
USO DE LA TERMOESTABILIDAD DE LA MEMBRANA CELULAR PARA LA ESTIMACIÓN DE LA TOLERANCIA AL CALOR EN MAÍZ

Sergio Castro Nava, Víctor Hugo Ramos Ortiz y Alfredo J. Huerta

RESUMEN

Para identificar genotipos de maíz tolerantes al calor, basado en la termo estabilidad de la membrana celular y determinar la consistencia de esta prueba para ser usada en la predicción de la productividad en campo bajo estrés por calor, se establecieron dos experimentos durante los ciclos primavera-verano de 2005 y otoño-invierno de 2006. En el primero se estudió la respuesta a la temperatura alta determinando el daño a la membrana celular en 28 cultivares de maíz sometidos a estrés por calor. En el segundo se estudiaron los genotipos contrastantes C-3014 (tolerante) y F2 44×35 (susceptible) en campo bajo secano, en Güemez, Tamaulipas, México, y se

cuantificaron variables fisiológicas, el rendimiento de grano y sus componentes directos. Los genotipos fueron clasificados en doce tolerantes, nueve medianamente tolerantes y siete susceptibles al calor. En el campo, el rendimiento de grano del genotipo tolerante C-3014 fue 20% superior al susceptible como resultado de una tasa fotosintética más alta (29%). El daño a la membrana celular es un criterio fisiológico adecuado en la selección de genotipos de maíz con características de tolerancia a calor en las primeras etapas de un programa de mejoramiento genético.

USE OF CELL MEMBRANE STABILITY TO ESTIMATE HEAT TOLERANCE IN MAIZE

Sergio Castro Nava, Víctor Hugo Ramos Ortiz and Alfredo J. Huerta

SUMMARY

To identify heat stress tolerant maize genotypes, based on the thermostability of the cellular membrane, and to determine the consistency of this test for its use in the prediction of productivity in the field under heat stress, two experiments were carried out during spring-summer 2005 and fall-winter 2006. In the first experiment, cellular membrane stability in response to high temperature was determined by measuring electrolyte leakage from leaves of plants under heat stress in 28 maize cultivars. In a second experiment, the contrasting genotypes C-3014 (tolerant) and F2 44×35 (susceptible) were compared

under field conditions in Güemez, Tamaulipas, Mexico. Physiological traits, grain yield and its direct components were determined. According to the results, the genotypes were classified into twelve tolerant, nine moderately tolerant and seven susceptible to heat. Under field conditions, the grain yield of the tolerant genotype (C-3014) was 20% higher than the susceptible one, as a result of a higher photosynthetic rate (29%). The damage to the cellular membrane is a physiological approach appropriate for the selection of heat tolerant maize genotypes in the early stages of a breeding program.

Introducción

La temperatura óptima para el desarrollo del maíz es de 22 a 27°C (Vara *et al.*, 2001). La temperatura que se presenta durante el verano en regiones como el Noreste de México es mayor a 40°C durante casi todo el ciclo biológico de

la planta, pero se hace más drástico cuando coincide con el desarrollo del grano, afectando por tanto el rendimiento.

La temperatura alta junto con la sequía son los principales factores abióticos que limitan la producción de los cultivos (Machado y Paulsen,

2001; Rondanini *et al.*, 2003) ya que impactan directamente sobre la acumulación de biomasa, por una alteración de la tasa fotosintética (Salvucci *et al.*, 2001; Crafts-Brandner y Salvucci, 2004) y daños severos en la estructura de la membrana celular (Rahman *et al.*, 2004) y constituyentes

celulares (Sung *et al.*, 2003). El rompimiento y el daño a la membrana altera su permeabilidad y resulta en la pérdida de electrolitos (Ibrahim y Quick, 2001; Rahman *et al.*, 2004). La pérdida de electrolitos (azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos, proteínas y otros solutos), componentes de

PALABRAS CLAVE / Calor / Daño a la membrana celular / Maíz / Mejoramiento genético / Termo-estabilidad /

Recibido: 18/07/2012. Modificado: 04/12/2012. Aceptado: 08/01/2013.

Sergio Castro Nava. Ingeniero Agrónomo, Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT), México. Maestría, Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey, México. Doctorado, Colegio de Post-

graduados (COLPOS), México. Profesor Investigador, UAT, México. Dirección: Universidad Autónoma de Tamaulipas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Centro Universitario Victoria, Cd. Victoria, Tam

México 87000. e-mail: scastro@uat.edu.mx

Víctor Hugo Ramos Ortiz. Ingeniero Agrónomo, Universidad de Guadalajara, México. Maestría en Ciencias Agrícolas, UAT, México.

Alfredo J. Huerta. Ingeniero Agrónomo, UAT, México. M. Sc. y Ph.D. University of California, Riverside. EEUU. Profesor, Miami University, EEUU.

USE A ESTABILIDADE TÉRMICA DA MEMBRANA CELULAR PARA A ESTIMATIVA DO CALOR TOLERÂNCIA EM MILHO

Sergio Castro Nava, Víctor Hugo Ramos Ortiz e Alfredo J. Huerta

RESUMO

Para identificar genótipos de milho tolerantes ao calor, com base na estabilidade térmica da membrana celular e determinar a consistência do teste a ser usado na previsão de produtividade no campo sob estresse por calor, dois experimentos foram estabelecidos durante os ciclos de 2005 Primavera-Verão e Outono-Inverno de 2006. O primeiro estudou a resposta à temperatura elevada, determinando dano à membrana celular em 28 cultivares de milho sob estresse de calor. A segunda estudou genótipos contrastando C-3014 (tolerante) e F2 44×35 (sensíveis), no campo sob sequeiro,

Güemez, Tam. e variáveis fisiológicas são quantificados o rendimento de grãos e seu componentes direta. Os genótipos foram classificados em doze tolerante, moderadamente tolerante nove e sete sensíveis ao calor. No campo, o rendimento de grãos de genótipo C-3014 tolerante foi 20% maior que os suscetíveis como resultado de uma maior taxa fotossintética (29%). Os danos à membrana celular são uma abordagem fisiológica adequada na seleção de características de genótipos de milho de tolerância ao calor em estágios iniciais de um programa de reprodução.

la savia celular, refleja un daño a la membrana celular (McDaniel, 1982), siendo un factor importante en la tolerancia al calor (Blum, 1988; Rahman *et al.*, 2004). Los daños a la membrana pueden ser evaluados por la termoestabilidad de la membrana, la cual mide la pérdida de electrolitos en hojas expuestas a temperaturas elevadas (Sullivan, 1972). Diversos resultados (Fokar *et al.*, 1998; Marcum, 1998; Liu y Huang, 2000; Blum *et al.*, 2001; Rahman *et al.*, 2004; Thiaw y Hall, 2004) indican que medir la pérdida de electrolitos en hojas, podría ser utilizada con cierto éxito como una metodología para seleccionar indirectamente para tolerancia a calor, como un potencial indicador de la termo-tolerancia (Rahman *et al.*, 2004) en varias especies.

La utilidad de la selección para este carácter depende de la variación en una población y de una alta asociación con caracteres fisiológicos (fotosíntesis, potencial hídrico y sus componentes, conductancia estomática, temperatura foliar) que tengan influencia sobre la adaptación a condiciones de temperatura alta (Thiaw y Hall, 2004). Sin embargo, en México, para maíz no se han documentado evaluaciones de este tipo para identificar genotipos tolerantes

a calor en los programas de mejoramiento genético.

El objetivo de esta investigación fue identificar genotipos de maíz tolerantes al calor, basado en la termo estabilidad de la membrana celular en la etapa vegetativa y determinar la consistencia de esta prueba para ser usada en la predicción de la productividad de maíces en campo bajo estrés por calor en base a la respuesta fisiológica y el rendimiento de grano.

Materiales y Métodos

Se evaluaron 24 cultivares criollos de maíz del Banco de Germoplasma de la Facultad de Ingeniería y Ciencias, originarios del centro y sur de Tamaulipas, México, dos genotipos comerciales (H-437 y VS-536) recomendados para temporal por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), una generación F₂ del H-437 y una generación F₂ de la cruz experimental 44×35 del Campo Experimental Río Bravo, en Río Bravo, Tamaulipas. La investigación se realizó en dos experimentos, el primero corresponde a la clasificación por su tolerancia al calor y el segundo a la evaluación de dos genotipos contrastantes en campo para determinar su respuesta fisiológica al calor y establecer la

utilidad de la prueba de termo estabilidad de la membrana como criterio de selección.

Experimento I

El experimento se estableció durante el ciclo primavera-verano del 2005 y el material experimental fue evaluado en condiciones de invernadero bajo riego. La siembra se realizó en bolsas de polietileno con capacidad de 4kg en un sustrato compuesto por suelo de río + limo en una proporción 2:1. Cuando las plántulas se encontraban en la cuarta hoja ligulada de su desarrollo, se midió la tolerancia a calor (daño a la membrana celular) mediante la prueba de termo estabilidad de la membrana celular (TMC) siguiendo el procedimiento descrito por Blum (1988). Para minimizar el error experimental al momento del muestreo por edad y posición de la hoja (Bajji *et al.*, 2001), se tomaron 20 discos de tejido foliar de la hoja madura más joven en cada una de las plantas. Los discos fueron extraídos con un sacabocados de 10mm de diámetro, entre las 12:00 y las 14:00, y colocadas inmediatamente en tubos de ensayo conteniendo 10ml de agua deionizada y fueron llevadas rápidamente al laboratorio. Los discos de tejido de hoja se lavaron tres veces en agua

deionizada para eliminar los electrolitos liberados al momento del corte. Se hicieron dos grupos de 10 discos de tejido de hoja con cuatro repeticiones, un grupo para el control y el otro para el tratamiento de calor. Después del lavado se agregaron 10ml de agua deionizada a cada tubo y se cubrieron con papel aluminio para evitar la desecación y la evaporación durante el tratamiento de calor. El tratamiento de calor se hizo en un baño maría manteniendo el control a una temperatura de 50 ±1°C por una hora. El grupo de discos control se mantuvo a una temperatura ambiente de 25°C por el mismo período de tiempo. Terminado el tratamiento de temperatura se agregaron 10ml de agua deionizada y se dejó reposar en un refrigerador a 10°C por 24h para permitir la difusión de electrolitos. Después de esto, se extrajeron del refrigerador y las muestras se dejaron reposar a temperatura ambiente por 1h a 25°C y se hicieron lecturas de conductividad eléctrica (CE) con un Digital Conductivity Meter (VWR modelo CRB-10M con compensación de temperatura automática). Los tubos de ensayo se introdujeron en una autoclave (Felisa Modelo FE-399; Zapopan, Jalisco, México) a 120°C durante 10min a una presión de 0,10MPa para

matar completamente el tejido y liberar todos los electrolitos. Se dejó reposar el tejido a 25°C durante 1h y se realizó la segunda lectura de la CE. El porcentaje relativo del daño a la membrana celular (DMC%), como indicador de la termo-estabilidad de la membrana celular (TMC) se calculó como

$$DMC = \frac{1-(T1/T2)}{1-(C1/C2)} \times 100$$

donde DMC: daño a la membrana celular, T1: tratamiento antes de introducirse a la autoclave, T2: tratamiento después de haberse introducido a la autoclave, C1: testigo antes de introducirse a la autoclave, C2: testigo después de haberse introducido a la autoclave.

El experimento se estableció bajo un diseño completamente al azar con 28 tratamientos y 10 repeticiones, la unidad experimental fue una maceta con una planta. Los genotipos fueron clasificados de acuerdo a la sugerencia de Saadalla *et al.* (1990), en base al promedio general del daño a la membrana celular y las desviaciones estándar (DE). En esta forma, aquellos genotipos con un promedio de DMC de dos DE arriba del promedio general se clasificaron como tolerantes. De igual manera, aquellos genotipos con un promedio de DMC de dos DE abajo del promedio general se consideraron como susceptibles. El resto de los genotipos se consideraron como medianamente tolerantes.

Experimento II

Para estudiar la respuesta fisiológica se utilizaron los genotipos C-3014 y F₂ 44×35, el primero clasificado como tolerante y el segundo como susceptible en el experimento previo. Los genotipos fueron escogidos por tener los valores extremos en el daño a la membrana celular (2,9 y 32,4% para C-3014 y F₂ 44×35, respectivamente) y en base a sus características agronómicas y de fenología

obtenidos de una caracterización previa (datos sin publicar). El experimento se estableció en una fecha tardía para asegurar que las plantas estuvieran sometidas a estrés por calor (21/03/2006) en el municipio de Güemez, Tamaulipas (23°56.522'N y 99°06.179'O, altitud de 186msnm). La temperatura media durante el experimento fue de 28,1°C con una máxima de hasta 43°C. La humedad del suelo se mantuvo cerca de la capacidad de campo mediante riegos de auxilio para evitar un estrés hídrico.

Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con dos genotipos y tres repeticiones. La unidad experimental fue de 10 surcos de 5×0,80m y una densidad de 50000 plantas/ha. El 26/05/2006 se hicieron tres muestreos durante el día (a las 7:00, 13:00 y 19:00). En esta fecha se registró una temperatura >40°C. Se estudió el intercambio de gases y las relaciones hídricas en campo. En cada unidad experimental se midieron las variables de relaciones hídricas: potencial hídrico (Ψ) y potencial osmótico (Ψ_s), para lo cual se tomaron muestras de la primera hoja ligulada en sentido basípeto en una muestra de tejido de 10 plantas al azar de los seis surcos centrales. Las variables fueron cuantificadas con la bomba de presión tipo Scholander y el osmómetro (Vapor Pressure Osmometer 5520, Wescor, Logan UT) respectivamente. En las variables de intercambio de gases, transpiración (E); conductancia estomática (gs); temperatura de la hoja (Th) y tasa fotosintética (A) se utilizó el sistema portátil de fotosíntesis LI-6400 (Lincoln, NE). Las lecturas se tomaron en 10 plantas por repetición con una frecuencia de dos horas (de 6.00 a 20.00) en la misma hoja utilizada para determinar el potencial hídrico y el potencial osmótico. Para determinar el efecto del calor sobre los genotipos, se determinaron las variables agronómicas, floración mascu-

TABLA I
ANÁLISIS DE VARIANZA PARA EL DAÑO
A LA MEMBRANA CELULAR DE 28 GENOTIPOS
DE MAÍZ

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	Valor de F
Genotipos	27	0,2457	41,54 **
Error	252	0,0059	
C.V. (%)		24,1	

** altamente significativo ($\alpha < 0,001$); C.V.: coeficiente de variación.

lina (FM) y floración femenina (FF) cuando en el 50% de las plantas de cada parcela las anteras se encontraban derramando polen y los estigmas se encontraban visibles. Se determinó la madurez fisiológica (MF) en 10 plantas de cada parcela cuando en los granos de la parte central de la mazorca mostraron la capa negra. Posteriormente se midió el rendimiento de grano (RG) por mazorca en 10 mazorcas de cada parcela y se ajustó a una humedad del grano de 12%. El número de granos por mazorca (NG) fue calculado del RG y el peso de 100 granos (PIG).

En ambos experimentos se hicieron análisis de varianza utilizando el GLM Procedure (SAS, 2003) para todas las variables en estudio. La comparación de promedios se realizó mediante la prueba de Tukey a un nivel de $P=0,05$.

Resultados y Discusión

Experimento I

El daño a la membrana celular es un indicador de la tolerancia al calor (Rahman *et al.*, 2004); valores bajos indican alta termo-estabilidad de la membrana, mientras que valores altos indican baja termo-estabilidad. En este estudio, los 28 cultivares de maíz respondieron significativamente diferente ($P \leq 0,01$) al tratamiento de calor (Tabla I). La variación en el daño a la membrana celular fue de 2,9 a 32,4% y corresponde a los cultivares C-3014 y F₂ 44×35 respectivamente, con un promedio general de 12%. Los valores obtenidos para el daño a la membrana celular coinci-

den con los encontrados por Blum y Ebercon (1981) pero difieren de los reportados por Shanahan *et al.* (1990), aunque ambos estudios fueron realizados en trigo. Esta respuesta está correlacionada con la amplia variabilidad genética para la tolerancia al calor del germoplasma existente en el centro y sur de Tamaulipas. La variabilidad entre genotipos ha sido reportada también en soya (Martineau *et al.*, 1979) y en trigo (Fokar *et al.*, 1998; Blum *et al.*, 2001; Ibrahim y Quick, 2001).

De acuerdo con las desviaciones estándar obtenidas en base al daño a la membrana celular (como sugiere Saadalla *et al.*, 1990), los genotipos fueron clasificados en tres grupos (Tabla II). Por consiguiente, los 28 genotipos fueron clasificados en doce tolerantes, nueve medianamente tolerantes y siete susceptibles. El grupo de tolerantes representa 42% de los genotipos, lo cual muestra que un gran número de los genotipos estudiados presenta tolerancia al calor, debido a una pérdida de electrolitos relativamente baja como lo señalan Thiaw y Hall (2004). Las diferencias en el daño a la membrana celular son atribuibles por un lado a su origen ecológico ya que pudiera existir adaptación al calor en algunos de ellos y por otro a que los cultivares se comportan de una manera diferente cuando se varía la temperatura en el tratamiento de calor; además, el tiempo de exposición también juega un papel importante por lo que es necesario definir la metodología para cada especie y poder detectar diferencias reales entre genotipos. En

TABLE II
CLASIFICACIÓN POR SU TOLERANCIA AL CALOR
DE 28 GENOTIPOS DE MAÍZ EVALUADOS EN BASE
A EL DAÑO A LA MEMBRANA CELULAR

Clasificación	Número de genotipos	Daño a la membrana celular	
		Promedio	Intervalos
		%	
Tolerantes ¹	12	3,5	2 - 5
Medianamente tolerantes ²	9	11,5	6 - 20
Susceptibles ³	7	25,0	21 - 33

¹ C-3020, C-4020, C-3027, C-4034, C-3012, ZEM-148, VS-536, H-437, C-3041, ZEM -131, Barroso y C-3014.

² C-3030, C-4050, C3018, C-3005, C-4041, C-3004, C-4026, C-3049 y C-3009.

³ C-3029, F₂ H-437, Población I, Población II, F₂ 44×35, C-3015 y C-3021.

TABLE III
CUADRADO MEDIO Y NIVEL DE SIGNIFICANCIA PARA LAS VARIABLES
FISIOLÓGICAS ESTUDIADAS EN DOS GENOTIPOS CONTRASTANTES
DE MAÍZ DURANTE EL DÍA EN CONDICIONES DE CAMPO

Fuentes de variación	Ψ	Ψ _s	E	gs	Th	A
Genotipo	15,60 ns	68,48 **	0,065 ns	0,815 ns	11,67 **	428,77 **
Hora	274,96 **	72,45 **	7,72 **	6,71 **	508,57 **	2348,3 **
Gen × Hora	28,12 *	6,27 *	5,71 **	1,16 ns	2,52 **	54,61 ns
C.V. (%)	17,3	9,4	43,3	49,6	1,49	25,5

** altamente significativo ($\alpha=0,01$); * significativo ($\alpha=0,05$); ns: no significativo; Ψ: potencial hídrico; Ψ_s: potencial osmótico; E: transpiración; gs: conductancia estomática; Th: temperatura de la hoja; A: tasa fotosintética; C.V.: coeficiente de variación.

base a los valores de daño a la membrana celular, el grupo de genotipos tolerantes tiene mayor termo tolerancia de la membrana celular (Krishnan *et al.*, 1989; Park *et al.*, 1997), lo cual asociado con procesos fisiológicos como la fotosíntesis, pueden influir en el llenado de grano y por lo tanto en el rendimiento de grano (Thiaw y Hall, 2004). El daño a la membrana celular del grupo de genotipos tolerantes fue 71% menor que el promedio general (12%), mientras que el grupo de genotipos susceptibles fue 108% mayor (Tabla II).

Los valores en el daño a la membrana celular obtenidos en este estudio fueron relativamente bajos, aunque estas diferencias son atribuibles al nivel de calor aplicado; por ejemplo, en trigo se sugiere utilizar una temperatura de 38 a 44°C (Blum y Ebercon, 1981), mientras que en sorgo debe ser de 48°C (Sullivan, 1972); sin embargo de acuerdo con Blum (1988) la comparación entre especies no es válida debido a las caracterís-

ticas específicas de los lípidos que forman la membrana celular, lo cual es un factor importante en la termo-estabilidad de la membrana ante la temperatura alta.

Con los resultados obtenidos, se sugiere que al utilizar la metodología de la termo estabilidad de la membrana celular se considere el cultivo utilizado (Chen *et al.*, 1982), el tiempo de exposición del tejido (Marcum, 1998) y la temperatura utilizada (Rahman *et al.*, 2004).

Experimento II

Las condiciones de estrés por calor estuvieron dadas durante el estudio, ya que la temperatura diaria $\geq 35^\circ\text{C}$ en el periodo siembra-floración se presentó durante 36 y 39 días para la floración masculina y femenina respectivamente, mientras que para el periodo floración-

madurez fisiológica fue durante 35 días en ambos casos. La temperatura máxima promedio fue de $38,2^\circ\text{C}$ y una precipitación de 187mm durante el ciclo.

Entre los genotipos contrastantes se detectaron diferencias estadísticas ($P\leq 0,01$) en el potencial osmótico, temperatura de la hoja y tasa fotosintética (Tabla III). La hora del día también presentó diferencias estadísticas ($P\leq 0,01$) en todas las variables. El genotipo tolerante (C-3014) tuvo un potencial hídrico más alto

vucci (2004). Como resultado de este mismo ambiente, el potencial osmótico (Figura 1b) fue significativamente menor ($-0,32\text{MPa}$) que en el genotipo susceptible, debido a una mayor acumulación de solutos, como lo sugieren Girma y Krieg (1992).

El genotipo tolerante tuvo una temperatura de la hoja significativamente diferente respecto al genotipo susceptible, de hasta 2°C , sobre todo a partir de las 8:00 y hasta las 16:00, cuando la temperatura del aire fue $>40^\circ\text{C}$, lo que indica que este genotipo fue más termoestable (Figura 2c). Esta respuesta estuvo asociada a variables tales como transpiración (Figura 2a) y conductancia estomática (Figura 2b), ya que el genotipo tolerante tuvo una mayor capacidad de enfriamiento a través de la apertura de los estomas durante todo el día. Esta respuesta se vio reflejada en una mayor tasa fotosintética entre las 10:00 y las 16:00 con respecto al susceptible (Figura 2d), lo que indica que el genotipo tolerante tuvo una mayor capacidad fotosintética bajo un ambiente de calor bajo condiciones de campo (Reynolds *et al.*, 2001), y que su tolerancia esta determinada en parte por la capacidad de sus células para mantener la estructura de la membrana celular.

La temperatura alta inhibe la fotosíntesis y el desarrollo de la planta (Crafts-Brandner y Salvucci, 2004), sin embargo la identificación de genotipos de maíz por su tolerancia al calor mediante la termo-estabilidad de la membrana celular fue consistente en campo, lo cual coincide con lo encontrado por Thiaw y Hall (2004) y por Rahman *et al.* (2004), ya que el genotipo clasificado como resistente mantiene una tasa fotosintética mayor que el clasificado como susceptible du-

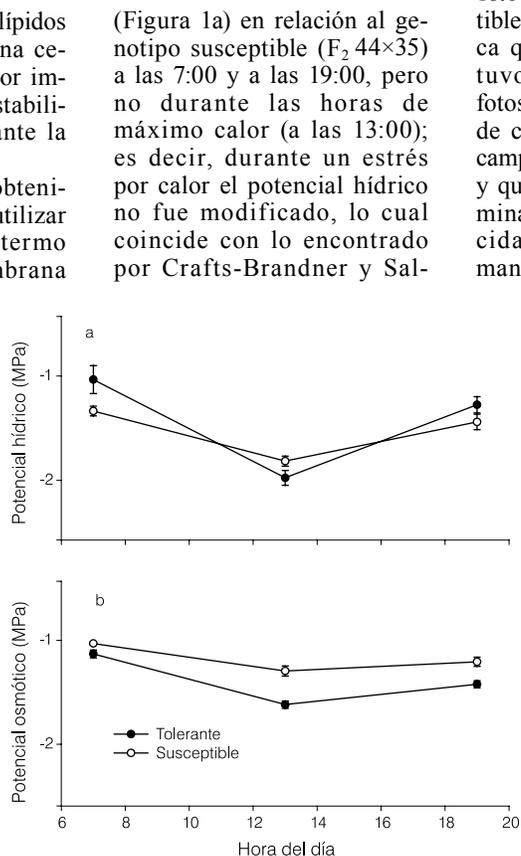


Figura 1. Potencial hídrico (a) y potencial osmótico (b) de dos genotipos contrastantes de maíz en condiciones de campo durante un día con temperatura $>40^\circ\text{C}$.

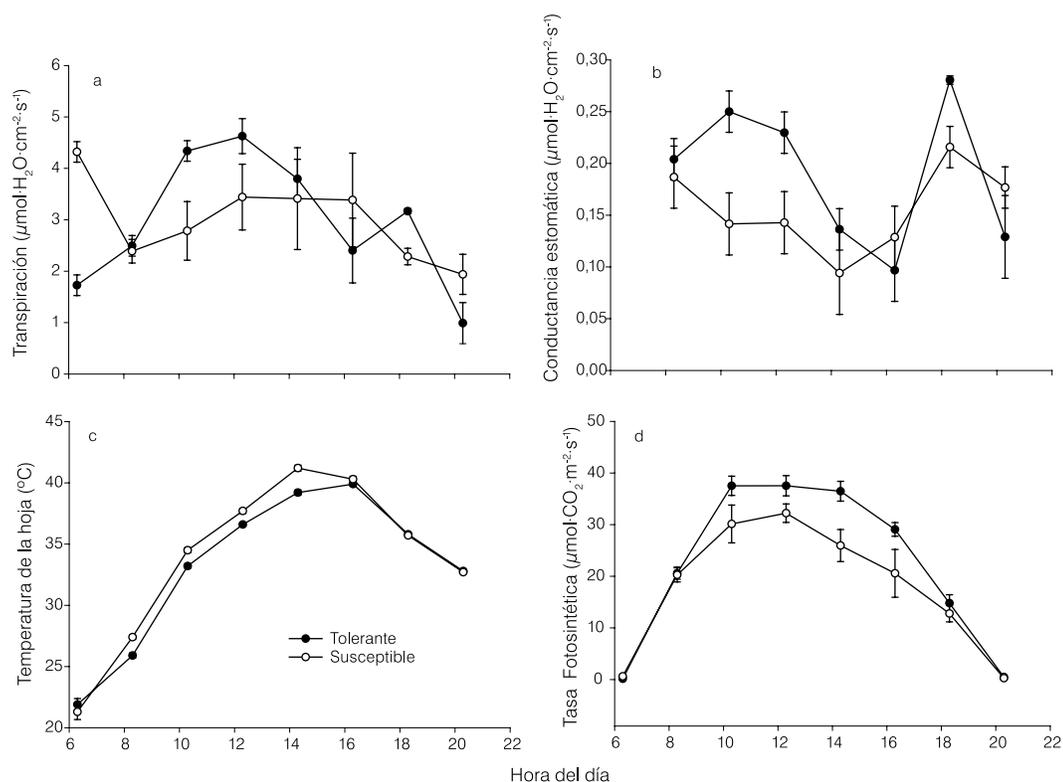


Figura 2. Transpiración (a), conductancia estomática (b), temperatura de la hoja (c) y tasa fotosintética (d) de dos genotipos contrastantes de maíz en condiciones de campo durante un día con temperatura >40°C.

rante las horas de mayor calor (Figura 2c); es decir, existe un alto nivel de asociación de estas características fisiológicas con la capacidad de adaptación a condiciones de calor como lo señalan Thiaw y Hall (2004).

Las diferencias estadísticas de la tasa fotosintética bajo un estrés por calor alrededor de las 14:00, quizá tengan mayor importancia durante el llenado de grano debido a que los efectos ocasionados por este factor se minimizarían en un genotipo tolerante, seleccionado en base al menor daño a la membrana celular, como lo indican Reynolds *et al.*, (2000).

La temperatura $\geq 35^{\circ}\text{C}$ durante el experimento se vio reflejada en el rendimiento de grano, con una diferencia significativa de 20% del genotipo F2-44×35 (Tabla IV) con relación a C-3014. La diferencia en el rendimiento de grano estuvo dada por un mayor número de granos por mazorca (22%) y un ciclo biológico más largo (3,7 días), pero con similar período de llenado de grano, lo cual lo hace fotosintéticamente más eficiente a pesar de tener una mayor asincronía floral (5 días). El efecto de la temperatura alta durante gran parte del ciclo biológico y particularmente durante el período de llenado

de grano (35 días con temperatura $\geq 35^{\circ}\text{C}$) se vio reflejado en el rendimiento de grano como resultado del impacto sobre las variables fisiológicas, fenológicas y agronómicas. Sin embargo, algunos reportes sobre la relación entre la termo-estabilidad de la membrana celular como criterios de selección y el rendimiento de grano no han sido consistentes en otros cultivos; al respecto Martineau *et al.* (1979) en soya y Shanahan *et al.* (1990) en trigo, no observaron ninguna relación significativa, mientras que Sullivan y Ross (1979) en sorgo, Rahman *et al.* (2004) en algodón y Blum *et al.* (2001) en trigo

reportan una asociación positiva y significativa bajo estrés por calor. Aunque los resultados obtenidos en este estudio indican cierta consistencia de los genotipos bajo estrés por calor, no se descarta la posibilidad de que los genotipos pudieron haber sido afectados por la interacción de los genotipos con otros factores bióticos y abióticos, como señalan Blum *et al.* (2001).

Las condiciones de calor también se reflejaron en la fenología (Tabla IV) de F2-44×35 ya que se diferencia significativamente de C-3014 en los días a madurez fisiológica (3,7 días), los días a floración masculina (1,6 días) y la floración femenina (4,3 días). Además C-3014 fue más consistente que F2 44×35 en su fenología en relación a la caracterización, incrementando su ciclo de cultivo en 9,7 días y manteniendo estables sus otras características (Tablas I y IV).

Conclusiones

Existe una amplia variabilidad genética en el germoplasma de maíz del centro y sur de Tamaulipas. El comportamiento de los genotipos tolerante y susceptible en campo fue consistente con la clasificación previa realizada por el método de la estabilidad de la membrana celular.

La utilización del daño a la membrana celular como un indicativo de la tolerancia al calor es un criterio fisiológico adecuado en la selección inicial de una gran cantidad de genotipos de maíz con características de tolerancia a calor en las primeras etapas de un programa de mejoramiento

TABLA IV
RENDIMIENTO DE GRANO Y SUS COMPONENTES DIRECTOS, Y FENOLOGÍA DE DOS GENOTIPOS DE MAÍZ CONTRASTANTES EN RESPUESTA AL CALOR EN CONDICIONES DE CAMPO

Genotipo	Rendimiento de grano (g/planta)	Número de granos por mazorca	Peso individual del grano (g)	Días a madurez fisiológica	Días a floración masculina	Días a floración femenina
C-3014 (tolerante)	54,8 ± 6,95 a †	273,0 ± 45,5 a	0,20 ± 0,017 a	124,7 ± 1,45 a	73,3 ± 1,76 a	78,3 ± 2,90 a
F ₂ -44×35 (susceptible)	43,9 ± 2,14 b	212,0 ± 9,33 b	0,21 ± 0,013 a	121,0 ± 2,08 b	71,7 ± 0,88 a	74,0 ± 0,99 b
C.V. (%)	36,0	7,7	16,8	2,4	2,5	3,3

Promedios con letras iguales dentro de cada variable no son significativamente diferentes (Tukey, $P \leq 0,05$).

† Cada valor es el promedio ± error estándar; C.V.: coeficiente de variación.

genético, aunque no debe ser un criterio de selección exclusivo, sino más bien complementario, en este proceso.

AGRADECIMIENTOS

Loa autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado para esta investigación a través del proyecto SEP 2003-C02-44713.

REFERENCIAS

- Bajji M, Kinet JM, Lutts S (2001) The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul.* 36: 61-70.
- Blum A (1988) *Plant Breeding for Stress Environments*. CRC. Boca Raton, FL, EEUU. 223 pp.
- Blum A, Ebercon A (1981) Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci.* 21: 43-47.
- Blum A, Klueva N, Nguyen HT (2001) Wheat cellular thermo tolerance is related to yield under heat stress. *Euphytica* 117: 117-123.
- Chen THH, Shen ZY, Lee PH (1982) Adaptability of crop plants to high temperatures stress. *Crop Sci.* 22: 719-725.
- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2004) Analyzing the impact of high temperature and CO₂ on net photosynthesis: biochemical mechanisms, models and genomics. *Field Crops Res.* 90: 75-85.
- Fokar M, Nguyen HT, Blum A (1998) Heat tolerance in spring wheat. I. Estimating cellular thermotolerance and its heritability. *Euphytica* 104: 1-8.
- Girma F, Krieg D (1992) Osmotic adjustment in sorghum. *Plant Physiol.* 99: 577-582.
- Ibrahim AMH, Quick JS (2001) Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermal stability. *Crop Sci.* 41: 1405-1407.
- Krishnan M, Nguyen HT, Burke JJ (1989) Heat shock protein synthesis and thermal tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 90: 140-145.
- Liu X, Huang B (2000) Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass. *Crop Sci.* 40: 503-510.
- Machado S, Paulsen GM (2001) Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant Soil* 233: 179-187.
- Marcum KB (1998) Cell membrane thermostability and whole-plant heat tolerance of kentucky bluegrass. *Crop Sci.* 38: 1214-1218.
- Martineau JR, Specht JE, Williams JH, Sullivan CY (1979) Temperature tolerance in soybean. I. Evaluation of technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Sci.* 19: 75-78.
- McDaniel RG (1982) The physiology of temperature effects on plants. En Christiansen MN, Lewis CF (Eds.) *Breeding Plants for Less Favorable Environments*. Wiley. Nueva York, EEUU. pp. 13-45.
- Park SY, Chang KC, Shivaji R, Luthe DS (1997) Recovery from heat shock in heat-tolerant and nontolerant variants of creeping bentgrass. *Plant Physiol.* 115: 229-240.
- Rahman HU, Malik SA, Saleem M (2004) Heat tolerance of upland cotton during the fruiting stage evaluated using cellular membrane thermostability. *Field Crops Res.* 85: 149-158.
- Reynolds MP, Delgado MI, Gutiérrez-Rodríguez M, Larqué-Savedra A (2000) Photosynthesis of wheat in a warm irrigated environment. I Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Res.* 66: 37-50.
- Reynolds MP, Nagarajan S, Razzaque MA, Ageeb OAA (2001) Heat tolerance. En Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JL, Nab A (Eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. CIMMYT. México. DF. pp. 124-135.
- Rondanini D, Savin R, Hall AJ (2003) Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Res.* 83: 79-90.
- Saadalla MM, Quick JS, Shanahan JF (1990) Heat tolerance in winter wheat. Membrane thermostability and field performance. *Crop Sci.* 30: 1248-1251.
- Salvucci ME, Osteryoung KW, Crafts-Brandner SJ, Vierling E (2001) Exceptional sensitivity of rubisco activase to thermal denaturation *in vitro* and *in vivo*. *Plant Physiol.* 127: 1053-1064.
- SAS (2003) *SAS User's Guide: Statistics*. Version 9.1 (TS1M3). SAS Institute, Inc. Cary, NC, EEUU.
- Shanahan JF, Edwards IB, Quick JS, Fenwick JR (1990) Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Sci.* 30:247-251.
- Sullivan CY (1972) Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. En Rao NGP, House LR (Eds.) *Sorghum in the Seventies*. Oxford and IPH. New Delhi, India. pp. 247-264.
- Sullivan CY, Ross WM (1979) Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum. En Mussell H, Staples R (Eds.) *Stress Physiology in Crop Plants*. Wiley. Nueva York, EEUU. pp. 263-281.
- Sung DY, Kaplan F, Lee KJ, Guy CL (2003) Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends Plant Sci.* 8:179-187.
- Thiaw S, Hall AE (2004) Comparison of selection for either leaf-electrolyte-leakage or pod set in enhancing heat tolerance and grain yield of cowpea. *Field Crops Res.* 86: 239-253.
- Vara PPV, Craufurd PQ, Kalkani VG, Wheeler TR, Boote KJ (2001) Influence of high temperature during pre- and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 233-240.