

Respuesta fisiológica a la salinidad de maíz criollo y mejorado

Physiological response to salinity in maize landraces and hybrid

Carmen Alicia Ayala-Contreras¹, Norma Angélica Ruiz-Torres^{2*},
Froylán Rincón-Sánchez³, Celestino Flores-López⁴

¹Estudiante de Maestría en Tecnología de Granos y Semillas, ^{2*}Centro de Capacitación y Desarrollo de Tecnología de Semillas (CCDTs), e-mail: n_ruiz@hotmail.com (*Autor responsable). ³Departamento de Fitomejoramiento y ⁴Departamento Forestal, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista, 25315, Saltillo, Coahuila, México. Tel. (844) 4110220.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es evaluar la respuesta fotosintética, germinativa y de vigor de dos genotipos sometidos a diferentes niveles de salinidad, bajo condiciones de laboratorio e invernadero. Se utilizó un híbrido comercial (Dupont Pioneer) y una población de maíz de la raza: Elotes Cónicos del sureste de Coahuila. En los tratamientos se utilizó Sulfato de Sodio (Na_2SO_4), que se expresaron en megapascals (MPa). Se llevaron a cabo dos estudios: el estudio I sobre el efecto de la salinidad en la asimilación de CO_2 en diferentes etapas fenológicas (muestreos) con cuatro tratamientos -1, -2, -3 MPa y un testigo, que se aplicaron por medio de las soluciones de riego; en ellos se evaluó la tasa de asimilación de CO_2 , la conductancia estomática, concentración de CO_2 intercelular y la tasa transpiración; el estudio II para analizar los efectos de la salinidad en la germinación y vigor de la semilla, para lo cual se evaluaron siete tratamientos: testigo, -0.25, -0.50, -0.75, -1.0, -1.25 y -1.50 MPa, que se aplicaron por medio de riegos en ensayos de laboratorio. Las variables que se evaluaron fueron: germinación, vigor, longitud y peso seco de plúmula y de radícula, en plántulas normales. En el estudio I se obtuvieron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre tratamientos y entre muestreos para todas las variables. En el estudio II, para la tasa de asimilación de CO_2 y el CO_2 intercelular entre genotipos, se encontraron diferencias ($P \leq 0.01$) entre tratamientos para todas las variables evaluadas: entre genotipos para vigor ($P \leq 0.05$) y peso seco y longitud de radícula ($P \leq 0.01$), de los cuales el híbrido fue el que presentó un mejor comportamiento. Respecto a la interacción tratamiento x genotipo, hubo diferencias significativas en vigor y en peso seco de plántula ($P \leq 0.05$), así como en peso seco y longitud de radícula ($P \leq 0.01$). Los resultados indican que la fotosíntesis y la capacidad germinativa se reducen según disminuyen los potenciales osmóticos.

Palabras clave: maíz, potencial osmótico, efectos fisiológicos

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate photosynthetic, germination and vigor of two genotypes, subjected to different levels of salinity, under laboratory and greenhouse conditions. A commercial hybrid (Pioneer Dupont) and a maize landrace from Southeast of Coahuila, were used. Treatments were expressed in megapascals (MPa) using sodium sulfate (Na_2SO_4). Two studies were conducted. I: Effect of salinity on CO_2 uptake at different growth stages (samples), with four treatments -1, -2, -3 MPa and a control applied by the irrigation solutions. The evaluated variables were CO_2 assimilation rate, stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration and transpiration rate; II: Effects of salinity on germination and seed vigor with seven treatments tested (control, -0.25, -0.50, -0.75, -1.0, -1.25 and -1.50 MPa) and applied through irrigation on laboratory tests to evaluate germination, vigor, length and dry weight of plumule and radicle of the normal seedlings. In the first study, significant differences ($P \leq 0.01$) between treatments and between sampling for all variables were obtained. In Study II, differences ($P \leq 0.01$) among genotypes for CO_2 assimilation rate and intercellular CO_2 were found for all variables; between genotypes ($P \leq 0.05$) and dry weight and length of radicle ($P \leq 0.01$), the hybrid had the highest performance. Regarding the interaction genotype x treatment, there were significant differences in vigor and seedling dry weight ($P \leq 0.05$) and dry weight and length of radicle ($P \leq 0.01$). The results indicated that photosynthesis and germination capacity was reduced by decreasing the osmotic potential.

Key words: maize, osmotic potential, physiological effects

INTRODUCCIÓN

La salinidad es uno de los principales factores abióticos que afectan el crecimiento, rendimiento y calidad de los cultivos agrícolas debido al estrés que ocasiona en diferentes estados de crecimiento. Se ha demostrado que, bajo condiciones de solución salina, el crecimiento de las plantas se reduce; sin embargo, el grado de reducción depende del nivel de sal, las condiciones ambientales, el tipo de plantas y la etapa de crecimiento. El efecto por la salinidad difiere entre las especies e, incluso, entre las variedades y cultivares debido a la variabilidad de la tolerancia de los germoplasmas (Torabi y Halim, 2013).

Para el establecimiento de cualquier cultivo, es importante considerar las condiciones salinas del suelo, ya que pueden causar una reducción significativa en la tasa y el porcentaje de germinación de las semillas, que a su vez podría afectar su rendimiento (Carpici *et al.*, 2009). El proceso de germinación comprende varias fases: imbibición de agua, activación y síntesis de enzimas, translocación de sustancias y crecimiento activo, las cuales pueden ser afectadas por las condiciones salinas del medio (Cortés *et al.*, 2014).

Según Martínez *et al.* (2011), la salinidad origina reducción del crecimiento de los cultivos al afectar negativamente la germinación y la capacidad de emergencia de las plantas debido a sus efectos en los procesos fisiológicos. Trabajos realizados por González (2009) indican que los impactos de la salinización son: baja germinación, acumulación de iones en las células que crean toxicidad, problemas en la absorción de nutrientes y efecto osmótico.

La salinidad del suelo puede afectar la germinación de las semillas en dos formas: creando un potencial osmótico que evita la absorción de agua, y suministrando las condiciones para la entrada de iones, los cuales pueden ser tóxicos para el embrión o para la plántula en desarrollo (Méndez y Merazo, 1997). Niveles moderados de sales en el suelo no afectan la germinación aunque generalmente la retardan, pero concentraciones elevadas no sólo la retrasan, sino que afectan notablemente el porcentaje de emergencia, dependiendo del cultivo (Chávez *et al.*, 2012).

Franca (2007) indica que la evaluación de la germinación de las semillas en tratamientos salinos puede usarse como un indicador de la tolerancia de algunas especies y cultivares a la salinidad, además

de ser útil para evaluar la calidad fisiológica durante el estrés salino. Estas evaluaciones son importantes para estimar el potencial de rendimiento de las semillas en el campo. Nicasio (2011) menciona que mientras las semillas de las halófitas están adaptadas a un ambiente salino, aquellas de plantas no halófitas tienen límites variables de tolerancia a la salinidad respecto a la germinación.

La toxicidad iónica de las sales no sólo afecta la germinación, sino también es precursora de efectos negativos en los procesos fotosintéticos, ya que éstos se inhiben cuando altas concentraciones de sodio y de cloro se acumulan en los cloroplastos; asimismo reduce la conductancia estomática, ajuste osmótico, absorción de iones, síntesis de proteínas, síntesis de ácidos nucleicos, actividad enzimática y ocasiona desbalance hormonal, lo que trae como resultado menos células en los meristemas y efecto severo en las variables de crecimiento; además puede afectar el proceso de transporte de agua e iones, lo que promueve toxicidad iónica y desbalance nutricional. Debido a la disminución de la eficiencia fotosintética ya sea por disminución de la asimilación de fotosintetizados, el gasto adicional de energía, el descenso de la conductancia estomática, o por altos niveles de iones sodio y cloro en el tejido foliar, la salinidad también reduce la tasa de crecimiento y producción. Por lo tanto, el efecto osmótico y tóxico no sólo causa una simple consecuencia física sobre la reducción de la presión de turgor de las células de la planta, sino que involucra alteraciones bioquímicas y fisiológicas (Parés *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008).

Por su parte, Salas *et al.* (2001) mencionan que, a medida que el agua en las hojas se reduce, la condición hídrica de la planta influye severamente en la fotosíntesis ya sea por estrés hídrico u osmótico; la tasa de fotosíntesis neta disminuye debido a que las hojas cierran sus estomas, lo que impide la entrada de CO₂. De acuerdo a Munns y Tester (2008), la salinidad afecta la conductancia estomática de inmediato y de forma transitoria debido a las relaciones hídricas afectadas, y poco después a causa de la síntesis local de ácido abscísico. La disminución de la conductancia estomática es seguida por la reducción de la tasa de asimilación de CO₂ y la respiración.

Volkmar *et al.* (1997) indican que la tasa de reducción de la fotosíntesis y la translocación de asimilados bajo condición salina, depende de las especies y las concentraciones de sal; algunas pruebas mostraron que a bajos niveles de salinidad se estimula la tasa de fotosíntesis en algunas especies. De igual manera,

Yan *et al.* (2013) indican que, en ocasiones, la tasa de fotosíntesis por unidad de área foliar en las plantas que se desarrolla en condiciones salinas no tienen cambios significativos, a pesar de que la conductancia estomática se reduce. Esto se explica por los cambios en la anatomía de células, hojas más pequeñas y gruesas que dan como resultado una densidad de cloroplastos más alto por unidad de área foliar.

Ante el objetivo de evaluar la respuesta fotosintética de una población de maíz criollo y de un híbrido comercial, sembrados en suelos acondicionados con diferentes niveles de salinidad, bajo condiciones de invernadero, y determinar la respuesta germinativa y de vigor de los genotipos sometidos a diferentes niveles de salinidad bajo condiciones de laboratorio, la hipótesis planteada es que las condiciones de salinidad afectan la fisiología de la germinación en la semilla de maíz, asimismo afecta la capacidad fotosintética de las plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se realizaron dos estudios y se utilizaron dos materiales genéticos de maíz: un híbrido comercial (Dupont Pioneer) y una población de maíz de la raza Elotes Cónicos, proveniente de un trabajo de campo que se llevó a cabo en 2013, en la localidad El Mezquite de Galeana, N. L.

El estudio I del experimento se llevó a cabo en el área de invernadero del Departamento de Fito-mejoramiento de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, en Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Se estableció en un diseño completamente al azar con arreglo factorial $2 \times 4 \times 4$: factor A= dos materiales genéticos, factor B= tratamientos y factor C= unidades de muestreo, con cuatro repeticiones.

Los tratamientos fueron tres potenciales osmóticos: -1 MPa, -2 MPa, -3 MPa y un testigo en el que se utilizó agua destilada para el riego; como sal se usó el Sulfato de Sodio (Na_2SO_4) y las concentraciones se calcularon de acuerdo a la ecuación de J. H. Van't Hoff (Salisbury y Ross, 1978): $Y_{os} = -C \cdot R \cdot T$; donde: Y_{os} = potencial osmótico; C = concentración de la solución, expresada como molalidad (moles de soluto por Kg de H_2O); i = constante, que indica la ionización del soluto para el Na_2SO_4 (i = 3); R = constante de los gases ($0.0831 \text{ Kg, bar mol}^{-1}, \text{K}^{-1}$); T = temperatura absoluta ($^{\circ}\text{K}$).

Las unidades de muestreo corresponden a las etapas fenológicas, indicadas como el número de

hojas de las plantas al momento de su evaluación: 8, 12, 16 y la hoja final. Para establecer las unidades experimentales se utilizaron bolsas de polietileno de 10 L (macetas); como sustrato se empleó una combinación de vermiculita, perlita y Peat Moss, en una proporción de 1:0.5:0.1 de cada componente. Se sembraron dos semillas por bolsa durante mayo del 2014, y luego de la germinación se eliminó una de las plántulas para finalmente dejar una por maceta.

Las labores culturales consistieron en aplicaciones de fertilizantes y pesticidas para el control de plagas, que se realizaron de acuerdo a las necesidades del cultivo mediante las soluciones de riegos, dos veces por semana durante los primeros dos meses, y posteriormente una vez hasta que concluyó el experimento.

La medición de la actividad fotosintética se realizó con un equipo portátil marca LICOR-6400, previamente calibrado. La Radiación Fotosintéticamente Activa (PARi) utilizada fue, en promedio, de $212.36 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (de acuerdo a lo registrado en el invernadero), el suministro de CO_2 en la cámara fue de $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a una temperatura promedio de 30°C .

Las variables evaluadas fueron: tasa de asimilación de CO_2 (A) expresada en $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; conductancia estomática (g_s), en $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; concentración de CO_2 intercelular (C_i), en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$, y tasa de transpiración (E), en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Los ensayos de germinación estándar y de vigor bajo condiciones de salinidad correspondientes al estudio II, se llevaron a cabo en el Laboratorio de Fisiología de Semillas del Centro de Capacitación y Desarrollo en Tecnología de Semillas (CCDTs), en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. El experimento se estableció en un diseño completamente al azar con arreglo factorial 2×7 (factor A= dos materiales genéticos), (factor B=tratamientos), con tres repeticiones. Los tratamientos consistieron en siete potenciales osmóticos: -0.25, -0.50, -0.75, -1.0, -1.25, -1.50 y un testigo en los que se utilizó agua destilada. La unidad experimental constó de un taco con 25 semillas. Los potenciales osmóticos se calcularon según la fórmula de J. H. Van't Hoff (Salisbury y Ross, 1978), descrita en el estudio I. La germinación se determinó mediante la prueba estándar (ISTA, 2009), con algunas modificaciones; las semillas se colocaron en papel Anchor húmedo (según los tratamientos) enrollado en forma de taco, para luego depositarlas, durante siete días, en una cámara de germinación marca Termo Scientific, modelo

Precision, a una temperatura de 25 °C, con ocho horas de luz y 16 de oscuridad. Los ensayos recibieron riego cada 48 horas.

Se llevaron a cabo dos conteos: el primero, considerado como una prueba de vigor, se hizo al cuarto día después de la siembra para evaluar el número de plántulas normales; el segundo se realizó al séptimo día para contar las plántulas normales, las anormales y las semillas sin germinar. Los resultados para ambos conteos se reportaron en por ciento. Se midió longitud de plúmula y de radícula en las plántulas normales y se expresó en milímetros. El peso seco de las plúmula y de la radícula de las plántulas normales de cada uno de los tratamientos se obtuvo por separado, para lo cual se introdujeron en bolsas de papel de estraza y se colocaron en una estufa de secado durante 24 horas, a una temperatura de 75° C, para luego pesarlas en una balanza de precisión. Los datos se expresaron en miligramos por plántula (mg planta⁻¹).

Los datos para ambos estudios se obtuvieron mediante un análisis de varianza (SAS Institute, 2004), de los que se llevó a cabo una comparación de medias para genotipos y tratamientos a través de la prueba múltiple de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estudio I. Efectos de la salinidad en la germinación y vigor de la semilla

Los cuadrados medios del análisis de varianza para los parámetros relacionados a la tasa asimilación de CO₂ relacionados con este se presentan en el Cuadro 1. Se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre tratamientos y entre muestreos (etapas fenológicas) para todas las variables evaluadas. Lo anterior hace referencia al efecto de los potenciales osmóticos en las variables fisiológicas de la planta de maíz, así como en las etapas fenológicas, lo que indica que a mayor tiempo de exposición al estrés salino, más severa la reducción de la tasa de la asimilación de CO₂. Entre genotipos hubo significancia ($P \leq 0.01$) en la tasa de asimilación de CO₂ (A) y en el CO₂ intercelular (C_i); estas diferencias eran de esperarse debido a que se compararon dos materiales genéticos contrastantes.

En la interacción tratamiento x genotipo hubo diferencias significativas ($P \leq 0.01$), solamente en la variable C_p, mientras que en la interacción tratamiento x etapa fenológica se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para la mayoría de las varia-

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza para el estudio de asimilación de CO₂.

Fuentes de variación	GL	A	g _s	C _i	E
Tratamiento (Trat)	3	83.84 **	0.00293 **	148.28 **	3.16 **
Genotipo (Gen)	1	61.21 **	0.00013	95.82 **	1.06
Etapas Fenológica (EF)	3	117.03 **	0.00071 **	182.29 **	1.11 **
Trat x Gen	3	10.18	0.00008	17.48 **	0.18
Trat x EF	9	22.30 **	0.00022	39.68 **	1.70 **
Gen x EF	3	24.94 **	0.00033	44.55 **	0.65
Trat x Gen x EF	9	1.67	0.00017	2.55	0.42
Error	71	3.89	0.00020	6.46	0.29
CV (%)		30.83	45.34	0.64	36.11

*, **= Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente; GL= Grados de libertad; A= Tasa de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); g_s= Conductancia Estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); C_i= CO₂ Intercelular ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); E= Tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); CV (%) = Coeficiente de variación.

bles evaluadas, excepto en conductancia estomática (g_s). En lo correspondiente a la interacción genotipo x etapa fenológica se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en las variables A y C_i . Lo anterior indica la influencia tanto de los potenciales osmóticos, como de las etapas fenológicas y de los materiales genéticos contrastantes.

En el Cuadro 2 se presenta la comparación de medias del análisis de varianza para las variables relacionadas con la tasa de asimilación de CO_2 . En él se observa que al disminuir el potencial osmótico de la solución del suelo, se reduce A; sin embargo, esto no

se debe a la ausencia de C_p , ya que se mantuvo en valores que oscilan entre 388.74 y 394.73 $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sino a la afectación de las células del mesófilo, que redujeron la tasa de fijación de CO_2 . Se observa también que la reducción en el potencial osmótico afecta la apertura de los estomas, lo cual repercute en una menor tasa de transpiración ($1.16 \text{ mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

En general, los resultados presentados anteriormente indican que la fotosíntesis se reduce según disminuyen los potenciales osmóticos, y aunque la conductancia estomática es estadísticamente igual en los diferentes potenciales osmóticos, se observa

Cuadro 2. Comparación de medias del análisis de varianza para el estudio de tasa de asimilación de CO_2 .

	A	g_s	C_i	E
Tratamientos				
Testigo	8.84 a	0.046 a	388.74 c	1.96 a
-1 MPa	6.20 b	0.027 a	392.28 b	1.34 b
-2 MPa	5.45 bc	0.026 b	393.23 ab	1.36 b
-3 MPa	4.31 c	0.023 b	394.73 a	1.16 b
Media	6.39	0.032	391.98	1.49
Tukey ($\alpha=0.05$)	1.46	0.011	1.89	0.40
Genotipo				
Criollo	5.64 b	0.031	392.93 a	1.40
Híbrido	7.06 a	0.033	391.16 b	1.57
Media	6.39	0.032	391.98	1.49
Tukey ($\alpha=0.05$)	0.78	0.005	1.00	0.21
Muestreo				
Hoja 8	9.59 a	0.028 ab	387.99 b	1.22 b
Hoja 12	5.22 bc	0.038 a	393.53 a	1.33 ab
Hoja 16	6.08 b	0.027 b	392.45 a	1.70 a
Hoja final	4.61 c	0.033 ab	394.04 a	1.73 a
Media	6.39	0.032	391.98	1.49
Tukey ($\alpha=0.05$)	1.44	0.011	1.86	0.39

Medias con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales (Tukey, $\alpha=0.05$).

A= Tasa de asimilación de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); g_s = Conductancia Estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$);

C_i = CO_2 Intercelular ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); E= Tasa de Transpiración ($\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

que los valores tienden a reducirse, lo que sugiere que los estomas en la hoja están casi cerrados. Por otro lado, la C_i incrementa al disminuir el potencial osmótico, contrario a lo que se esperaba, lo cual puede deberse a que el CO_2 que se encuentra en los espacios intercelulares no está siendo fijado por la enzima RUBISCO, lo que indica que el mesófilo se ve afectado a causa del estrés salino. La tasa de transpiración tiene el mismo comportamiento que la conductancia estomática, ya que los estomas están casi cerrados y el intercambio de gases a través de las membranas igualmente se reduce. Estos efectos en las variables relacionadas con la tasa de asimilación de CO_2 hacen referencia a que el estrés causado por los potenciales osmóticos, tiene efecto directo en la eficiencia del mesófilo en la hoja.

El mesófilo comprende la mayor parte del interior de una hoja; en él se encuentran los cloroplastos donde se contiene la clorofila, que se conoce como el sistema de elaboración y reserva, y tiene varias funciones importantes: es el sitio donde la planta absorbe la mayor parte del CO_2 , y en el que los espacios intercelulares permiten la circulación de aire, indispensable para el intercambio de gases para la fotosíntesis, transpiración y respiración; es también la responsable de almacenar la energía y los nutrientes hasta que se envían a otro sitio de la planta donde se requieren; asimismo, la clorofila es un mecanismo de acumulación de CO_2 , para disponer de reservas que puedan satisfacer la capacidad de asimilación de la encima RUBISCO de forma suficiente y constante (Mediavilla y Escudero, 2008).

Los resultados de este estudio indican que el estrés causado por la salinidad interfiere con la función del mesófilo, ya que se observó cómo el C_i se encuentra disponible en los espacios celulares del mesófilo pero no se está aprovechando, lo cual se refleja en una baja tasa de asimilación de CO_2 .

Casierra *et al.* (2000) mencionan que se han realizado algunos ensayos para analizar el efecto de la salinidad sobre la fotosíntesis en hojas de plantas de espinaca afectadas por salinidad con NaCl, ésta se inhibió debido a una disminución de la entrada de CO_2 a través de los estomas y su conducción en el mesófilo, lo cual se puede revertir al colocar las plantas en un medio libre de sales; sin embargo, cuando el contenido de Na^+ en las hojas es superior a 3% de la materia seca, el efecto dañino de las sales no es reversible.

En relación al efecto entre los genotipos, Escalante *et al.* (2008) indican que el mejoramiento gené-

tico de las especies aporta una variabilidad significativa en términos de fotosíntesis debido a la capacidad de éstas a adaptarse a diferentes medios y factores de estrés; a su vez, mencionan que al estudiar variables fisiológicas en distintos genotipos, las diferencias encontradas pueden entenderse como la adaptación o la estabilidad que presenta cada uno de los materiales a estos medios.

En lo que corresponde a los muestreos, los resultados de la comparación de medias indican que la fotosíntesis se reduce según aumenta la etapa fenológica (hoja) donde se realiza la medición, lo cual puede deberse a que existen diferencias en la capacidad fotosintética entre hojas, y según la edad de la planta, así como al efecto del estrés salino, que tiene mayor consecuencia al prolongarse en el tiempo. Yokoi *et al.* (2002) hacen referencia a que la fotosíntesis generalmente aumenta rápidamente durante el desarrollo de la hoja, y que alcanza su máximo cerca de la expansión total, lo que está asociado con los cambios anatómicos y fisiológicos de las hojas en su desarrollo. El descenso gradual de la fotosíntesis tras la expansión total de la lámina foliar ocurre simultáneo al descenso de la cantidad de la enzima RUBISCO, de la fosforilación y de la conductancia estomática.

El factor iónico de la salinidad radica en su toxicidad. Los iones que más problemas inducen son el cloro y el sodio, aunque otros como el nitrato, sulfato o el amonio también son tóxicos. Su acumulación en las hojas produce clorosis marginal de la hoja y, con ello, una disminución del área fotosintética, lo que determina reducciones en la fotosíntesis neta. Otros efectos de la toxicidad de sales son la disminución en la síntesis de proteínas, con lo que se afectan procesos tales como la fotosíntesis y el metabolismo de producción de energía y de lípidos (Sandoval *et al.*, 2010).

Algunos síntomas de estrés salino sugieren que la toxicidad es consecuencia del daño de alguna membrana; por ejemplo, efectos en el sistema fotosintético por daño en la membrana cloroplástica o efectos en el sistema respiratorio por daños en la membrana mitocondrial. Las concentraciones a las cuales el efecto tóxico tiene lugar, difieren con la capacidad genética de la especie, el estado de crecimiento y las interacciones medioambientales (Ramírez, 2010).

Estudio II. Efectos de la salinidad en la germinación y vigor de la semilla

Los cuadrados medios del análisis de varianza para las variables fisiológicas de las semillas de maíz se presentan en el Cuadro 3. Se encontraron diferen-

cias significativas ($P \leq 0.01$) entre tratamientos para todas las variables evaluadas: entre genotipos en las variables vigor ($P \leq 0.05$), y en peso seco y longitud de radícula ($P \leq 0.01$); respecto a la interacción tratamiento x genotipo hubo diferencias significativas en vigor y peso seco de plántula ($P \leq 0.05$), así como en peso seco y longitud de radícula ($P \leq 0.01$). Estas diferencias se deben a que se compararon materiales genéticos diferentes (criollo e híbrido): el híbrido se sometió a mejoramiento genético, por lo que presenta una mayor estabilidad bajo condiciones adversas, mientras que el material criollo es genotipo nativo.

El propósito de las pruebas de germinación fue determinar la capacidad de germinación de las semillas y calcular la cantidad de semillas necesarias para la siembra agrícola. Benderradji *et al.* (2011) mencionan que la salinidad afecta la siembra, retrasa el desarrollo de la planta y reduce el rendimiento del cultivo, y que estos efectos difieren según la etapa de crecimiento.

La comparación de medias para las variables fisiológicas del ensayo de germinación y vigor se muestra en el Cuadro 4. Se observa que para tratamientos en las variables vigor y germinación, el mayor porcentaje se obtuvo en el testigo, aunque no es estadísticamente diferente a los potenciales osmóticos -0.25, -0.50 y -0.75 MPa; a partir del potencial osmótico -1.0

MPa los porcentajes están por debajo de la media, y el valor más bajo corresponde a -1.50 MPa. En lo que respecta a los genotipos, el híbrido obtuvo el mayor porcentaje de vigor y germinación, en comparación con el criollo que estuvo por debajo de la media. Lo anterior indica la influencia de los tratamientos en el vigor y en la germinación de la semilla, y que el material híbrido se comportó mejor bajo condiciones de estrés salino, en comparación al genotipo criollo.

En lo correspondiente a la comparación de medias para tratamientos en las variables peso seco, y longitud de plúmula y radícula, los mayores valores se obtuvieron en el testigo; en la variable longitud de plúmula, los potenciales osmóticos -0.75, -1.0, -1.25 y -1.50 MPa fueron estadísticamente iguales. Por otro lado, en la comparación de medias para genotipos, el híbrido presentó los mayores valores para las variables peso seco y longitud de radícula. Lo señalado anteriormente hace referencia al efecto de los tratamientos en la reducción del peso seco, y en la longitud de plúmula y de radícula, lo que indica que entre más negativo fue el potencial osmótico, más severo resultó el efecto. Por otra parte, en el Cuadro 4 se observa que el genotipo híbrido tiene un mejor comportamiento bajo estrés salino, lo cual pone en evidencia el trabajo de fitomejoramiento que se ha llevado a cabo.

Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables fisiológicas de las semillas.

Fuentes de variación	GL	V (%)	G (%)	PSP (mg planta ⁻¹)	PSR (mg planta ⁻¹)	GL	LP (mm)	LR (mm)
Tratamiento (Trat)	10	11055.5 **	11273.5 **	1382.52 **	2306.7 **	11	1820.7 **	269660.3 **
		1	0		2	10	0	1
Genotipo (Gen)	1	630.54 *	176.72	0.27	777.39 **	1	844.33	18190.51 **
Trat x Gen	10	288.67 *	47.12	15.37 *	113.63 **	10	695.48	5845.99 **
Error	44	123.39	53.57	6.27	14.83	723	1614.06	1400.69
CV (%)		27.64	18.05	22.09	23.12		70.22	23.61

*, **= Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente. GL= Grados de Libertad; V= Vigor; G= Germinación; PSP= Peso seco de plúmula; PSR= Peso seco de radícula; LP= Longitud de plúmula; LR= Longitud de radícula; CV= Coeficiente de variación.

Cuadro 4. Comparación de medias del análisis de varianza para las variables fisiológicas de las semillas.

Tratamientos	V	G	PSP	PSR	LR	E
Testigo	96.00 a	97.33 a	46.40 a	56.13 a	126.07 a	223.58 a
-0.25 MPa	96.67 a	96.00 a	28.88 b	42.01 b	73.76 b	217.15 a
-0.50 MPa	89.33 a	90.66 a	21.73 c	31.81 c	49.66 bc	171.74 b
-0.75 MPa	84.67 a	84.66 a	12.97 d	24.27 c	28.52 cd	149.99 b
-1.00 MPa	44.00 b	46.00 b	7.95 e	15.73 d	23.35 cd	111.38 c
-1.25 MPa	20.67 c	25.33 c	4.66 ef	11.31 d	19.45 cd	75.69 d
-1.50 MPa	10.67 c	6.00 d	2.08 f	1.94 e	25.63 cd	13.37 e
Media	40.18	40.54	11.33	16.65	57.20	158.46
Tukey ($\alpha = 0.05$)	21.67	14.33	4.90	7.54	37.66	35.08
Genotipo						
Criollo	37.09 b	38.90	11.27	13.22 b	56.17	134.37 b
Híbrido	43.27 a	42.18	11.40	20.08 a	58.29	183.81 a
Media	40.18	40.54	22.11	35.75	57.20	158.46
Tukey ($\alpha = 0.05$)	5.51	3.63	1.24	1.91	5.78	5.39

Medias con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales (Tukey, $\alpha = 0.05$). V= Vigor (%); G= Germinación (%); PSP= Peso seco de plúmula (mg planta⁻¹); PSR= Peso seco de radícula (mg planta⁻¹); LP= Longitud de plúmula (mm); LR= Longitud de radícula (mm).

En un estudio realizado por Begum *et al.* (2010), donde evaluaron el efecto de la salinidad en la absorción de agua, la absorción de iones y la eficiencia metabólica de semillas de trigo, indicaron que la salinidad retardó y disminuyó el porcentaje de germinación a través de la menor absorción de agua y mayor acumulación de sodio y cloro. Por su parte, Dadar *et al.* (2014) realizaron un estudio en el que se evaluó el efecto del estrés salino sobre índices de germinación de semillas de sorgo, el cual incluyó cinco niveles de salinidad: 0, 3, 6, 9, y 12 dS/m; los resultados mostraron que con el aumento de los niveles de salinidad, todos los parámetros medidos, incluido el porcentaje de germinación, la tasa de germinación, la longitud y peso de radícula y plúmula, disminuyeron. Ambos estudios concuerdan con los resultados encontrados en este trabajo, en el que todas las variables evaluadas disminuyeron según se redujeron los potenciales osmóticos; a partir de -1.0 MPa el porcentaje de germinación y vigor se presentó por debajo de 50%.

Bazzigalupi *et al.* (2008) mencionan que la mayor parte de las plantas son más sensibles a la salinidad durante la germinación y emergencia, que durante los estadios de crecimiento y desarrollo posteriores.

La tolerancia a la salinidad de las semillas en su germinación es una habilidad de éstas para soportar los efectos de altas concentraciones de sales solubles en el medio. La presencia de sales en el medio disminuye el potencial hídrico, provocando una menor disponibilidad de agua para las semillas, de manera que éstas deben generar suficiente potencial osmótico para mejorar el estatus hídrico de los embriones y permitir su crecimiento; la tolerancia a salinidad de muchas especies en la germinación no está consistentemente relacionada a la tolerancia durante la emergencia, crecimiento vegetativo, floración y fructificación; así, por ejemplo, la cebada y el algodón, los cultivos tipificados de alta tolerancia a las sales, son relativamente sensibles durante la germinación y en el estado de plántula, mientras que otras especies

como el maíz, las arvejas y las habas son más sensibles durante estados más avanzados de desarrollo (Cortés y Saavedra, 2007).

Los efectos de la salinidad varían dependiendo del estadio de crecimiento y de la duración del estrés. En algunas especies, la tolerancia a la salinidad en la germinación es independiente de la tolerancia a la salinidad en la emergencia, crecimiento vegetativo, floración y fructificación (Garibay *et al.*, 2009).

CONCLUSIÓN

La salinidad afectó la respuesta fotosintética de los materiales genéticos evaluados (criollo e híbrido); la asimilación de CO₂ se redujo significativamente entre tratamientos (potenciales osmóticos), genotipos y etapas fenológicas (hojas) y el potencial osmótico -3.0 MPa fue el que resultó ser más severo en todas las variables evaluadas.

Los procesos fisiológicos de germinación y vigor, en las semillas de los genotipos evaluados, se vieron limitados por la salinidad. Tanto el híbrido como la población criolla presentaron porcentajes de germinación y vigor superior a 80% hasta potenciales osmóticos de -0.75 MPa; a partir de este potencial osmótico los valores se redujeron por debajo de 50%. Entre genotipos se presentaron diferencias en vigor, peso seco y longitud de radícula, y fue el híbrido el que tuvo mejor comportamiento.

Con los resultados obtenidos en el estudio se puede aceptar la hipótesis de que la salinidad afecta la fisiología de la germinación de la semilla, así como la capacidad de asimilación de CO₂ en los genotipos de maíz estudiados.

LITERATURA CITADA

BAZZIGALUPI, O., S. Pistorale y A. Andrés. 2008. Tolerancia a la salinidad durante la germinación de semillas provenientes de poblaciones naturalizadas de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*). *Ciencia e investigación agraria* 35(3):277-285.

BEGUM, F., I. Ahmed, A. Nessa and W. Sultana. 2010. The effect of salinity on seed quality of wheat. *J. Bangladesh Agril. Univ.* 8(1):19-22.

BENDERRADJI, L., F. Brini, S. Ben Amar, K. Kellou, J. Azaiza, K. Masmoudi, H. Bouzerzour and M. Hanin. 2011. Sodium transport in the seedlings of two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes showing contrasting

salt stress tolerance. *Australian journal of crop science* 5(3):233-241

CARPICI, E., N. Celik and G. Bayram. 2009. Effects of salt stress on germination of some maize (*Zea mays* L.) cultivars. *African Journal of Biotechnology* 8(19):4918-4922

CASIERRA, F., G. Eberf y P. Lüdders. 2000. Efecto de la salinidad por cloruro de sodio sobre el balance de nutrientes en plantas de lulo (*Solanum quitoense* L.). *Agronomía Colombiana* 17:85-90.

CHAVES, M., J. Flexa and C. Pinheiro. 2008. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. doi: 10.1093/aob/mcn125

CHÁVEZ, L., A. Álvarez, Y. Camejo, R. Ramírez y D. Batista. 2012. Efecto del estrés salino en la absorción de agua por las semillas y el crecimiento en plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Granma Ciencia* 16(1):1-10.

CORTÉS, V., P. Alanoca y M. Calle. 2014. Efecto de la salinidad sobre la germinación y crecimiento vegetativo de plantas de tomate silvestres y cultivadas. *Interciencia* 37(7):511-517.

CORTÉS, V. y G. Saavedra. 2007. Algunos efectos de la salinidad en el cultivo del tomate y prácticas agronómicas de su manejo. *IDESIA* 23(3):47-58.

DADAR, A., A. Asgharzaded and M. Nazaric. 2014. Investigation effects of different salinity levels on sorghum bicolor seed germination characters. *Indian J.Sci.Res.* 7(1):1031-1034.

ESCALANTE, L., R. Trejo, O. Esquivel, J. Arreola y A. Flores. 2008. Comparación de tasas fotosintéticas en algunas plantas cultivadas y malezas. *Revista Chapingo, Serie Zonas Áridas* 7:165-172.

FRANCA, B., L. De Sa Ribeiros y C. Aragao. 2007. Germination, initial growth and cotyledon protein content of bean cultivars under salinity stress. *Revista Brasileira de Sementes* 29(2):106-110.

GARIBAY, A., E. Troyo, J. García, B. Murillo, F. Higinio y E. Pimienta. 2009. Efecto del estrés hídrico edáfico en emergencia y desarrollo de plántula en las especies de chile *Capsicum frutescens* L. y *Capsicum annuum* L. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10:405-413.

GONZÁLEZ, S. 2009. Germinación de diferentes cultivos en condiciones de salinidad cuantitativa y cualitativa. Tesis de grado doctoral. Colegio de Postgraduados. Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Texcoco, México. 194 p.

International Seed Testing Association. ISTA. 2009. International Rules for Seed Testing. Chapter 5: The germination test. ISTA. Bassersdorf, Switzerland.

- MARTÍNEZ, N., C. López, M. Basurto, y R. Pérez. 2011. Influencia del tamaño de la semilla de maíz (*Zea mays* L.) en el crecimiento de la plántula en condiciones de salinidad. *Tecnociencia Chihuahua* 5(3):156-161.
- MEDIAVILLA, G. y A. Escudero. 2008. Limitaciones estomáticas y mesofilicas de la fotosíntesis en plántulas y árboles maduros de *Quercus faginea*. *Sociedad Española de Ciencias Forestales* 28:291-296.
- MÉNDEZ, J. y J. Merazo. 1997. Efecto de la salinidad sobre la germinación de semillas de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) y maíz (*Zea mays* L.) bajo condiciones de laboratorio. *SABER* 9(1):54-61.
- MUNNS, R. and M. Tester. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *The Annual Review of Plant Biology* 59(6):51-81.
- NICASIO, S., E. Sánchez, A. Orozco y A. Gamboa. 2011. Efecto del preacondicionamiento y el sustrato salino en la germinación y crecimiento de plántulas de maíz (*Zea mays*) raza chalqueño. *Agrociencia* 45(2): 195-205.
- PARÉS, J., M. Arizaleta, M. Sanabria y G. García. 2008. Efecto de los niveles de salinidad sobre la densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de *Carica papaya* L. *Acta Botanica Venezuelana* 31(1):27-34.
- Ramírez, L. 2010. Tolerancia a salinidad de *Persea Americana* en cultivo *in vitro*. Tesis de Grado Doctoral. Colegio de Postgraduados. Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Texcoco, México. 121 p.
- SALAS, J., M. Sanabria y R. Pire. 2001. Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sometidos a tratamientos salinos. *Bioagro* 13(3):99-104.
- SALISBURY, F., and C. Ross. 1978. *Plant physiology*. Calif Wadsworth Pub. Co. 2da ed. California, USA. 422 p.
- SANDOVAL, F., J. Arreola, Á. Lagarda, R. Trejo, O. Esquivel y G. García. 2010. Efecto de niveles de NaCl sobre fotosíntesis y conductancia estomática en nogal pecanero (*Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch). *Revista Chapingo, Serie Zonas Áridas* 9:135-141.
- TORABI, M. and R. A. Halim. 2013. Physiological and biochemical responses of plants in saline. *Crop Biology and Agriculture in Harsh Environments-Roychowdhury, R.* (Ed.), Lambert Academic Publishing. pp. 48-80.
- VOLKMAR, K., Y. Hu and H. Steppuhn. 1997. Physiological responses of plants to salinity: A review. *Canadian Journal of Plant Science*. doi: 189.156.116.31
- YAN, K., H. Shao, C. Shao, P. Chen, S. Zhao, M. Brestic and X. Chen. 2013. Physiological adaptive mechanisms of plants grown in saline soil and implications for sustainable saline agriculture in coastal zone. *Acta Physiologiae Plantarum* 35:2867 – 2878.
- YOKOI, S., R. Bressan and P. Hasegawa. 2002. Salt stress tolerance of plants. *JIRCAS Working Report* 1:25-33.