

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD XOCHIMILCO
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE PRODUCCIÓN AGRÍCOLA Y ANIMAL
LICENCIATURA EN AGRONOMÍA

INFORME FINAL DE SERVICIO SOCIAL LEGAL

Estudio del Patrón de Crecimiento de Maíces de Cajete de la Mixteca Alta en
Oaxaca.




Prestador de servicio Social

Daniel Castañeda Rodríguez

Matrícula: 2162028259

Asesora interna:



Dra. Alma Amparo Piñeyro Nelson

Número económico: 39484

Asesora externa:



M.C. Nancy Mariana Ayala Angulo

Cédula profesional: 8293497

Lugar de realización:

Laboratorio de Fisiología Vegetal del Departamento de Producción Agrícola y Animal de la UAM Unidad Xochimilco, en modalidad virtual.

Fecha de inicio: 10 de diciembre 2019

Fecha de término: 10 de junio de 2020

Índice

| | |
|---|-----------|
| Resumen | 1 |
| Introducción | 1 |
| Marco teórico | 2 |
| Objetivos | 10 |
| <i>Objetivo general</i> | <i>10</i> |
| <i>Objetivos específicos</i> | <i>10</i> |
| Metodología utilizada | 10 |
| Actividades realizadas | 11 |
| Objetivos y metas alcanzados | 11 |
| Resultados, discusión y conclusiones | 13 |
| Recomendaciones | 16 |
| Literatura citada | 16 |
| Anexos | 20 |

Resumen

Con el fin de entender la base genética que subyace al patrón de crecimiento de maíces “de cajete” de la Mixteca Alta oaxaqueña, se realizó una búsqueda exhaustiva de genes involucrados en la floración del maíz incorporando genes ortólogos provenientes de otros organismos como arroz, trigo, etc. Se realizaron análisis bioinformáticos para la construcción de árboles filogenéticos de los genes involucrados en la floración y se relacionaron los datos con la literatura publicada de genes expresados o reprimidos y su interacción con el medio ambiente. Se recomienda confirmar los resultados con pruebas moleculares y/o conjugarlos con datos de otras disciplinas “Ómicas”, así como fomentar la investigación en las especies del género *Tripsacum*, teocintles (*Zea mays* ssp. *mexicana*) y en otros maíces nativos o “criollos” (*Zea mays* ssp. *mays*).

Introducción

Para contribuir a la consecución de la seguridad alimentaria, mejorar la nutrición y promover la agricultura sostenible en el país, la Red de Soluciones de Desarrollo Sostenible de la Organización de las Naciones Unidas (Disponible en línea en: <https://sdsnmxico.mx/>), a la cual se suscribió la gestión gubernamental de 2012-2018, propone que las actividades agropecuarias se lleven a cabo en armonía con la conservación y el aprovechamiento sostenible de los recursos naturales, asegurando que se preserve la riqueza genética del país, se proteja el patrimonio biocultural de los pueblos y se distribuyan justa y equitativamente sus beneficios (SDNSMX, 2019). En México coexisten sistemas productivos de altos insumos, que emplean semillas híbridas sembradas en suelos planos, agroquímicos, sistemas de riego, etc. con un rendimiento promedio de 7.4 ton/ha., en contraste, otros sistemas emplean semillas nativas sembradas en terrenos accidentados e insumos locales disponibles en el área de producción con un rendimiento promedio de 2.2 ton/ha. Sí bien, la variabilidad genética es inherente a toda población, las variedades nativas locales presentan una mayor plasticidad fenotípica específica poco explorada (Orozco, Bocco y Solís, 2019) (Cervantes *et al*, 2020), lo cual es una pieza clave para el establecimiento de programas de

mejoramiento de variedades locales que sean resilientes a alteraciones climáticas características, Un sistema de producción de maíz nativo que representa un reservorio genético interesante, es el maíz de cajete de la región Mixteca Alta Oaxaqueña. La región Mixteca tiene suelos altamente erodables de lomerío y una precipitación pluvial actual media de 400 mm, muy errática, afectada además, según Rogé *et al*, (2014) por un aumento en la temperatura de 0.16 y 0.18 °C por década, provocando sequías y lluvias más intensas en los últimos 25 años (ver [gráfica 1](#)); sin embargo, los productores de la zona, cuentan con este sistema productivo resiliente, al fungir como reservorio de germoplasma adaptado según García y Hernández (2016), que en conjunto con el maíz de temporal, desde tiempos prehispánicos, incluyendo sucesivos eventos climáticos y de cambio de uso de suelo, hasta la actualidad, provee el 80% de la alimentación local según Rogé *et al*, (2016), y que a pesar de adversidades económico-sociales como la dependencia de la agricultura nacional a las dinámicas de mercados globales y migración de la población joven, tiene una capacidad intrínseca de resiliencia integral (Bocco *et al*, 2019 y Rogé *et al*, 2016).

Marco teórico

El teocintle (*Zea mays* subsp. *parviglumis*) es el ancestro directo del maíz. La evolución del maíz se ha dado a través del manejo y mejoramiento por parte de los pueblos originarios de México, gracias al trabajo de cientos de generaciones (García y Hernández, 2016); la corroboración de esto se ha generado, en parte, gracias a la bioinformática y a la genómica (Singh *et al*, 2017).

Actualmente, no se puede concebir una cultura mexicana sin la presencia y desarrollo de este cultivo, que engloba toda una cosmovisión y conocimiento científico. El maíz es uno de los cultivos que sostienen la alimentación mundial (García y Hernández, 2016), siendo 24. 69 millones de toneladas anuales producidas en México, sembradas en un total de 1.4 millones de hectáreas en tierras de riego y 5.6 millones de hectáreas en temporal, este volumen equivale al 51.22% de la producción maicera estadounidense para exportación en el periodo 2016/17 (FIRA, 2016). Cabe resaltar a México como centro de origen y

domesticación del maíz, habiéndose descrito unas 64 razas, más otras variedades locales (Caldú, 2016). De esta gramínea se obtienen productos industriales como el jarabe de maíz, piensos para ganado, alta fructosa, etc. Es preciso destacar que el gasto nacional por importaciones de maíz blanco y amarillo fue equivalente a 2 385 892 mdd de enero-septiembre en 2018 y en 2019, fue de 2 324 936 mdd en el mismo período (SIAP, 2019), equivalentes a un estimado de 15.7 millones de toneladas para consumo humano, pecuario y otros usos (FIRA, 2020), cifras negativas siendo México centro de origen del cultivo. Hasta 2016, diecinueve variedades nativas se sembraron en el Estado de Oaxaca (29.6% del total), esta entidad, demanda 771 500 ton/año de grano, para ello, se producen anualmente en promedio 594 000 ton/año, resultando un déficit de 71 000 ton/año. De esta producción, el 10% responde a semillas híbridas y 90% a semillas nativas, es decir, 534 600 ton/año en 482 400 has. y 59 400 ton/año en 536 000 has. respectivamente. Este comportamiento es cíclico, con picos y valles debido a condiciones de mercado y a fenómenos climáticos (Solano, 2016).

El maíz en general, y en mayor medida el empleado en el sistema de cajete de la Mixteca Alta Oaxaqueña, por su heterocigosidad (Cervantes *et al* 2020), tiene gran plasticidad a cambios medioambientales, y es una técnica prehispánica demandante de trabajo que ha mostrado su resiliencia desde hace 3 500 años (Orozco, Bocco y Solís, 2019). La habilidad de resistir bajas temperaturas y fotosintetizar eficientemente durante las primeras etapas de plántula, son factores clave en la adaptación del maíz a tierras altas. Dada la baja acumulación de horas calor en ambientes elevados, la selección favorece ciclos de vida más cortos en el maíz de tierras altas (Rodríguez *et al*, 2021), ello hace la identificación de genes de tiempo de floración apremiante. Según Awata y colaboradores (2019), el maíz tiene una alta eficiencia de conversión a materia orgánica a partir de energía solar, minerales, agua y anhídrido carbónico, así mismo, tanto su tasa de crecimiento como la biomasa total acumulada hasta madurez fisiológica se asocia positivamente con la cantidad de radiación solar interceptada mediante su fotosíntesis tipo "C4". Suponiendo condiciones donde haya ausencia de plagas y enfermedades, disponibilidad de agua y nutrientes, el rendimiento y desarrollo del

cultivo tiene una relación directamente proporcional con la cantidad de radiación solar interceptada (Oñate, 2016 y Awata *et al* 2019). La variabilidad morfológica en el rendimiento y de requerimientos agroclimáticos del Complejo Racial empleado en el maíz de cajete (Torres *et al*, 2019), resulta en rendimientos netos relativamente bajos (ver [cuadros 2 y 3](#)), sin embargo, esta variabilidad es clave para implementar mejoramiento genético (Cervantes *et al*, 2020) convencional entre los usuarios de este sistema, ya que en comparación con el sistema de temporal local, del primer sistema se obtienen 518 kg/ha y del último 347 kg/ha en temporal con alta sequía, según lo evaluado por Rogé y colaboradores, (2016). Otro factor que interviene en la tasa de crecimiento del cultivo es la temperatura, pues media sobre las tasas de fotosíntesis y respiración. Además, tiene un efecto mayor al modificar la duración de sus diferentes etapas fenológicas (etapas sucesivas en el desarrollo de un organismo desde su fase embrionaria hasta su senescencia). Esta temperatura requerida para el desarrollo del cultivo, principalmente en regiones templadas, es llamada Unidades de Calor. La temperatura base para la sub-raza Tuxpeño, caracterizada en el sistema cajete, es de $T_b=7.13^{\circ}\text{C}$ y requiere 1526.24 Grados Días de Desarrollo (GDD) para floración masculina y para floración femenina requiere $T_b=5.46^{\circ}\text{C}$ y 1713.68 GDD (Arista *et al.*, 2018).

De acuerdo con Awata *et al* (2019), la descripción cualitativa del desarrollo del cultivo es una sucesión obligada de etapas definidas en un orden inalterable e irreversible correspondiente a la aparición de órganos nuevos. El ciclo de desarrollo es un conjunto de etapas que comienza con la germinación de la semilla y finaliza con la floración y formación del fruto comprendiendo dos fases bien caracterizadas: Desarrollo Vegetativo (va desde V1 a Vn) y Desarrollo Reproductivo (R1 hasta R5). En este estudio se analizó la base genética del carácter Tiempo de Floración en el maíz B73, las líneas fundadoras NAM y teocintle *mexicana* y *paviglumis*, según el caso, (el Tiempo de Floración en el caso del desarrollo del cultivo de maíz, abarcaría toda la fase de Desarrollo Vegetativo hasta VT o panojamiento), así como de un grupo externo de plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas.

La disponibilidad hídrica del suelo durante el período de crecimiento es causa significativa de variación en la productividad, esta disponibilidad está dada por la distribución de las lluvias, la cual es errática en la Mixteca, y su efecto se potencia en condiciones de alta temperatura, momento en que la evapotranspiración es elevada. Enmarcado dentro de lo anterior, el arreglo topológico del cultivo y la arquitectura de este son determinantes del área fotosintetizante ($IAF=342.8 \text{ cm}^2$ en promedio), el nivel de CO_2 ($50-70 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$ idealmente) y el perfil de luz al interior del cultivo, incidiendo en el desarrollo y crecimiento de las plantas (Oñate, 2016).

El Maíz de cajete es una técnica de cultivo que se desarrolla en la Mixteca Oaxaqueña, principalmente en las localidades de Tlaxiaco, Coixtlahuaca, Teposcolula y Nochixtlán (subregión Mixteca Alta) donde se cultivan alrededor de 10 mil hectáreas de maíz de cajete (2.07% de la superficie estatal y 33.4% de la superficie regional) con un rendimiento promedio de 1-1.3 ton/ha., (Orozco, Bocco y Solís, 2019) en terrenos con laderas en las que se captan nutrientes del suelo y se retiene agua pluvial conocidos localmente como “jollas”, estas son construcciones antrópicas localizadas siempre en barrancos a los cuales se les colocan barreras a lo largo de la pendiente direccionando el suelo que se acumula en las partes bajas y con una obligada escorrentía de agua en temporadas de lluvias de lo cual se obtienen suelos franco-arcillosos con alto contenido de materia orgánica (Rogé *et al*, 2016), potenciando la retención de humedad de este sistema, aún en temporadas de baja y errática pluviosidad, lo que permite realizar la técnica de cajete, ya que los suelos tienen alta actividad fosfatasa, pH de 6.38, CIC=39.37 y 16.67 ppm de fósforo ([ver tabla 3 en anexo](#)) (Orozco, Bocco y Solís, 2019). Las labores culturales que se realizan en la jolla, previo al establecimiento de maíz de cajete son: arado de suelo o barbecho para arear el terreno a 30 cm con yunta de bueyes, un segundo arado conocido como recruza para eliminar agregados de tamaño no apto para cultivo en sentido contrario a la pendiente. La siguiente actividad es el surqueado en el mismo sentido que se barbecho para marcar líneas rectas guía para la siembra, pasados ocho días de esta última actividad, se siembra la semilla criolla para lo cual se establece la primera línea y

a partir de ésta, se adecua el arreglo topológico en tres bolillo. Un elemento crucial en esta técnica de cultivo es el empleo de un Complejo Racial de semillas nativas seleccionadas y adaptadas a condiciones agroecológicas *sui generis*, resultando en una gran variedad de cultivos de maíz en cuanto a colores, y variedades que se han mantenido por su adaptación local y por costumbres de la población (Bocco *et al*, 2019). La densidad de población es de 40-50 000 plantas/Ha, la distancia entre surcos es de 60-70 cm, con una mayor distancia en terrenos propensos a inundación y una distancia entre matas de 90-110 cm. La siembra se realiza con una herramienta de mango largo conocida como barretilla, que es una pala chica con forma de media luna en un extremo y en el otro termina en punta, el cajete se hace con la parte de pala de la barretilla hasta que ya no se derrumbe el horadado (30-40 cm de diámetro y de 10-30 cm de profundidad), una vez encontrada la humedad, se realiza un hoyo en el centro del cajete con el extremo opuesto de la barretilla y se depositan de dos a tres semillas que permanecen latentes hasta la caída de las lluvias. Las labores culturales ya establecido el cultivo son: pasados dos meses, la Labra con yunta de bueyes para airear el suelo y arrimar tierra a 30 cm, seguido de la Encajonada, similar a la anterior actividad y es con el fin de arrimar más tierra, en este momento se pierde la cajeteada y el terreno toma aspecto de surcado de 0.50 cm de ancho por 0.20 cm de alto cada uno, posteriormente, la Pizca y la Selección de semilla para el siguiente ciclo. La fertilización es a base de estiércol y rastrojo de maíz, para todo ello se emplea mano de obra familiar y de la *Guetza*, (Rogé *et al*, 2016 y Bocco *et al*, 2019). Dada la irregular pluviosidad en la zona estudiada, se sistematizó información de genes involucrados con la resistencia a sequía, que es un estrés abiótico que puede afectar la floración, etapa crítica para la adecuada polinización del maíz, enfatizando en el Tiempo de Floración (Rogé *et al*, 2016).

Otros dos aspectos importantes para tomar en cuenta al emplear la técnica son: primero, que la fecha de siembra se realiza actualmente 2 meses antes de la temporada de lluvias que comúnmente se presenta a finales de junio, esto, debido a que se siembra maíz de ciclo largo y corto como Tuxpeño, Bolita, Cónico, Pepitilla y Ancho (<http://biodiversidad.gob.mx/usos/maices>) y a que se procura

aprovechar la humedad residual del ciclo anterior, y segundo, que con este sistema se refuerza el tejido social al implementar el apoyo mutuo entre productores con la práctica de la *Guetza* o *mano vuelta*. Cabe puntualizar que este sistema de producción, como reservorio de germoplasma para mejoramiento genético local, basado en selección combinada de medios hermanos para obtener híbridos de polinización abierta (Awata *et al*, 2019) y, en conjunto con otras técnicas productivas, cumplirían funciones socio-ambientales, favoreciendo la conservación de humedad residual, recuperación de suelos altamente degradados de la región y de la flora y fauna, convirtiéndolo en un agrosistema localizado apto para apoyar a garantizar, junto con el sistema de temporal, la demanda de granos básicos local, acentuada por los efectos adversos de la variabilidad climática actual en la Mixteca Oaxaqueña (Bocco *et al*, 2019 y Rogé *et al*, 2016).

Tiempo de floración. En cultivares de maíz en donde lo primordial para el rendimiento es el periodo de llenado de grano, una floración temprana está correlacionada con un mayor rendimiento, ya que se aumenta el número de días para llenado de grano, por otro lado, cuando lo que determina el rendimiento es la altura de la planta, la floración temprana genera menor rendimiento por la reducción de las etapas vegetativas anteriores a la floración (Alter *et al*, 2016, Lizaso *et al*, 2018). La importancia de dilucidar los factores que subyacen a rasgos complejos como el Tiempo de Floración, radica en que la variación genética en ambientes naturales es dinámica y su relación con la variación fenotípica en las plantas afecta nuestra comprensión de la evolución, la agricultura sustentable y la preservación de la variación inter e intraespecífica en tiempos de cambio ambiental. Así, el Tiempo de Floración es un rasgo complejo que controla la adaptación de las plantas a sus ambientes locales en las cruza específicas de maíz, el trasfondo genético de este carácter, obedece a la interacción de las Rutas del Fotoperiodo (relacionadas con la sensibilidad a la luz y el ritmo circadiano), de Vernalización, de Respuesta al ácido giberélico (GA) y la vía Autónoma, por lo cual, las diferencias intraespecíficas en Tiempo de Floración no son causadas por unos cuantos genes de efecto amplio, sino por el efecto acumulativo de numerosos QTL (Loci de Rasgo Cuantitativo), cada uno con sólo un pequeño

impacto en el rasgo. Las líneas con Tiempo de Floración tardía tienen efectos significativos de 24 QTLs, de los cuáles 74% retrasan la floración, mientras que las líneas de floración temprana tienen efectos alélicos significativos en 18 QTLs, con 66% de los QTLs acelerando la floración, por lo que, en plantas exógamas, la floración de plantas individuales debe ser sustancialmente sincrónica con una población local para asegurar el éxito del apareamiento (Li *et al* 2016 y Wang *et al*, 2020). En este tenor, es preciso enfatizar que los gradientes de elevación están asociados con cambios en factores ambientales que suponen restricciones fisiológicas importantes en un organismo; así, la adaptación en ambientes elevados se logra por la selección de variantes genéticas que mejoran la habilidad para resistir la disponibilidad de oxígeno reducida, radiación UV incrementada y bajas temperaturas. Éstas últimas, pueden reducir ampliamente la acumulación de tiempo térmico para la floración (medido en GDD) y llevar a optar por un desarrollo y madurez acelerados como un mecanismo compensatorio (Rodríguez *et al*, 2021).

Una vez domesticado el teocintle *parviglumis* (*Zea mays subsp. parviglumis*) en el ambiente subtropical del río Balsas en Guerrero, el maíz cultivado (*Zea mays subsp. mays*) se expandió a través de México y alcanzó los valles altos del centro de México hace unos 9000 años (Li *et al*, 2016; Rodríguez *et al*, 2021). La adaptación a este nuevo ambiente se obtuvo por una introgresión adaptativa substancial del teocintle *mexicana* (*Zea mays subsp. mexicana*) que ya estaba adaptado a tierras altas cientos de años atrás, después de su divergencia con *parviglumis*, debido a las bajas temperaturas y suelos deficientes en fósforo en tierras altas. La introgresión del teocintle *mexicana* adaptado a ambientes elevados en maíces de tierras altas, podría significar un recurso crítico de variación genética adaptativa a latitudes altas, sin embargo, se requiere evidencia genética, fisiológica y fenotípica de dicha afirmación (Rodríguez *et al*, 2021). La selección pudo favorecer una arquitectura genética de QTLs de efecto pequeño aditivo, así, varios descendientes al parecer tienen tiempos de floración parcialmente sincrónicos para asegurar su aptitud. La dispersión de efectos heredables a través de 50 a 100 de estos QTLs de pequeño efecto, permitiría la

adaptación a varios ambientes por la acumulación de alelos que constantemente incrementan o retrasan el Tiempo de Floración (Wang *et al*, 2020), sin embargo, también es bien conocido que existen genes de efecto mayor mejor anotados relacionados con la transición a floración (Li *et al*, 2016), por ello, la presente investigación se enfocó en esta característica integradora de efectos génicos en el Tiempo de Floración.

Las anomalías climáticas que explican Rogé y colaboradores, (2014) y el aumento de la población, pueden incrementar la presión sobre la producción de alimentos, en el caso del maíz, no se afectaría en corto plazo la acumulación de GDD, pero si lo harían las anomalías en los regímenes lluvia-sequía, a su vez, temperatura altas anormales sobre T_0 durante la antesis, afectan la sincronía entre antesis y surgimiento de estilos, lo cual afectaría la viabilidad de los estilos de la mazorca y el polen, afectando la polinización y por ende el rendimiento del grano (Lizaso *et al*, 2017), por ello, se requiere generar nuevos cultivares por selección combinada de medios hermanos (Awata *et al*, 2019) y adaptar cultivos actuales a nuevos ambientes, para asegurar una producción de alimentos continua. Los avances en genómica ofrecen el potencial para acelerar el mejoramiento genómico de cultivos, sin embargo, relacionar datos genómicos a rasgos agronómicos relacionados con el clima para su uso en agricultura permanece como un reto, requiriendo la coordinación de diversas habilidades y experiencia; una vez sorteadas estas dificultades, la bioinformática en combinación con la genómica tiene el potencial de ayudar a mantener la seguridad alimentaria amenazada por la variabilidad climática actual a través de la producción acelerada de cultivos aclimatados y aptos a condiciones cambiantes (Singh *et al*, 2017).

Bioinformática. Es la aplicación de las tecnologías de la información al manejo de datos biológicos y es una disciplina científica en rápida evolución. En las últimas dos décadas, el almacenamiento de datos biológicos en bases de datos públicas se ha vuelto cada vez más común, y estas bases de datos han crecido exponencialmente. La investigación en bioinformática puede abarcar cualquier abstracción de las propiedades de un sistema biológico en un modelo matemático

o físico, para la implementación de nuevos algoritmos para análisis de datos, así como para el desarrollo de bases de datos y herramientas Web para acceder a ellas, tal es el caso de las bases de datos Genbank del NCBI (National Center for Biotechnology Information) y Maize GBD que cuentan con una amplia gama de opciones para búsqueda de secuencias así como de herramientas útiles como la herramienta BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) para el mismo fin (Diniz y Canduri, 2017). La genómica y la bioinformática, hacen posible examinar el registro evolutivo a través del análisis del ADN y hacer declaraciones cada vez más cuantitativas de la relación evolutiva de una especie a otra (Goel y Padole, 2019). En este aspecto, Schrag *et al* (2018), encontraron que el uso de datos de diferentes *Ómicas* empleados en análisis de predicción de desempeño de híbridos, lleva a mejores resultados que el uso de datos genómicos o transcriptómicos individualmente, sin embargo, afirman que un mal diseño de predictores múltiples, conlleva a un pobre desempeño de pronóstico, aún menor que el uso de un solo predictor. En este sentido, la comparación de secuencias por pares, es la técnica más esencial en la biología computacional, ya que permite una amplia gama de opciones como la búsqueda en bases de datos basadas en secuencias, construir árboles evolutivos e identificar propiedades características de familias proteicas para crear modelos de homología, así como proyectos de mucho más amplio alcance, pues es el medio primario de compaginar una función biológica al genoma y de transpolar información conocida de un genoma a otro. Cambios en la identidad de los residuos (nucleótidos o aminoácidos) en una posición dada en la secuencia son categorizados empleando una puntuación de sustitución estándar (por ejemplo, puntaje positivo para una coincidencia y uno negativo para una discordancia) o matrices de sustitución. Inserciones y deleciones son penalizadas por espacios abiertos o extendidos. De la mano del pareamiento de secuencias, los árboles filogenéticos son reconstruidos con uso de datos moleculares y diferentes métodos estadísticos (Bayesianos, Neighbor-Joining, Máxima parsimonia, etc.) para averiguar las relaciones evolutivas entre especies, fundamento del análisis filogenético (Horiike, 2016).

Existen dos razones por las que la búsqueda de genes y detección de características presentan problemas notablemente difíciles, por un lado, existe un amplio número de interacciones proteína-ADN, muchas de las cuales no han sido caracterizadas experimentalmente y algunas difieren de un organismo a otro, y más importante, no siempre se conoce que constituye una secuencia de unión (Diniz y Canduri, 2017). Los algoritmos de detección de promotores actuales arrojan de 20 a 40 falsos positivos por cada positivo real identificado (Xia, 2018), y aunque las aproximaciones genómicas son convincentes la mayoría de las veces, los genes por sí solos, no determinan el fenotipo de un organismo ya que este, es un sistema complejo donde factores como desarrollo, homeostasis y respuesta al ambiente influyen en su determinación, es un sistema biológico (Diniz y Canduri, 2017). Con el uso de una aproximación genómica, se realizó un análisis bioinformático de genes mayores relacionados con el Tiempo de Floración, con el fin de desarrollar herramientas útiles para el estudio de estos.

Objetivos

Objetivo general

Realizar una búsqueda de genes involucrados en la inducción a la Floración en el maíz

Objetivos específicos

- Realizar una búsqueda exhaustiva de genes homólogos y ortólogos que estén involucrados en la etapa de floración del maíz
- Realizar un análisis bioinformático y filogenético de genes involucrados en la floración del maíz, que aporte información para la construcción de herramientas útiles para un análisis de secuenciación de nueva generación (NGS)

Metodología utilizada

El Servicio Social consistió en trabajo de escritorio enfocado en la búsqueda de genes involucrados en la floración, proveniente de literatura disponible en línea, búsqueda en bases de datos, alineamiento y análisis de secuencias, construcción de árboles filogenéticos y finalmente análisis de los resultados obtenidos.

Para el análisis filogenético, diez secuencias me fueron asignadas por las asesoras (Tabla 1 en [anexo](#)). Con las secuencias codificantes (CDS) de los genes bajo estudio se realizaron búsquedas de genes ortólogos (con ancestría común) para un grupo monofilético del género *Zea*, a saber; maíz (*Zea mays m.*), teocintle (*Zea mays m.* y *diploperennis*) y un grupo externo (para asignar la raíz del árbol filogenético, según Horiike, 2016), que comprendió las especies del trigo harinero (*Triticum aestivum*), cebada (*Hordeum vulgare*), tomate (*Solanum Lycopersicon*) y arroz (*Oryza sativa*), en las bases de datos Genbank del NCBI y Maize GBD, empleando el algoritmo heurístico rápido BLAST contra las diez accesiones de maíz como secuencia query, así como los operadores Booleanos AND, OR y NOT. Así mismo, de las 385 secuencias aminoacídicas recuperadas totales, 357 fueron empleadas para análisis filogenéticos de cada gen. En un primer momento se realizó por cada gen bajo análisis y sus ortólogos, un Alineamiento de Secuencia Múltiple (MSA) usando el método MUSCLE implementado en el software MEGA7 con la configuración por *default*, posteriormente, se realizó un árbol filogenético con un análisis estadístico tipo Bootstrap utilizando 500 replicados para 4 de las secuencias génicas de maíz sugeridas relacionadas con Tiempo de Floración (*ID1*, *CCT*, *D3* y *ZmRAP2.7*), con los respectivos ortólogos recuperados empleando el método Neighbor-Joining (NJ) del software arriba mencionado, utilizando parámetros distintos de acuerdo a la necesidad de los árboles NJ de cada secuencia nucleotídica.

Actividades realizadas

| Actividad/mes | Mes 1 | Mes 2 | Mes 3 | Mes 4 | Mes 5 | Mes 6 |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Participación en el Seminario del grupo de investigación Agro-Eco-Evo-Devo | x | x | x | x | x | x |
| Revisión bibliográfica | x | x | x | x | x | x |
| Búsqueda y anotación de secuencias | | x | x | x | | |

| | | | | | | |
|----------------------------------|--|--|--|---|---|---|
| Taller y alineamientos con MEGA7 | | | | x | | |
| Discusión de resultados | | | | | x | |
| Presentación de resultados | | | | | | x |

Cuadro 1. Las actividades realizadas durante el servicio social se resumen en este cuadro.

Una revisión bibliográfica continua respecto a los tópicos abordados durante el servicio social fue realizada, así mismo, la búsqueda de secuencias, alineamientos y realización de árboles para su análisis filogenético se retroalimentó con el seminario Agro-Eco-Evo-Devo, para la presentación final de resultados.

Objetivos y metas alcanzados

Se realizó un estudio del patrón del desarrollo en el Tiempo de Floración en maíces criollos de la Mixteca Alta Oaxaqueña, basándose en literatura actual, el análisis filogenético del carácter Tiempo de Floración y la retroalimentación con el seminario virtual Agro-Eco-Evo-Devo, además, se obtuvieron conocimientos generales relativos a la bioinformática respecto al análisis bioinformático de secuencias aminoacídicas con software especializado, se recabaron 385 secuencias de las bases de datos Genbank del NCBI y Maize GBD, con ello se generaron 10 árboles filogenéticos con el método NJ incluido en el paquete de software para análisis filogenético MEGA ver.7.0 (Figura 1). Se realizó la anotación de los 10 genes asignados para tiempo de floración con información como localización cromosómica, número de pares de bases, ID del transcripto, largo de transcripto, largo de secuencia codificante, localización y número de exones, locus y símbolo del gen y anotación resumida. Así mismo, se redactó una descripción más amplia para cada gen, con información referente a la función de este, nombre corto, nombre largo y alelismo. Para las secuencias asignadas de los genes An1, Hox1, Dwarf8, MADS1, ZCN8, Zfl1, los parámetros empleados para la realización de los árboles filogenéticos fueron los asignados por omisión, mientras que para el gen D3, el método de sustitución fue *number of differences*, en *substitutions to include* se asignó *d:transitions & transversions*, en *Gaps/missing data treatment* se seleccionó *partial deletion* y en *site coverage* 95%; mientras que

para los genes CCT, Id1 y ZmRAP2.7, el método de sustitución empleado fue el modelo de *Jukes-Cantor*. Sólo para CCT en *gaps missing data treatment* se empleó *pairwise deletion*. En estos cuatro últimos árboles filogenéticos, en *test of phylogeny* se asignó un análisis tipo *Bootstrap* con 500 replicados. El hecho de estimar los árboles con diferentes parámetros, obedece a que cada distancia evolutiva estimada independientemente, está basada en información de un par simple de secuencias y deriva en tres problemas, el primero involucra casos inaplicables donde la distancia no puede ser computada por una alta divergencia entre secuencias, el segundo es una inconsistencia interna con el proceso de sustitución entre secuencias A y B teniendo grados de proporción k_{AB} pero el proceso de sustitución entre las secuencias A y C tienen grados de proporción k_{AC} . Éstos dos problemas son exacerbados por un largo de secuencia limitado con grandes efectos estocásticos (aleatorios, no deterministas). El tercer problema es un uso insuficiente de información debido a que la computación de distancias por pares ignora información en otras secuencias que podrían contener información acerca del proceso de sustitución que involucra a las dos secuencias comparadas. Debido a estos problemas, los métodos de filogenia basados en distancia evolutiva son generalmente conocidos como métodos “rápidos y sucios”, usados para situaciones en donde una alta exactitud filogenética no es importante o como un primer paso para generar árboles candidatos preliminares para evaluaciones filogenéticas más rigurosas por métodos de máxima verosimilitud (Xia, 2018). Así mismo la participación dentro del seminario Agro-Eco-Evo-Devo, facilitó el desarrollo de habilidades de formación a distancia a la par que se retroalimentaba la información obtenida de la revisión bibliográfica continua y permitió conocer protocolos de trabajo en equipo en grupos de investigación científica.

Resultados, discusión y conclusiones

Se corroboró que el grupo monofilético *Zea* tiene una variación nucleotídica baja entre accesiones al realizar los árboles filogenéticos, cabe señalar que las secuencias rescatadas de las bases de datos (Tabla 2 en [anexo](#)) no son las secuencias completas, sino secuencias codificantes (CDS), por tanto, las diferencias a nivel de variación nucleotídica podrían estar contenidas en regiones

regulatorias, en los intrones, o deberse a cambios epigenéticos, todo lo anterior puede impactar la expresión génica, por ello, se deben explorar metodologías más amplias, ya que la variabilidad y mutación, explican los cambios en los Tiempos de Floración. Así mismo, se partió de una perspectiva lineal, “un gen, un rasgo”, con la consciencia de que para un rasgo fenotípico participan múltiples rutas metabólicas y morfológicas, sin embargo, esta aproximación sirve para seleccionar a los parentales con menor grado de homocigidad y así favorecer una diversidad específica para el cultivo de cajete. Así mismo, la secuencia de *Ehd2/Rid1* de arroz, ortólogo de *Id1*, tiene un codón de STOP intercalado, impidiendo el cálculo de las distancias filogenéticas, lo cual se corroboró con lo reportado por Matsubara *et al*, (2008) y al realizar el árbol filogenético con método NJ del software MEGA 7 con la opción “alineamiento por codones” en lugar del “alineamiento por ADN”. El método Jukes-Cantor evita este inconveniente, pues para calcular las distancias estimadas entre secuencias, se asumen frecuencias iguales del número de cambios entre las 4 bases nucleotídicas, así como semejantes probabilidades de cambio para las 4 bases, es decir, el algoritmo se simplifica calculando un único parámetro conocido como “ α ”.

En conclusión, se corroboró la similitud de las secuencias en el grupo monofilético del género *Zea*, es decir, maíz (*Zea mays m.*), teocintle (*Zea mays m. y d.*) y se dilucidó por medio de alineamientos y árboles filogenéticos los sitios altamente conservados, así como diferencias evolutivas entre especies del grupo externo, trigo (*T. aestivum*), cebada (*H. vulgare*), tomate (*S. lycopersicon*), arroz (*O. sativa*) que corresponden a productos génicos ampliamente estudiados, así mismo, al intentar localizar secuencias del género *Tripsacum* en las bases de datos, se encontró que este género está poco estudiado en su conformación genética, al menos en las bases de datos empleadas, siendo un recurso importante en cuanto a la dilucidación de la variabilidad genética de especies. Así también, se consolidó el planteamiento de que los análisis filogenéticos basados en distancia son un primer paso a una investigación más amplia y con un menor sesgo de error.

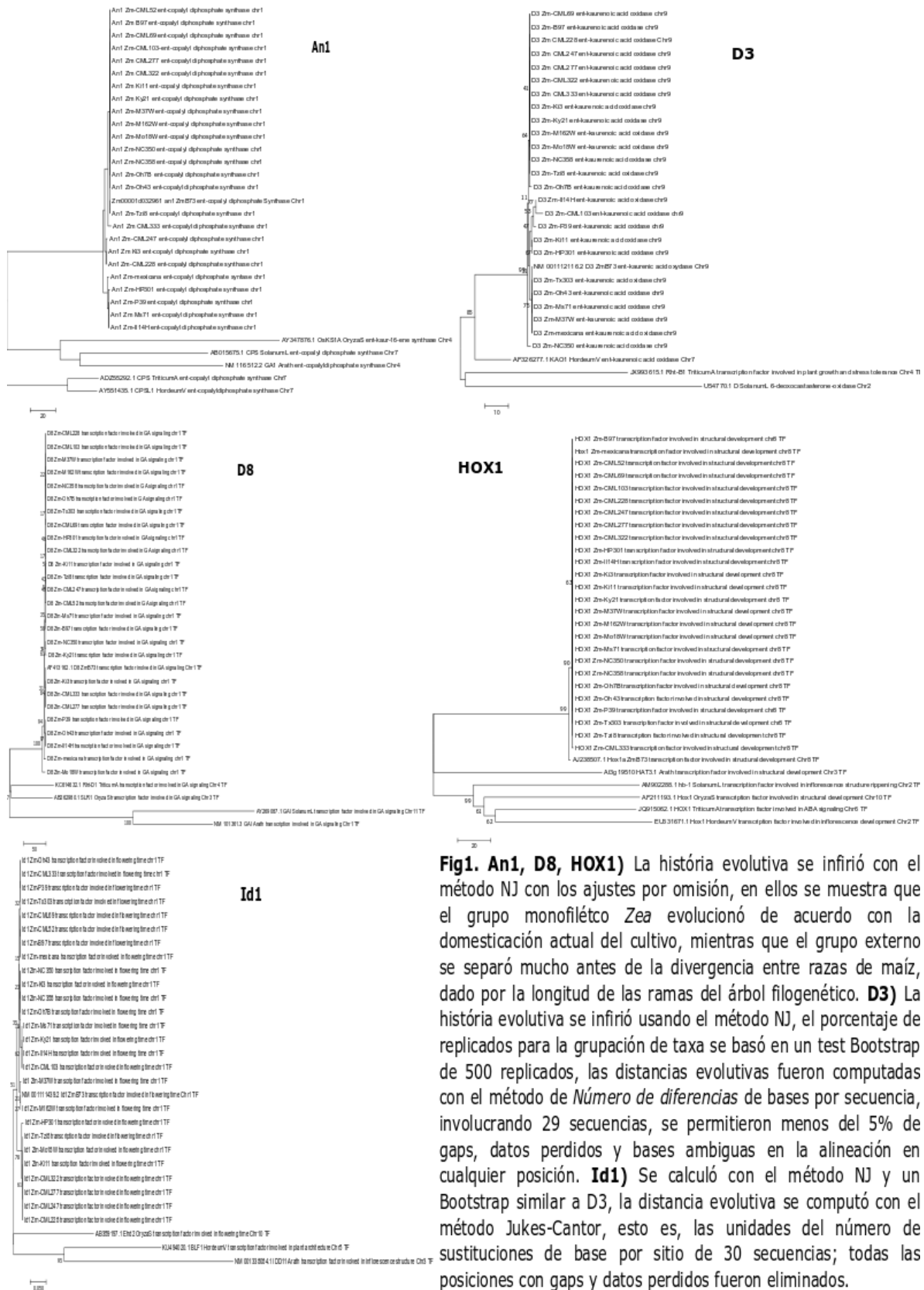
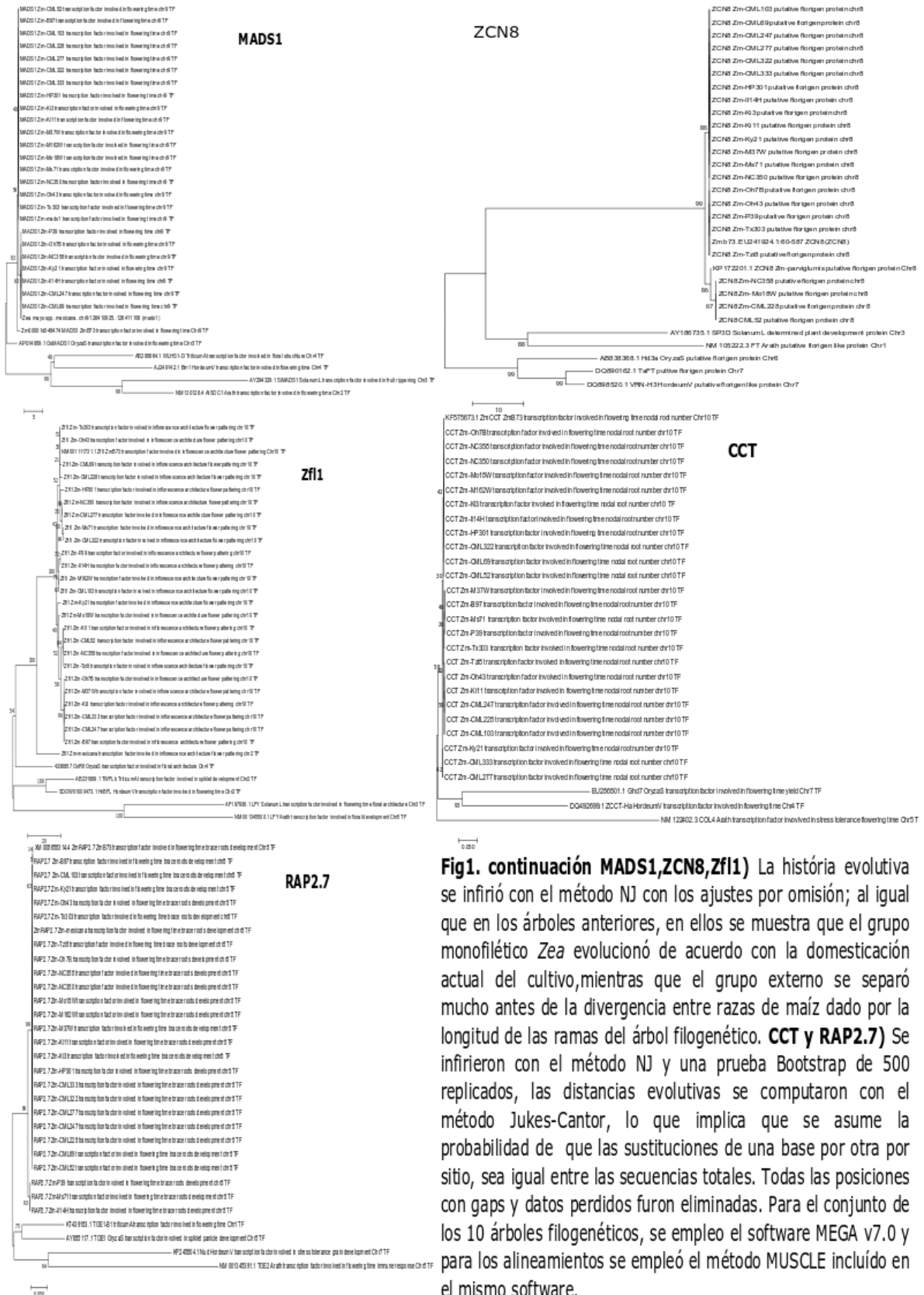


Fig1. An1, D8, HOX1) La historia evolutiva se infirió con el método NJ con los ajustes por omisión, en ellos se muestra que el grupo monofilético *Zea* evolucionó de acuerdo con la domesticación actual del cultivo, mientras que el grupo externo se separó mucho antes de la divergencia entre razas de maíz, dado por la longitud de las ramas del árbol filogenético. **D3)** La historia evolutiva se infirió usando el método NJ, el porcentaje de replicados para la agrupación de taxa se basó en un test Bootstrap de 500 replicados, las distancias evolutivas fueron computadas con el método de *Número de diferencias* de bases por secuencia, involucrando 29 secuencias, se permitieron menos del 5% de gaps, datos perdidos y bases ausentes en la alineación en cualquier posición. **Id1)** Se calculó con el método NJ y un Bootstrap similar a D3, la distancia evolutiva se computó con el método Jukes-Cantor, esto es, las unidades del número de sustituciones de base por sitio de 30 secuencias; todas las posiciones con gaps y datos perdidos fueron eliminados.



Recomendaciones

Se recomienda realizar pruebas moleculares para reafirmar los conocimientos obtenidos, ya que la investigación *in silico*, es sólo el inicio de una serie de pruebas para concretar, ampliar y validar los conocimientos generados. Así mismo, se recomienda fomentar el estudio del género *Tripsacum*, de las razas criollas de maíz manejadas en México y de teocintle, ya que representan recursos importantes para realizar estudios amplios de diversidad genética para programas de mejoramiento convencionales. Por otra parte, se recomienda la difusión de los talleres de bioinformática para análisis genéticos en la Licenciatura en Agronomía impartida en la UAM-X, ya que aporta herramientas tecnológicas y didácticas útiles al perfil de los egresados.

Literatura citada

Alter, Phillip; Bircheneder, Susane; Zhou, Linag-Zi; Schlüter, Urte; Gahrtz, Manfred; Sonnewald, Uwe; Dresselhaus, Thomas. (2016). Flowering time-regulated genes in maize include the Transcription Factor ZmMADS1. *Plant Physiology journal*. (172):38-42

Arista-C., Juan; Quevedo-N., Abel; Zamora-M., Bertha P.; Bauer-M., Ricardo; Sonder, Kai; Lugo-E., Oziel. (2018). Base temperatures and degrees days development of 10 mexican corn accessions. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 9(5):1023-1025

Awata, Luka A.O.; Tongoona, Pangirayi; Danquah, Eric; Ilfie, Beatrice E.; Suresh, L.M.; Jumbo, MacDonald B.; Marchelo-D., Phillip W.; Sitonik, Chelang'at. (2019). Understanding tropical maize (*Zea mays* L.): the mayor monocot in modernization and sustainability of agriculture in sub-Saharan Africa. *International Journal of Advance Agricultural Research*. 1(7):14-18

Bocco, Gerardo; Solís-C., Berenice S.; Orozco-R., Quetzalcóatl; Ortega-I., Adrián. (2019). La agricultura en terrazas en la adaptación a la variabilidad climática en la Mixteca Alta, Oaxaca, México. *Journal of Latin American Geography*. 20(10):1-20

Caldú-P., José L. (2016). Caracterización de las razas de maíz (*zea mays* L.) tehua, zapalote chico, zapalote grande, comiteco y conejo, por métodos genómicos. Tesis. UNAM, México. P.p.6

Cervantes-A., Yessica F.; Rebolloza-H, Hermes; Broa-R., Elizabeth; Olvera-V., Angeluz; Bahena-D., Gregorio. (2020). Efectos de heterosis en poblaciones nativas de maíz y sus cruzas F1. *Biotechnia Journal*. 22(3):11-15

Diniz, D.W.J y Canduri, F. (2017). Bioinformatics: an overview and its applications. *Genet. Mol. Res.* 16(1):4-8, 17-19

FIRA. (2016) Panorama Agroalimentario: Maíz, 2016. Dirección de investigación y evaluación económica y sectorial-FIRA, CDMX, México. P.p.12-21

FIRA. (2020) Perspectivas 2020. Dirección de investigación y evaluación económica y sectorial-FIRA, CDMX, México. P.20

García-M., Luis E.; Fernández-R., Demetrio S., Rubio-G., Erasmo; Martínez-M., Mario R.; Tijerina-Ch., Leonardo. (2020) Rendimiento de maíz (*zea mays* L.) en la Mixteca, calculado con DSSAT. *Terra Latinoamericana*. México. 1(38):865

García-S., Patricia y Hernández-G., Lizeth. (2016). Programa de conservación de maíz criollo en México. Secretaría de medio ambiente y recursos naturales. México.P.p.2-29

Goel, Parth y Padole, Mamta. (2019). Bioinformatics: an application in information science. En Bapi, R. S.; Rao, K.S. y Prasad, M.V.N.K. (Ed.). *First international conference on artificial intelligence and cognitive computing*. 223-240. Springer.

Horiike, Tokumasa. (2016). An introduction to molecular phylogenetic analysis. *Reviews in Agricultural Science*. (4):36-45

Li, Yong-xiang; Li, Chunhui; Bradbury, Peter J.; Liu, X.; Lu, F.; Romay, Cinta M.; Glaubitz, Jeffrey C.; Wu, Xun; Peng, Bo; Shi, Yunsu; Song, Yanchun; Zhang, Denfeng; Buckler, Edward S.; Zhang, Zhiwu; Li, Yu; Wang, Tianyu. (2016). Identification of genetic variants associated with maize flowering time using an

extremely large multi-genetic background population. *The Plant Journal*. 1(86):391-392

Lizaso, J.I.; Ruíz-R., M.; Rodríguez, L.; Gabaldon-L., C.; Oliveira, J.A.; Lorite, I.J.; Sánchez, D.; García, E.; Rodríguez, A. (2017). Impact of high temperatures in maize: phenology and yield components. *Field Crops Research*. (216):136-140

Matsubara, Kasuki; Yamanouchi, Utako; Wang, Zi-Xuan; Minobe, Yuzo; Izawa, Takeshi; Yano, Masahiro. (2008). *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*. *Plant Physiology journal*. 148(1):1425-1435

Oñate-Z., Lissette A. (2016). Duración de las etapas fenológicas y profundidad radicular del cultivo de maíz (*zea mays*) var. Blanco harinoso criollo, bajo las condiciones climáticas del cantón Cevallos. Tesis. Universidad Técnica de Ambato, Ecuador. P.p.5-14

Orozco-R., Quetzalcóatl; Bocco, Gerardo; Solís-Castillo, Berenice. (2019). cajete maize in the Mixteca Alta region of Oaxaca, México: adaptation, transformation, and performance. *Agroecology and sustainable food systems journal*. 1(1):1-18

Rodríguez-Z., Fausto; Barnes, Allison C.; Blöcher-J., Karla A; Gates, Dan; Kur, Andi; Wang, Li; Jansen, Garret M; Jensen, Sarah; Estévez-P., Juan M; Crow, Taylor; Aguilar-R., Rocío; Demesa-A., Edgar; Skopelitis, Tara; Pérez-L., Sergio; Stutts, Whitney L; Thompson, Peter; Chiu, Yu-Chun; Jackson, David; Fienh, Oliver; Runcie, Daniel; Bucker, Edwar S; Ross-I., Jeffrey; Hufford, Mathew B; Sawers Ruairidh JH; Rellán-Á., Rubén. (2021) Teosinte introgression modulates phosphatidylcholine levels and induces early maize Flowering Time. *BioRxiv*, preprint review. P.p.6-15

Rogé, Paul; Ríos, Aida C.; Ruíz, Silvia V.; Sánchez, Patricio; Mora, Francisco; Altieri, Miguel A.; Astier, Marta. (2016) Manejo de agroambientes para la resiliencia agroecológica al cambio climático: los sistemas maíz cajete y maíz de temporal en San Miguel Huautla. *Revista Agroecología*. México. 11(2):3-7

Rogé, Paul; Ronald-F., Andrew; Astier, Marta; Altieri, Miguel A. (2014). Farmer strategies for dealing with climatic variability: a case study from the Mixteca Alta Region of Oaxaca, México. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 1(38):786-811

Schrag, Tobias A.; Westues, Matthias; Schipprack, Wolfgang; Seifert, Félix; Thiemann, Alexander; Scholten, Stefan; Melchinger, Albrecht E. (2018) Beyond genomic prediction: combining different types of *omics* data improve prediction of hybrid performance in maize. *Genetics journal*. (208):1373-1385

SDNSMX. (2019). Estrategia nacional para la implementación de la agenda 2030 en México. Jefatura de la oficina de la presidencia de la República-Iniciativa agenda 2030. CDMX, México. P.31

SIAP. (2019) Balanza de comercio exterior agropecuaria e industrial de México: Exportaciones agropecuarias y agroindustriales de México. Consultado en línea el 13/01/2020 en:
http://infosiap.siap.gob.mx/gobmx/Balanza_comercial_agropecuaria_agroindustrial_2019_09.pdf

Singh Kushwaha, Ujjawal K.; Deo, Indra; Jaiswal Jai P.; Prasad, Birenda. (2017). Role of bioinformatics in crop improvement. *Global Journal In. Govind Ballabh University of agriculture and technology, India* .17(1):17

Solano, Carlos. (2016). Diagnóstico de la cadena de valor maíz-tortilla en las regiones de Oaxaca. Consultado en línea el 23/08/2021 en:
www.coplade.oaxaca.gob.mx/wp-content/uploads/2017/04/Perfiles/AnexosPerfiles/5.%20CV%20MAIZ.pdf

Torres E., Francisco; Chávez-S., José L.; Diego-F., Prisciliano; Carrillo-R., José C. (2019). Variabilidad agromorfológica entre poblaciones de maíz azul y rojo de la mixteca Oaxaqueña, México. *eCUCBA-UDG, Guadalajara, México*. 12(6):29-48

Wang, Liwei; Zhou, Zhiquiang; Li, Ronggau; Weng, Jianfeng; Zhang, Quanguo; Li, Xinghua; Wang, Baoquiang; Zhang, Wenying; Song, Wei; Li, Xanghai. (2020). Mapping QTL for flowering time-related traits under three plant densities in maize. *The Crop Journal*. 1(9):372-377

Xia, Xuhua (2018). Distance-based phylogenetic methods. Consultado en línea en:
https://www.researchgate.net/publication/326213954_Distance-Based_Phylogenetic_Methods el 22/03/20

Anexos

Tabla 1. Descripción de los genes asignados para el análisis filogenético

| Nombre de gen | Acrónimo | Papel en la TF | ID del gen | No. exones | Localización | No. transcripto |
|--|----------|--|---------------|------------|--------------|-----------------|
| Phosphatidylethanolamine binding protein | Pebp8 | Actividad putativa de florigeno | GRMZM2G179264 | 4 | Chr 8 | 1 |
| CO CO-LIKE and TIMING OF CAB1 protein domain 1 | Cct1 | Afecta sensibilidad al fotoperíodo en condiciones de día largo | GRMZM2G381691 | 2 | Chr 10 | 1 |
| Dwarf plant8 | D8 | Actúa de forma negativa en la señalización de GA y JA afectando el tiempo de floración | GRMZM2G144744 | 5 | Chr 1 | 3 |
| Indeterminate growth1 | Id1 | Regulador transcripcional de señal generada en la hoja, requerida para la floración | GRMZM2G011357 | 4 | Chr 1 | 1 |
| Dwarf plant3 | D3 | Codifica un citocromo p450 que media un primer paso en la biosíntesis de GA | GRMZM2G093195 | 11 | Chr 9 | 2 |

| | | | | | | |
|----------------|--------|---|---------------|-----|--------|----|
| Hox1-homeobox1 | Hox1 | Codifica un factor de transcripción hoemodominio que reconoce al promotor <i>Shrunken</i> | GRMZM2G136369 | 85 | Chr 8 | 10 |
| Mads1 | MADS1 | Su sobreexpresión activa positivamente el tiempo de floración | GRMZM2G171365 | 15 | Chr 9 | 4 |
| An1 | An1 | Cataliza la ciclización de GGPP a <i>entkaureno</i> | GRMZM2G081554 | 250 | Chr 1 | 23 |
| ZmRAP2.7 | RAP2.7 | Factor de transcripción involucrado en la regulación del tiempo de floración | GRMZM2G700665 | 16 | Chr 8 | 3 |
| Zf1 | Zf1 | Regulador de los genes de identidad del órgano floral ABC | GRMZM2G098813 | 9 | Chr 10 | 1 |

TF: Transición a la Floración; ID: clave de identificación del gen en la Maize Genetics Database; Chr: cromosoma.

Tabla 2. Resultados de análisis de alineamiento

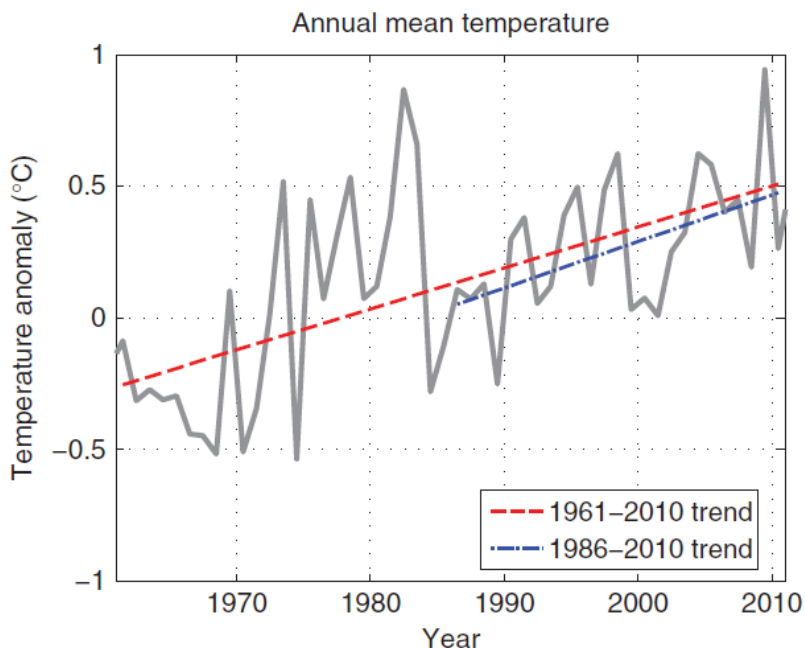
| Gen | No. Secuencias género Zea | No. Secuencias grupo externo | No. Total de secuencias | No. De SNPs |
|---------------|----------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|--------------------|
| An1 | 26 | 5 | 31 | 12 |
| D3 | 26 | 3 | 29 | 11 |
| D8 | 27 | 4 | 31 | 21 |
| Hox1 | 27 | 5 | 32 | 5 |
| Id1 | 27 | 3 | 30 | 7 |
| MADS1 | 27 | 5 | 32 | 2 |
| ZCN8 | 25 | 5 | 30 | 2 |
| Zfl1 | 27 | 5 | 32 | 37 |
| ZmCCT | 26 | 3 | 29 | 4 |
| RAP2.7 | 27 | 4 | 31 | 7 |

SNPs: Single Nucleotide Polymorphisms (polimorfismos de nucleótido único), por sus siglas en inglés.

El calentamiento global en la Mixteca Alta de Oaxaca

En una amplia investigación de tres años acerca de las estrategias a implementar en la zona para abatir los efectos del cambio climático, Rogé *et al*, (2014), hacen un análisis multivariado climático con datos climatológicos de 50 y 25 años de tres fuentes, entre ellas el Servicio Meteorológico Nacional, la Climatic Research Unit y el Global Precipitation Climatology Center para evaluar las anomalías en la temperatura y cómo esta, en la Mixteca Alta Oaxaqueña ha aumentado en una escala de 0.16 y 0.18 °C por década provocando sequías y lluvias intensas mas constantes en los últimos 25 años, afectando la productividad de los cultivos de la zona, principalmente el maíz de cajete y de temporal.

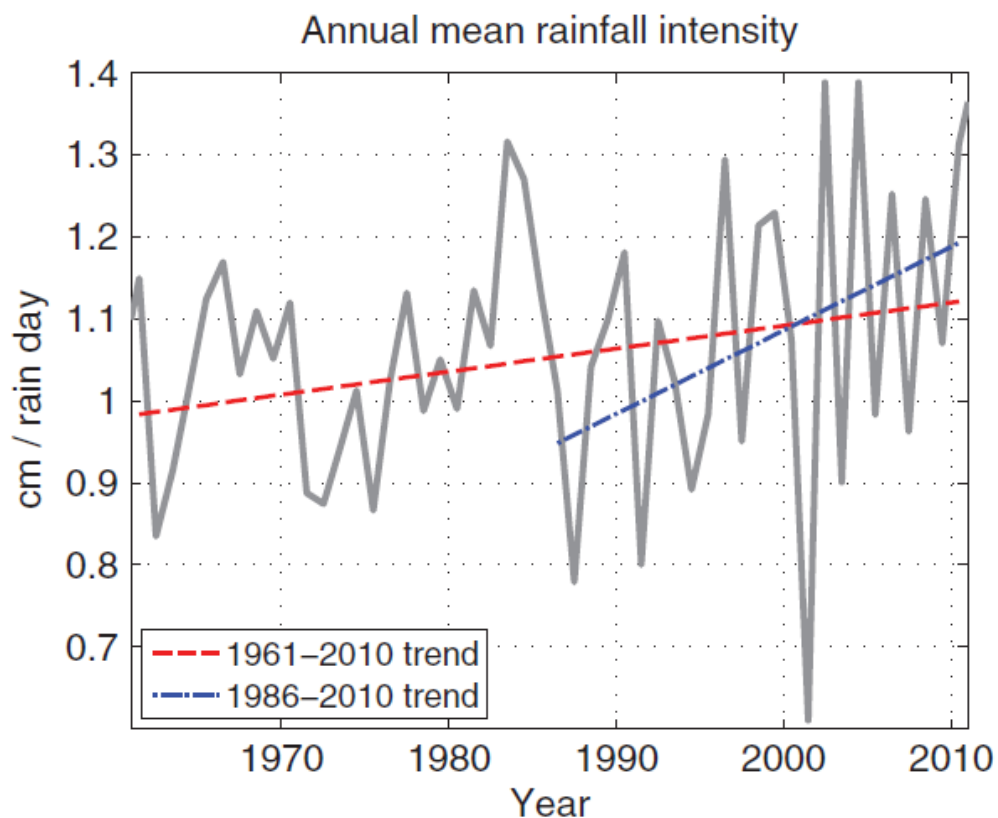
Gráfica 1



Gráfica 1. Media anual de anomalías en la temperatura (°C; línea sólida) sobre 96.5-97.5°W, 17-18°N basada en datos del CRU-TS (Climatic Research Unit time series data sets). Las líneas punteadas muestran las líneas de tendencia de 1961-2010 (uniformemente punteado) y de 1986-2010 (no uniformemente punteado). Las anomalías están respecto a 1961-1990 (tomado de Rogé *et al*, 2014).

Respecto al cambio en el patrón de las lluvias, la figura 7 muestra la estimación de la intensidad de lluvia media anual, dividiendo el total de lluvia anual entre el

conteo de días con lluvias del CRU-TS para obtener un porcentaje de la cantidad de lluvia por día. En este gráfico se muestra que las tendencias incrementaron tanto en 1961-2010 y 1986-2010, aunque ninguna es estadísticamente significativa. El incremento ha sido más amplio en años recientes; la tendencia de 1986-2010 es cerca de tres veces mas grande que la tendencia de 1961-2010 (0.03 cm/día de lluvia y 0.10 cm/día de lluvia por década), y tres de los cuatro más intensos años fueron en la década de 2001-2010. Esto está también asociado con la actividad de El Niño y la Oscilación del Sur: los años de lluvia muy intensos de 1983 y 2010 sucedieron al segundo año de un fuerte evento de El Niño. En 2010 también hubo una rápida transición a una fuerte La Niña.



Gráfica 2. Intensidad de lluvia media anual (cm por día de lluvia; línea sólida) cerca de 96.5-97.5°W, 17-18°N basado en datos del CRU-TS. Las líneas punteadas muestran las líneas de tendencia de 1961-2010 (punteadas continuamente) y 1986-2010 (punteadas discontinuamente).

Estas puntualizaciones refuerzan de manera cuantitativa la afirmación de que en la zona se encuentra en proceso un aumento en la temperatura de la atmósfera de la Mixteca Alta Oaxaqueña debido al calentamiento global, que, si bien no es homogéneo en todo el globo terrestre y por ello requiere investigación a diferentes

escalas como la local, ya es fuertemente perceptible por los habitantes de la zona como describen Rogé *et al*, (2014) cuando realizan una metodología cualitativa de entrevistas.

Según registros de la estación meteorológica de La Asunción, Nochixtlán de SMN-CONAGUA, en el lapso de 1926-2018, la temperatura máxima promedio fue de 35.8°C, la mínima de 26.4°C y la media de 31.1°C.

Datos Agronómicos del maíz de cajete en la Mixteca Oaxaqueña

Torres *et al*, (2019), agruparon en un Análisis de Componente Principal el fenotipo medio de maíces criollos pigmentados azul y rojo cultivados en cajete y temporal en la Mixteca Oaxaqueña y se encontró que los patrones de variación fenotípica de la altura de planta y mazorca, días a floración masculina o femenina y número de ramas en espiga, tienden a generar patrones de agrupamiento según el origen de las poblaciones, de ello se dedujo que el manejo local no emplea mejoramiento genético formal lo cual repercute en rendimientos relativamente bajos, pues la presión de selección responde a condiciones agrometeorológicas, a la vez que es impuesta por el productor de forma consciente y a través de una selección

Cuadro 2. Significancia de cuadrados medios del análisis de varianza y variación en caracteres de planta, fisiológicos, espiga, mazorca, grano y rendimiento en maíz azul de la Mixteca oaxaqueña.

| Caracteres descriptivos evaluados | Cuadrado Medio | Mín. | Máx. | Media | CV (%) |
|---|----------------------|-------|-------|-------|--------|
| Altura de planta (m) | 2.29** | 1.94 | 3.10 | 2.6 | 11.0 |
| Altura de mazorca (m) | 1.56** | 0.98 | 1.94 | 1.5 | 16.2 |
| Número de ramas primarias en la espiga | 2.78** | 1.7 | 3.1 | 2.5 | 24.2 |
| Número de ramas secundarias en la espiga | 2.38** | 1.1 | 1.9 | 1.6 | 28.0 |
| Longitud de la parte ramificada de la espiga (cm) | 2.43** | 1.9 | 3.2 | 2.5 | 20.3 |
| Longitud de pedúnculo en la espiga (cm) | 1.67** | 3.7 | 4.4 | 4.1 | 15.4 |
| Longitud total de espiga (cm) | 263.30** | 29.2 | 40.0 | 36.5 | 14.1 |
| Días a floración masculina | 96.37** | 78.0 | 99.0 | 87.1 | 6.2 |
| Días a floración femenina | 139.17** | 81.3 | 106.2 | 93.8 | 6.3 |
| Longitud de mazorca (cm) | 38.44** | 11.1 | 15.3 | 13.3 | 13.1 |
| Diámetro la mazorca (cm) | 1.47** | 4.0 | 4.8 | 4.3 | 8.6 |
| Número de hileras en la mazorca | 19.82** | 11.6 | 14.6 | 13.3 | 15.4 |
| Número de granos por hilera | 161.84** | 22.7 | 30.7 | 27.0 | 16.1 |
| Diámetro de olote (mm) | 2.08** | 1.6 | 2.6 | 2.2 | 11.1 |
| Diámetro de raquis (mm) | 0.78** | 0.8 | 1.3 | 1.0 | 18.9 |
| Longitud de grano (mm) | 0.01* | 12.5 | 15.0 | 13.8 | 6.7 |
| Ancho de grano (mm) | 0.01** | 7.8 | 9.9 | 8.9 | 7.6 |
| Grosor de grano (mm) | <0.01* | 4.3 | 5.0 | 4.6 | 7.7 |
| Peso de 1000 granos (g) | 2756.1 ^{ns} | 294.8 | 410.2 | 341.8 | 13.0 |
| Volumen de 1000 granos | 5150.5** | 387.0 | 532.0 | 453.0 | 9.4 |
| Rendimiento (ton ha ⁻¹) | 0.56** | 4.73 | 12.27 | 8.7 | 15.4 |

^{ns}No significativo (P > 0.05); *significativo a P ≤ 0.05; **significativo a P ≤ 0.01; CV = coeficiente de variación.

sistemática principalmente nutracéutica, generando divergencias fenotípicas y

genotípicas en sus poblaciones. Así mismo, se afirma que la semilla empleada es un complejo racial difícil de caracterizar en la técnica de cajete y de temporal.

Según el análisis, se encontró varianza en variables evaluadas, excepto diámetro de mazorca, número de hileras, diámetro de olote y raquis, longitud de grano y peso de mil granos en maíz azul.

Cuadro 3. Diferencias entre grupo fenotípicos con base en caracteres de planta, fenológicas, mazorca, grano, espiga y rendimiento de grano en maíz azul nativo de Oaxaca.

| Variables evaluadas | Sign. de F ¹ | Grupos fenotípicos (Figura 3) | | | | |
|--|-------------------------|-------------------------------|---------|---------|---------|---------|
| | | Ia (22) | Ib (7) | IIa (1) | IIb (1) | III (1) |
| Días a floración masculina | ** | 86.9 b ² | 91.1 b | 80.8 c | 78.0 c | 97.6 a |
| Días a floración femenina | ** | 92.2 b | 98.1 b | 85.0 c | 81.3 c | 106.2 a |
| Altura de planta (m) | ** | 2.6 b | 2.8 b | 2.2 c | 1.9 c | 3.1 a |
| Altura de mazorca (m) | ** | 1.4 b | 1.6 b | 1.1 c | 1.0 c | 1.9 a |
| Long. parte ramificada de espiga (cm) | ** | 17.4 a | 16.5 a | 18.3 b | 14.8 b | 14.4 c |
| Número de ramas primarias en la espiga | ** | 6.4 b | 7.4 b | 4.6 c | 3.7 c | 10.6 a |
| Núm. de ramas secundarias en la espiga | ** | 36.2 b | 38.1 b | 31.9 c | 29.2 c | 38.4 a |
| Long. de pedúnculo en la espiga (cm) | ** | 6.6 b | 8.1 b | 4.8 b | 3.0 b | 10.0 a |
| Longitud total de espiga (cm) | ** | 1.7 a | 2.1 a | 1.1 b | 0.1 b | 3.2 a |
| Longitud de mazorca (cm) | ** | 13.2 a | 14.0 a | 12.5 b | 11.1 b | 14.3 a |
| Diámetro de mazorca (cm) | ns | 4.3 a | 4.5 a | 4.2 a | 4.2 a | 4.2 a |
| Número de hileras por mazorca | ns | 13.2 a | 13.5 a | 14.0 a | 13.0 a | 13.0 a |
| Núm. granos por hilera en la mazorca | ** | 26.9 a | 27.7 a | 24.3 b | 22.7 b | 29.6 a |
| Diámetro de olote (mm) | ns | 2.1 a | 2.4 a | 2.1 a | 1.8 a | 2.2 a |
| Diámetro de raquis (mm) | ns | 1.0 a | 1.2 a | 1.0 a | 0.9 a | 1.1 a |
| Longitud de grano (mm) | ns | 13.8 a | 13.6 a | 13.7 a | 15.1 a | 13.7 a |
| Ancho de grano (mm) | ** | 8.8 a | 9.1 a | 8.1 b | 7.8 b | 8.9 a |
| Grosor de grano (mm) | ** | 4.6 a | 4.7 a | 5.1 a | 4.5 a | 4.4 b |
| Peso de 1000 granos (g) | ns | 337.4 a | 363.9 a | 320.2 a | 307.7 a | 306.8 a |
| Volumen de 1000 granos (ml) | ** | 450.7 a | 473.9 a | 411.4 a | 441.7 a | 387.0 b |
| Rendimiento (ton ha ⁻¹) | ** | 8.6 a | 9.2 a | 6.4 b | 4.7 b | 10.9 a |

¹Significancia del valor de F, ns = no significativo ($P \leq 0.05$) y ** = significativo a $P \leq 0.01$; ²En hilera, medias con la misma letra no son significativamente diferentes (prueba de Tukey, $P \leq 0.05$).

En cuanto al maíz rojo, se encontró que las poblaciones son fenotípicamente similares y tienen una reducida variabilidad fenotípica en 13 de 21 caracteres evaluados a pesar de los orígenes geográficos distintos de las muestras y se describe que este tipo de maíces se encuentran amenazados por reemplazamiento por el maíz blanco, el cual, a pesar de un menor grado nutracéutico, es más fácil de vender, es decir, se privilegia institucionalmente a la agroindustria. A pesar de las similitudes en las características de la mazorca y grano en las poblaciones que se evaluaron, tienen diferencias en caracteres de

planta y espiga, atribuible a la presión de selección de las condiciones de cultivo, es decir, sistema de cajete o de temporal.

De lo anterior se concluye que el complejo racial cultivado en la Mixteca Oaxaqueña se ha adaptado a condiciones de variaciones en la estación de lluvias o sequía, heladas y variación en tipos de suelos poseyendo características y patrones singulares de variación genética y fenotípica dinámica.

En Rogé *et al* (2016), se caracterizaron 10 muestras de suelos del sistema maíz de cajete física, química y biológicamente en la Mixteca Oaxaqueña tomando en cuenta un amplio grupo de indicadores, pues en las “jollas”, cada estado del paisaje biofísico responde a circunstancias únicas.

Tabla 3. Índice de calidad de suelos. * p<0,09; ** p<0,07 y, *** p<0,05.

| Resultado | Indicador | Unidad | Sistema C | Sistema T |
|------------------------|--------------------|-------------------|------------------|----------------|
| Químicos | MO % | % | 5,3* (84%) | 3,9* (62%) |
| | N Kjeldahl % | % | 0,28*** (93%) | 0,18*** (60%) |
| | C% | % | 2,99 (82%) | 2,25 (61,6%) |
| | P Olsen | ppm | 16,67 (50%) | 12,17 (37%) |
| | CIC | | 39,37** (82%) | 30,50** (64%) |
| Físicos | pH | escala | 6,83 (98%) | 7,3 (95%) |
| | Densidad Aparente | g/cm ³ | 1,52 (84%) | 1,47 (87%) |
| | Humedad disponible | % | 12,93 (84%) | 11,40 (73.5%) |
| Biológicos | Fosfatasa | µg/g/ha | 102,33*** (100%) | 59,36*** (59%) |
| Índice promedio global | | % | 84 | 66,5 |

Los suelos bajo el sistema de cajete presentan un alto contenido de materia orgánica y una buena disponibilidad de nutrientes, CIC y actividad microbiológica en comparación con el sistema de temporal. La alta capacidad de intercambio catiónico de estos suelos, indica que retienen e intercambian una cantidad más alta de minerales, esto en conjunción con el índice alto de materia orgánica, se deduce que su fertilidad es alta, así mismo, en este mismo estudio se comenta que la textura media del cajete es la franco-arcillosa. La actividad fosfatasa se observó en 102.33 µg/g/h y 59.36 µg/g/h para cajete y temporal respectivamente, el índice del sistema cajete es similar al de suelos de bosque templado, a saber, aproximadamente 100 µg/g/h., esto es notorio cuando los autores encontraron un rendimiento de 518 kg/ha para cajete y 347 kg/ha para temporal con alta sequía.

También se encontró que el índice de humedad gravitacional es mayor en suelos de cajete que en suelos de temporal en el periodo de la canícula, así como al final

del ciclo productivo en octubre por lo cual una cosecha exitosa es más probable en este primer sistema.

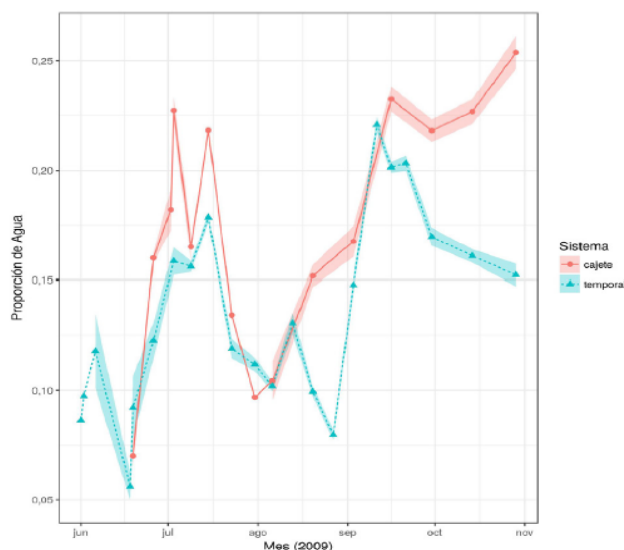


Figura 5. Proporción de agua en los suelos de tierras frías produciendo el sistema da cajete y de temporal

En conclusión, los campesinos que emplean ambas técnicas logran una mayor autosuficiencia y resiliencia que los que emplean un solo sistema, concluyendo que el sistema de cajete es un sistema complementario del sistema de temporal, ya que los productores que emplean ambos cubren prácticamente el 80% de sus requerimientos alimenticios y de insumos, por lo cual, cuando abandonan el sistema de cajete, su capacidad productiva y resiliencia disminuyen notablemente. Dadas las bondades del sistema de cajete ya descritas, es necesario mejorar e innovar este sistema productivo para aumentar la eficiencia de mano de obra, ya sea con enmiendas orgánicas de baja huella de carbono, así como un programa de híbridos de polinización abierta generado en la propia comunidad, para obtener rendimientos mayores, ya que el rendimiento menor ante los híbridos, obedece a un comportamiento no homogéneo en este rubro que obedece a la propia variabilidad genética de las semillas (García *et al*, 2020).