo-inositol esters of indol-3-acetic acid as seed auxin precursor of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* 65:422-427.
34. Phoehlmán, J.M. 1965. Mejoramiento genético de las cosechas. Ed. Limusa. México. ISBN: 968-18-0312-4. pp 263-300.
35. Prine, G.M. 1971. A critical period for ear development in maize. *Crop Sci.* 11:782-786.
36. Reed, A.J., Singletary G.W., Schussler, J.R., Williamson, D.R. y Christy, L. 1988. Shading effects on dry matter and nitrogen partitioning kernel number and yield of maize. *Crop Sci.* 28:819-825.
37. Reed, A.J. y Singletary, G.W. 1989. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion. *Plant Physiol.* 91:986-992.
38. Rivier, L. 1986. GC-MS of auxins. Springer-Verlag. Berlín. In: Modern methods of plant analysis: gas chromatography/mass spectrometry. pp 146-188.
39. Sánchez de Jiménez E., Sepúlveda E., Reynoso G., Molina-Galán J. y Albores M. 1991. Long-term maize seeds storage and loss of viability: polyamines and auxine contents during germination. *Seed Sci. & Technol.* 19:83-92.
40. Schneider, E. y Wightman, F. 1978. Auxins. Elsevier/North-Holland Biomedical Press. In: Phytohormones and related compounds. pp 29-67.
41. Schoper, J.B., Johnson, R.R. y Lambert, R.J. 1982. Maize yield response to increased assimilate supply. *Crop Sci.* 22:1184-1189.
42. Shannon, J.C. 1972. Movement of ^{14}C -labeled assimilates into kernels of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* 49:198-202.
43. Sitbon, F., Ostin, A., Sunberg, B., Olsson, O. y Sauderberg, G. 1993. Conjugation of indole-3-acetic acid (IAA) in wild-type and IAA overproducing transgenic tobacco plants, and identification of the main conjugates by frit-fast atom bombardment liquid chromatography-mass spectrometry. *Plan Physiol.* 101:313-320.

44. Suttle, J.C. y Hultstrand, J.F. 1993. Involvement of abscisic acid in ethylene-induced cotyledon abscission in cotton seedlings. *Plant Physiol.* 101:841-846.
45. Tanaka, A. y Yamaguchi, J. 1972. Dry matter production, yield components and grain yield of the maize plant. *Journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido University, Japón* ISBN: 968-839-015-1. pp 120.
46. Tetio-Khago, F. y Gardner, F.P. 1988. Responses of maize to plant population density: I. Canopy development, light relationships and vegetative growth. *Agron. J.* 80:930-935.
47. Tetio-Khago, F. y Gardner, F.P. 1988. Responses of maize to plant population density: II. Reproductive development, yield and yield adjustments. *Agron. J.* 80:935-940.
48. Wareing, P.F. y Phillips, I.D.J., 1981. Growth and differentiation in plants. Pergamon Press. Great Britain. ISBN: 0-08-026351-8. pp 51-149.
49. Zeevart, J.A. y Creelman, R.A. 1968. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 39:439-473.