



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD XOCHIMILCO

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PARA OBTENER EL GRADO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

**Análisis de la respuesta hidrotrópica de
Zea mays ssp. *parviglumis* y *Zea mays* ssp. *mexicana***

QUE PRESENTA EL ALUMNO

Eduardo Eattan Puente Pastrana

Matrícula:
2123025090

ASESORES

Interno
Dr. José A. Arévalo R.
UAM-X

Externo
Dra. Gladys I. Cassab
IBT-UNAM

25 de enero del 2019

Índice

1. Introducción	1
2. Objetivos	2
2.1. Objetivo General	2
2.2. Objetivos particulares	2
3. Marco Teórico	3
3.1. Clasificación taxonómica	3
3.2. Morfología radicular	4
3.3. Origen y domesticación	5
3.4. Distribución geográfica	8
3.5. Hidrotropismo	9
4. Materiales y métodos	13
4.1. Material vegetal	13
4.2. Germinación de semillas	13
4.3. Sistema experimental	13
4.4. Solución higroscópica	14
4.5. Procesamiento de imágenes	15
4.6. Análisis de resultados	15
5. Resultados	16
6. Discusión	19
7. Conclusiones	22

Índice de figuras

1.	Plántula de maíz. (a) 2 días, (b) 3 días, (c) 4 días, (d) 5 días, (e) 6 días, y (f) 7 días de la germinación. (C) coleóptilo, (CN) nudo del coleóptilo, (CO) coleorriza, (FL) primera hoja, (M) mesocotílo, (NR) raíz nodular, (PR) raíz primaria, (S) escutelo, (SL) segunda hoja, (SSR) raíz seminal (Singh <i>et al.</i> , 2010).	4
2.	Centros de origen-domesticación y centros de diversificación del maíz (Kato <i>et al.</i> , 2009).	7
3.	Distribución de <i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> (Sarukhán <i>et al.</i> , 2009).	9
4.	Distribución de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> (Sarukhán <i>et al.</i> , 2009).	9
5.	Respuesta gravitrópica (g) dirección de la gravedad (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).	12
6.	Respuesta hidrotópica (g) dirección de la gravedad (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).	12
7.	Sistema adaptado por Eapen <i>et al.</i> (2015). (H) oasis, (P) plántula, (A) alfiler (Martínez, 2014).	12
8.	Sistema experimental adaptado por Eapen <i>et al.</i> (2015). La figura muestra semillas de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> de la localidad Amecameca en K_2CO_3 24 hrs. después de iniciado el experimento.	14
9.	Ángulo de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en H_2O	15
10.	Angulo de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en K_2CO_3	15
11.	Respuesta hidrotópica de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en H_2O	16
12.	Crecimiento radicular de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en H_2O	16
13.	Respuesta hidrotópica de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en K_2CO_3	17
14.	Crecimiento radicular de <i>Zea mays</i> ssp. <i>mexicana</i> en K_2CO_3	17
15.	Respuesta hidrotópica de <i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> en H_2O	18
16.	Crecimiento radicular de <i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> en H_2O	18
17.	Respuesta hidrotópica de <i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> en K_2CO_3	18
18.	Crecimiento radicular de <i>Zea mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> en K_2CO_3	18

Agradecimientos

A mis asesores, Gladys I. Cassab del IBT UNAM y José A. Arévalo R. de la UAM X, por chingones pero sobre todo pacientes, muy pacientes.

A mis padres, muertos e incinerados... y a René Avilés Fabila, también muerto e incinerado, quien me dio tan genial idea para mi dedicatoria.

Resumen

El hidrotropismo es el crecimiento dirigido de las raíces en relación al gradiente de humedad. Apremia estudiar la respuesta hidrotrópica del maíz, cereal de mayor importancia mundial, en la actual crisis hídrica global. En este contexto, conocer la respuesta hidrotrópica del teocintle, ancestro silvestre del maíz, permitiría: (1) identificar cambios durante el proceso de domesticación y (2) mejorar el maíz en materia de tolerancia a sequía e inundación. Así, el objetivo fue analizar la respuesta hidrotrópica de *Zea mays* ssp. *parviglumis* y *Zea mays* ssp. *mexicana*. La metodología consistió en estudiar ambas subespecies en un sistema experimental, adaptado por Eapen *et al.* (2015), especial para el estudio de la respuesta hidrotrópica del maíz. Este sistema crea un gradiente de humedad, vía K_2CO_3 (solución desecante), permitiendo a la planta iniciar la respuesta hidrotrópica. La naturaleza de la respuesta hidrotrópica es circular y requiere para su estudio un análisis estadístico circular. Los resultados muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($p=0.042$, $\alpha=0.05$), no así entre subespecies ($p=0.147$, $\alpha=0.05$). El grupo control de ambas subespecies, *mexicana* (media circular 14.622°) y *parviglumis* (media circular 12.844°), en condiciones de abundante humedad (H_2O), mostró una respuesta hidrotrópica débil y restringida a los 30° de inclinación. El grupo sometido a la acción del K_2CO_3 de ambas subespecies, *mexicana* (media circular 35.229°) y *parviglumis* (media circular 42.131°), mostró una respuesta más variada y amplia, pues sus ángulos abarcaron desde los primeros grados hasta organismos que llegaron a los 90° . Sin embargo, la prueba *Watson* no reveló diferencias estadísticamente significativas entre ambas subespecies, debido a su naturaleza silvestre y probablemente a su tolerancia a la sequía y demanda hídrica afines.

Palabras clave

Respuesta hidrotrópica. *Z. mays* ssp. *mexicana*, *Z. mays* ssp. *parviglumis*. Análisis circular.

1. Introducción

Las plantas, tan análogas a los animales en relación a la irritabilidad de sus fibras y a los estimulantes que los excitan, difieren esencialmente de ellos en relación a su movilidad (Humboldt y Bonpland, 1805). Empero, al igual que cualquier animal, su movimiento está condicionado por la necesidad de evitar el peligro (Darwin, 1880). *Mutatis mutandis*, su supervivencia depende de su capacidad para obtener alimento y evadir depredadores (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006). Sin embargo, el comportamiento de las plantas nos indica que perciben su ambiente de manera tridimensional y, en consecuencia, utilizan mecanismos más sofisticados que el de los animales más complejos (Mancuso y Viola, 2013). El hidrotropismo, *verbigracia* es el crecimiento dirigido del sistema radicular en relación al gradiente de humedad (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).

Ningún otro laboratorio en el mundo estudia la respuesta hidrotrópica del maíz, cereal de mayor importancia mundial (FAO, 2014), mucho menos de sus predecesores silvestres, los teocintles: *Zea mays* ssp. *Parviglumis* y *Z. mays* ssp. *mexicana*. México concentra su mayor diversidad (64 razas de maíz) y prácticamente a todas sus subespecies, los teocintles (Sarukhán *et al.*, 2009). Los cuales, a pesar de mejorar el genoma del maíz en aspectos de calidad nutritiva, resistencia a enfermedades y adaptación a condiciones de sequía e incluso inundación (Flint-García *et al.*, 2005), se encuentran en grave peligro de extinción (Álvarez-Buylla y Piñeyro, 2013). Resulta menester iniciar investigaciones que permitan evitar escenarios dantescos y, desde luego, protejan la diversidad biológica del país.

Conocer la respuesta hidrotrópica del teocintle nos permitirá: (1) entender cómo la raíz procesa señales ambientales permitiéndole regular su movimiento y crecimiento, (2) conocer cambios durante el proceso de domesticación, y (3) manipular plantas cultivables para optimizar su búsqueda de agua, especialmente, donde no se cuenta con sistemas de riego (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006). Las plantas aún resguardan su mayor secreto y la raíz resulta idónea para comenzar la búsqueda. Pues para órgano tan pequeño como este, resulta extraordinaria la cantidad de procesos bioquímicos y fisiológicos que lleva acabo, cruciales para la supervivencia del organismo en su totalidad (Eapen *et al.*, 2005). No es casualidad que Darwin en 1880 creara la hipótesis del cerebro raíz. En este sentido, la investigación se concentró en el análisis de la respuesta hidrotrópica de *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. mays* ssp. *mexicana*.

2. Objetivos

2.1. Objetivo General

Analizar la respuesta hidrotónica de *Zea mays* ssp. *parviglumis* y *Zea mays* ssp. *mexicana*.

2.2. Objetivos particulares

1. Determinar la respuesta hidrotónica de *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. mays* ssp. *mexicana*.
2. Comparar la respuesta hidrotónica entre *Z. mays* ssp. *parviglumis* y *Z. mays* ssp. *mexicana*.

3. Marco Teórico

3.1. Clasificación taxonómica

El teocintle pertenece al género *Zea*, tribu *Maydeae* y familia *Poaceae* (Linné, 1753), mejor conocidas como herbáceas o gramíneas (Sarukhán *et al.*, 2009). La taxonomía del género *Zea* fue propuesta por Wilkes (1967) y posteriormente Doebley e Iltis (1980) dividieron el género en dos secciones: 1) *Luxuriantes* que agrupa cuatro especies (*Z. diploperennis* Iltis, Doebley y Guzmán; *Z. perennis* (Hitchcock) Reeves y Mangelsdorf; *Z. luxurians* (Durieu y Ascherson) Bird; y *Z. nicaraguensis* Iltis y Benz) y 2) *Zea* que incluye sólo la especie *Zea mays* ssp. *mays* (Kato *et al.*, 2009). Esta última agrupa a las subespecies: *Z. mays* ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis; *Z. mays* ssp. *huehuetenangensis* (Iltis y Doebley) Doebley; y *Z. mays* ssp. *parviglumis* Iltis y Doebley (Sánchez-González, 2011).

En la actualidad se considera la existencia de 220 a 300 razas de maíz en el continente americano (Brown y Goodman, 1977 y Vigouroux *et al.*, 2008, citados por: Kato *et al.*, 2009). México, de acuerdo con diferentes autores e instituciones, salvaguarda entre 41 (Ortega-Paczka *et al.*, 1991), 59 (Sánchez-González *et al.*, 2000) y 65 (LAMP, 1991) razas, que se han agrupado de acuerdo con sus características fenotípicas y genéticas (Wellhausen *et al.*, 1951), por ejemplo: tipo de grano (e.g. Reventador), región de colecta (e.g. Chalqueño) o nombre indígena (e.g. Zapalote). Así, los expertos han determinado siete grupos o complejos raciales: (1) cónico, (2) ocho hileras, (3) chapalote, (4) sierra de chihuahua, (5) tropicales precoces, (6) dentados tropicales, y (7) de maduración tardía (Sánchez-González *et al.*, 2000).

El grupo de subespecies conocido como teocintle es considerado endémico de Mesoamérica (Wilkes, 1967). La palabra proviene de la voz náhuatl *teosentli* y significa casi maíz o maíz primitivo (Mondragon-Pichardo y Vibrans, 2005). *Zea mays* ssp. *mexicana* agrupa las razas: (1) Nobogame, (2) Durango, (3) Mesa Central y (4) Chalco, mientras en *Zea mays* ssp. *parviglumis* existe sólo la raza Balsas (Sánchez-González *et al.*, 2000). Sin embargo, un aspecto que enfatizan los estudios de Doebley *et al.* (1990) es la gran variación del teocintle del Balsas. Este experto en genética del maíz sugiere dividirlo en las razas: (1) Jalisco, (2) sureste de Guerrero y (3) Balsas Central, pues dichas poblaciones han alcanzado, de acuerdo con sus criterios, grados de diferenciación considerables (Sánchez-González, 2011)

3.2. Morfología radicular

Estudios sobre morfología radicular del teocintle aún no existen. Aquí describimos la radícula semejante del maíz, dividida en raíz principal, raíces adventicias, raíces de sostén y aéreas (ver fig. 1). La raíz primaria o principal representa el extremo basal del eje de la planta y, como en otras gramíneas y herbáceas en general, contribuye poco al sistema radicular en conjunto. En efecto, la mayor parte del sistema consiste en raíces adventicias producidas por los entrenudos basales del tallo, cuyo origen data de los primeros días de germinación, y consiste en un conjunto de una a cuatro raíces (Poethig, 1982).

Las raíces adventicias surgen en diversos puntos detrás de la zona de formación de la raíz (mesocotílo), para crecer de forma horizontal y después girar hacia abajo en una espesa red de raíces fibrosas (Erickson y Sax, 1956, citado por: Poethig, 1982). Por encima del suelo se encuentran las raíces de sostén o soporte, originadas en los nudos del tallo, muy cerca de la superficie del suelo. Por último se encuentran las raíces aéreas que también colaboran en la absorción de agua y nutrientes (Lesur, 2005, citado por: Martínez, 2014). La longitud total del sistema se ha estimado en seis metros (Feldman, 1994).

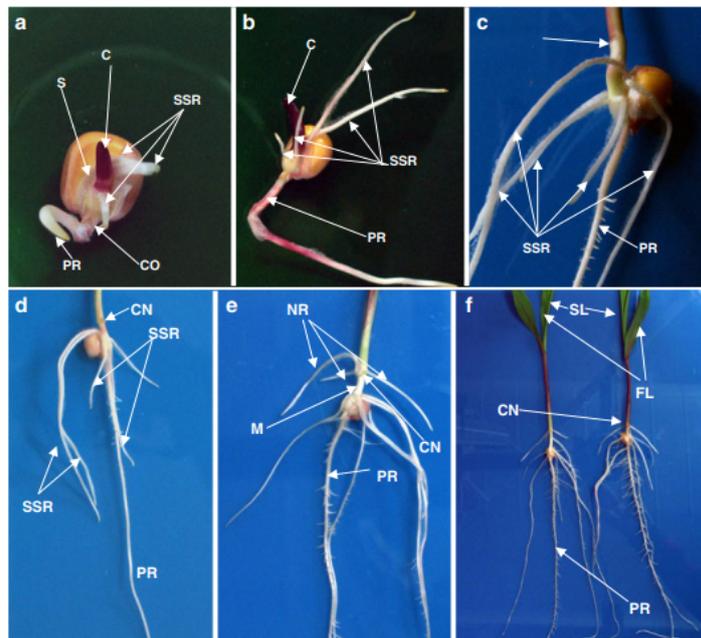


Figura 1: Plántula de maíz. (a) 2 días, (b) 3 días, (c) 4 días, (d) 5 días, (e) 6 días, y (f) 7 días de la germinación. (C) coleóptilo, (CN) nudo del coleóptilo, (CO) coleorriza, (FL) primera hoja, (M) mesocotílo, (NR) raíz nodular, (PR) raíz primaria, (S) escutelo, (SL) segunda hoja, (SSR) raíz seminal (Singh *et al.*, 2010).

3.3. Origen y domesticación

La domesticación de las plantas consiste en cambios fisiológicos graduales, mediante la modificación genética de especies silvestres, para crear plantas sujetas a las necesidades de las sociedades humanas (Doebley *et al.*, 2006). Dichas plantas son el resultado de complejas interacciones genéticas, sociales y ecológicas (Scossa *et al.*, 2015). En efecto, la domesticación es un proceso evolutivo, donde la progenie se distingue de manera visible de sus predecesores en múltiples funciones (Hammer, 1984), por ejemplo: cambios en la morfología, pérdida de la dormancia y desarrollo de la semilla (Doebley *et al.*, 2006). En otras palabras: cultivos comestibles con frutos más grandes (e.g. el tomate), granos más largos (e.g. el trigo) o con dominancia apical (e.g. el maíz).

Las prácticas agrícolas han provocado patrones en la diversidad de las especies domesticadas, como resultado de la selección de semillas provenientes de las mejores plantas (Doebley *et al.*, 2006). Si los genes que no influían de manera favorable ciertos fenotipos fueron desplazados; también los fenotipos deseables experimentaron una drástica pérdida (Wright *et al.*, 2005), debido a la selección artificial –principal fuerza evolutiva involucrada– que causó un fenómeno conocido como *bottleneck*; el cual redujo la diversidad del genoma (Doebley, 1989). La extensión de la pérdida depende del tamaño y duración de la población durante la domesticación. Así, las plantas domesticadas, en sus niveles más avanzados, dependen absolutamente del hombre para sobrevivir y reproducirse (Eyre-Walker *et al.*, 1998, citado por: Doebley *et al.*, 2006).

Doce regiones habrían transitado a las economías de producción agrícola hace más de diez mil años, dando como resultado el rico mosaico mundial de sistemas agrícolas actuales (Takács-Sánta, 2004). Esas regiones se conocen como centros de domesticación (Piperno y Pearsall, 1998). Dichos “centros” resumen un cuadro comparativo de procesos agrícolas, geográficos, biológicos y políticos, que conciernan una variedad de interrogantes respecto a la domesticación individual de las especies (Vavilov, 1935). En este sentido, el maíz provee el mejor ejemplo de cómo la investigación genética, ecológica y arqueológica, en conjunto puede proporcionar información detallada y completa de su domesticación y posterior dispersión (Doebley *et al.*, 2006).

El estudio del origen de diversas especies surgió con Alphonse Pyrame de Candolle (1883) quien, siguiendo las investigaciones de su padre, el gran naturalista Augustin Pyrame de Candolle, consideró que la diversidad de cultivos agrícolas no se distribuía de manera homogénea, sino acorde con un proceso de dispersión dado por el hombre de acuerdo a sus necesidades (Candolle, 1883). Desde esa perspectiva, el padre de la fitogeografía aplicada, Nikolai I. Vavilov (1926: 1935) estableció el

tiempo como indicador del grado de diversidad, es decir, al encontrar el centro de mayor diversidad de un cultivo, se ubica también su centro de origen. Además, identificó la región mesoamericana como centro de origen, domesticación y diversificación del maíz, chile, frijol, cacao, y algodón (Ortiz-García y Otero-Arnaiz, 2007).

Carter (1945) postuló el movimiento de la agricultura mesoamericana en dos rutas: (1) a través de la ruta del Occidente de México, por la sabana tropical al desierto del sur de Arizona, con cultivos adaptados al calor y a la sequía y (2) a través de las áreas con verano lluvioso y clima subtropical de la Sierra Madre Occidental de México (Sánchez-González, 2011). Debido a que los restos arqueológicos y razas de maíz (Chapalote) del noroeste de México se encuentran también en el suroeste de Estados Unidos, Mangelsdorf y Lister (1956) postularon la existencia de vínculos culturales a través de la Sierra Madre Occidental. Matsuoka *et al.* (2002) y Vigoroux *et al.* (2008), con base en un análisis de microsátélites de más de 300 razas del continente americano, confirmaron las rutas antes descritas y sugirieron que antes de la conquista, el maíz se difundió del centro de México a Guatemala, el Caribe y la región andina.

El maíz encontró su origen en Mesoamerica y surgió a partir del teocintle *parviglumis* (Kato *et al.*, 2009). Sin embargo, los expertos aún debaten cómo una planta con inflorescencias femeninas pequeñas y pocos granos (dícticas), originó otra planta cuyas inflorescencias femeninas son mucho mayores (polísticas), con numerosas hileras de muchos granos en cada una, sobre un raquis masivo (olote) que no se desarticula en su madurez (Matsuoka *et al.*, 2002; Vigoroux *et al.*, 2008; Kato *et al.*, 2009). En efecto, Randolph (1976) indica que las diferencias genéticas entre teocintle y maíz son mucho más complejas que las 32 diferencias heredables que presentó Beadle (1972), y concluye que la mayoría son de carácter poligenético (Kato *et al.*, 2009). En este contexto, dos teorías examinan el fenómeno desde diferentes perspectivas.

La teoría unicéntrica de Matsuoka *et al.* (2002) concluye que el maíz tuvo un origen monofilético a partir de *parviglumis* y surgió en la Cuenca del río Balsas. Las espigas arqueológicas de 6 300 años, provenientes de *Guilá Naquitz*, Cueva del Valle de Oaxaca, así lo corroboran (Piperno y Flannery, 2001). Sin embargo, el conjunto de rasgos morfológicos que define al maíz ya estaba presente en *Guilá Naquitz* (Benz, 2001), señalando un proceso de domesticación cercano a los 10 000 años (Vigoroux *et al.*, 2008). Sin embargo, Matsuoka *et al.* (2002) no concluye que la domesticación haya sido un evento único, es decir, que el maíz se originó a partir de un sólo individuo de teocintle; si sugiere que un grupo de poblaciones de *parviglumis* fueron los precursores del maíz (Kato *et al.*, 2009).

Sin embargo, la teoría unicéntrica considera que las poblaciones de teocintle no han evolucionado, desde la domesticación hasta el presente, tanto en su comportamiento genético como en su distribución geográfica. Esto no parece razonable de acuerdo con Kato y colaboradores (2009) debido a la existencia de “evidencias sobre la posibilidad necesaria de cambio en las poblaciones de ambas especies desde el inicio del proceso que dio origen al maíz”. Además, los estudios morfológicos de Wilkes (1967) en el teocintle *mexicana* raza Chalco, muestran mayores similitudes con el maíz, mientras que *parviglumis* raza Balsas mantiene menos parecido morfológico con el maíz, a pesar de su cercanía filogenética.

Así, la teoría multicéntrica propuesta por Kato *et al.* (2009) postula un origen en diferentes momentos y regiones de Mesoamérica. La teoría establece una relación directa entre la riqueza racial de un territorio y la aportación de germoplasmas primigenios obtenidos en cinco centros de domesticación (ver fig. 2); los complejos de nudos cromosómicos migraron a lo largo de rutas diferentes conforme se incrementaron los cultivos en su lugar de origen y domesticación, así de la hibridación y selección, en regiones donde convergieron rutas de migración de dos o más complejos de nudos cromosómicos, surgieron nuevas razas de maíz. Entre mayor fue el número de complejos que originalmente se juntaron en una región, mayor fue el número de razas que emergieron (Kato *et al.*, 2009).



Figura 2: Centros de origen-domesticación y centros de diversificación del maíz (Kato *et al.*, 2009).

3.4. Distribución geográfica

El teocintle crece desde el nivel del mar hasta 2 500 m.s.n.m. (Sánchez-González y Ordaz, 1987). Pero su distribución no es uniforme debido a su aislamiento ecogeográfico (Wilkes, 1977). Aquí diferenciamos una quinta región a las establecidas por Wilkes (1977), debido a sus propias características ecogeográficas: (1) Sierra Madre Occidental (1 800 a 2 300 m.s.n.m.), clima cálido seco y templado subhúmedo, *mexicana* raza Nobogame; (2) Llanuras de El Bajío (1 000 a 2 000 m.s.n.m.), clima templado y subcálido, *parviglumis* raza Jalisco y *mexicana* raza Durango; (3) Mesa Central (1 800 a 2 500 m.s.n.m.), clima templado húmedo, *mexicana* raza Mesa central; (4) Cuenca del Balsas (0 a 1 500 m.s.n.m.), clima cálido húmedo y seco, *parviglumis* raza Balsas; y (5) Eje Neovolcánico Transversal (1 800 a 2 800 m.s.n.m.), clima templado húmedo, *mexicana* raza Chalco.

La subespecie *Z. mays* ssp. *parviglumis* (teocintle del Balsas) tiene una distribución restringida al occidente de México y se encuentra desde 250 hasta 1 800 m.s.n.m. (Sánchez-González, 2011), donde los climas propios del trópico cálido predominan (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Se distribuye en los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, y Oaxaca (ver fig. 3). Una población —cercana al sitio de recolecta— se localiza al oeste de Jalisco, entre las cuencas de los ríos Ameca y Atenguillo (Sánchez-González, 2011). En Michoacán se distribuye en la Cuenca del Río Cutzamala y en Guerrero sus poblaciones aún pueden ser encontradas en las regiones centro y norte del estado (Sánchez y Ruíz, 1996, citados por: Sánchez-González, 2011).

Las poblaciones de *Zea mays* ssp. *mexicana* ocupan áreas más templadas y de mayor altitud (1 800 a 2 800 m.s.n.m.) donde predominan los climas propios del Eje Neovolcánico Transversal (ver fig. 4), tal como el clima tropical de altura (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y de la Mesa central de México, como los climas secos y semisecos (Rzedowski, 2006). La amplia distribución y aislamiento de *mexicana* ha originado razas, que de acuerdo con Sánchez-González (2011) corresponden a: (I) Nobogame (sur de Chihuahua), (II) Durango (región del Bajío), (III) Mesa Central (Guanajuato, Zacatecas y Jalisco) y (IV) Chalco —utilizada en esta investigación— restringida prácticamente a los municipios limítrofes del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl.

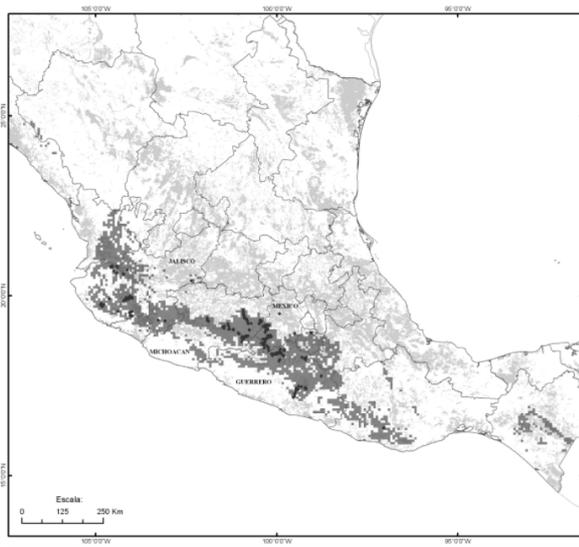


Figura 3: Distribución de *Zea mays ssp. parviglumis* (Sarukhán *et al.*, 2009).

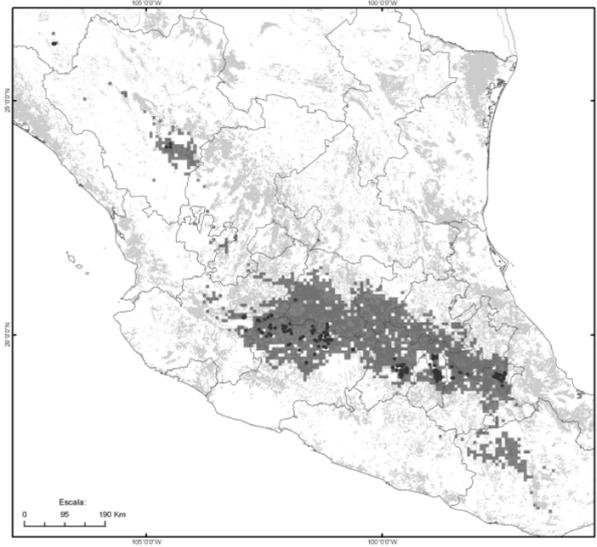


Figura 4: Distribución de *Zea mays ssp. mexicana* (Sarukhán *et al.*, 2009).

3.5. Hidrotropismo

Las plantas, tan análogas a los animales en relación a la irritabilidad de sus fibras y a los estimulantes que los excitan, difieren esencialmente de ellos en relación a su movilidad (Humboldt y Bonpland, 1805). Empero, al igual que cualquier animal, el movimiento de las plantas está condicionado por la necesidad de evitar el peligro (Darwin, 1880). *Mutatis mutandis*, la supervivencia en ambos reinos depende de su capacidad para obtener agua, nutrientes y evadir depredadores (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006). Sin embargo, el comportamiento exploratorio de las plantas nos indica que perciben su ambiente de manera tridimensional y, en consecuencia, utilizan mecanismos evaluadores más sofisticados que el de los animales más complejos (Mancuso y Viola, 2013).

En orden de suplir su aparente sesilidad, las plantas han desarrollado diversas estrategias, algunas de ellas han incluido por ejemplo los movimientos llamados tigmotaxis, de reacción rápida e independientes del estímulo, tal como el comportamiento de la *Mimosa pudica*. Asimismo, los movimientos trópicos, de respuesta lenta y dependientes del estímulo; positivos cuando se dirigen hacia el y negativos si lo repelen. Su acción, como lo indican Cassab y Sánchez-Guevara (2006), condiciona dirección y extensión del crecimiento para seguir gradientes ambientales, ya sean: objetos (tigmotropismo), químicos (quimiotropismo), gravedad (gravitropismo), luz (fototropismo) o agua (hidrotropismo).

El hidrotropismo, de la voz griega ὕδρω que significa agua y τροπή τροπέ que significa giro, consiste en el crecimiento direccionado del sistema radicular en relación al gradiente de humedad (Cassab *et al.*, 2013). Los estudios en esta materia son escasos debido a la compleja interacción entre tropismos, misma que ha impedido establecer sistemas experimentales que provean una apropiada interacción estímulo-respuesta (Eapen *et al.*, 2005). Por ejemplo, aún cuando las raíces generalmente tienen un fuerte gravitropismo positivo, muchas veces mayor al ejercido por un gradiente de humedad (v. gr. durante el desarrollo de la planta), estas pueden alterar su ángulo respecto al vector de la gravedad en cuanto perciben cambios en su microambiente, tal como la humedad o la heterogénea del suelo, que con frecuencia modifica la dirección de su crecimiento (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).

Dodert (1700) fue el primero en sugerir que las raíces crecían en función del contenido de agua en la tierra, Knight (1811) realizó experimentos al respecto y Sachs (1872) corroboró sus tesis al observar como las raíces crecían en dirección a la fuente de agua (Dodert 1700, Knight 1811 y Sachs 1872, citados por: Portenfield 2002). Darwin (1880) localizaría el sistema sensorial de las raíces, cuando postuló la existencia de “algo” en la cofia que le permitía desarrollar una curvatura (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006). Así, la hipótesis del cerebro raíz dicta que “el ápice es un centro de mando —cerebro— capaz de dirigir al organismo” (Mancuso y Viola, 2013). Hooker (1915) concluyó que el órgano sensible a la detección de humedad se encuentra en la cofia de la raíz y en menor grado en la zona de elongación (Takahashi, 1997). Sin embargo, no fue hasta que Jaffe (1985), utilizando la mutante de chícharo agravitrópica *Ageotropum*, demostró finalmente el hidrotropismo de las plantas (Portenfield, 2002).

Takahashi y Scott (1991) demostraron la interacción entre gravitropismo e hidrotropismo creando un sistema experimental, donde plántulas de maíz son hidroestimuladas con bloques de espuma en diferentes ángulos. Sus resultados muestran que el vector de gravedad venció al hídrico en plántulas colocadas a 30° y 45°, mientras que a 70° y 90° respondieron de manera positiva al gradiente hídrico. Es decir, el grado de interacción entre hidrotropismo y gravitropismo depende de la intensidad de uno o de ambos estímulos (Takahashi y Suge, 1991, citados por: Martínez, 2014). Además, demostraron la importancia de la humedad relativa en la respuesta hidrotrópica, creando diferentes gradientes de humedad con solución saturada a diferentes concentraciones; las plántulas de maíz no mostraron respuesta hidrotrópica en niveles altos de humedad relativa (94-98%), pero en porcentajes de humedad relativa inferior (86-90%) la respuesta fue notable (Takahashi y Scott, 1993, citados por: Martínez, 2014).

Aunque ciertos agentes han sido relacionados con el hidrotropismo, los mecanismos moleculares continúan siendo un misterio. Sin embargo, el incremento en la concentración de Ca^{2+} citoplasmático y pH en las células de la columela han sido postulados como transductores de las señales hidrotropicas (Cassab *et al.*, 2013). La Auxina es otro factor importante en el gravitropismo, pero no tanto en el hidrotropismo (Takahashi *et al.*, 2002, citado por: Cassab *et al.*, 2013). No obstante, el transporte lateral de auxinas reorienta la raíz en dirección al gradientes de humedad y a su vez provoca el crecimiento de la zona de elongación (Martínez, 2014), al igual que en el gravitropismo (Hangarter, 1997, citado por: Cassab *et al.*, 2013). Ya que un cambio en la orientación del ápice por los estatocitos resulta en la formación de una señal bioquímica, que se transmite al sitio del órgano, donde se desarrolla la curvatura (Cassab *et al.*, 2013).

La percepción de la gravedad ocurre en las células de la columela que contienen amiloplastos, responsables de su percepción. Cuando la gravedad es percibida, las células de la columela inician un señal asimétrica, produciendo un movimiento lateral de auxinas. Una respuesta gravitrópica débil, *verbigracia*, en raíces hidroestimuladas de *Arabidopsis thaliana* se debe en parte a la degradación simultánea de amiloplastos en sus estatocitos (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006). Así, la respuesta hidrotropica parece generar una señal que debilita la respuesta gravitrópica. En efecto, los estatocitos parecen haber adquirido durante su evolución diferentes tipos de receptores para percibir una gran variedad de estímulos e iniciar la respuesta trópica adecuada (Eapen *et al.*, 2005). Además, la respuesta hidrotropica ejerce un efecto más dramático que la tigmotropica, quizá por la importancia del agua en la supervivencia de las plantas (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).

Eapen *et al.* (2003) localizó una mutante con respuesta hidrotropica negativa, *nhr1* (*no hydro-tropic response*), asilada en plántulas de *Arabidopsis thaliana* (ver fig. 5). La ausencia de la respuesta hidrotropica en raíces de *nhr1* parece aumentar su respuesta gravitrópica positiva, pues *nhr1* contiene amiloplastos muy grandes en los estatocitos, los cuales podrían acelerar su percepción y respuesta a la gravedad. Además, las raíces de *nhr1* incrementan su crecimiento en presencia de ácido abscísico (ABA); hormona implicada en la respuesta a sequía y regulador del transporte de auxinas en la respuesta hidrotropica (ver fig. 6). Moriwaki y compañía (2012) han identificado el gen *MIZ1* (también regulado por ABA) como reforzador de la respuesta hidrotropica, mientras que *MIZ2* controla la arquitectura de la raíz al modular los niveles y las vías de señalización de las auxinas. Los autores, además, señalan a *MIZ1* como posible mediador de la respuesta hidrotropica, pues se ha conservado en los dos grandes grupos de plantas (monocotiledóneas y dicotiledóneas).

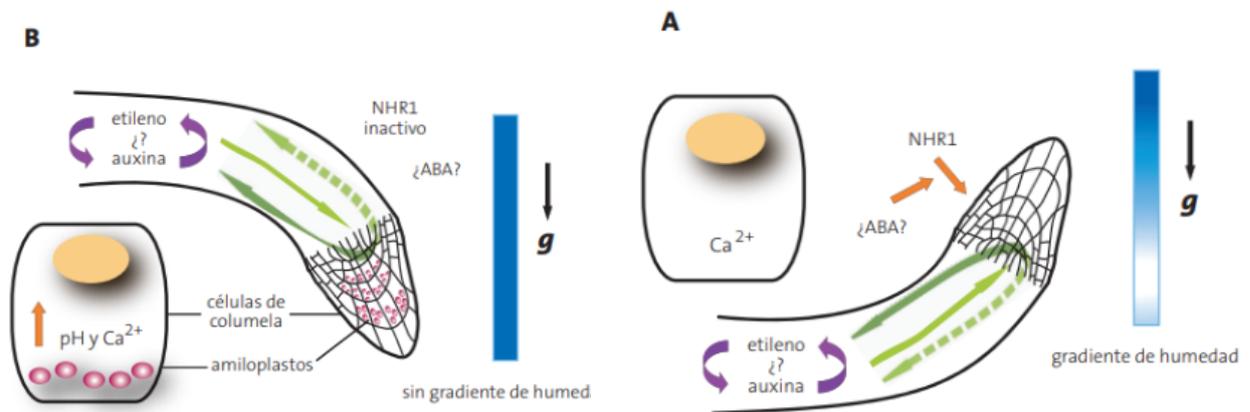


Figura 5: Respuesta gravitrópica (g) dirección de la gravedad (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).

Figura 6: Respuesta hidrotópica (g) dirección de la gravedad (Cassab y Sánchez-Guevara, 2006).

Martínez (2014), con las premisas de (1) considerar híbridos de maíz con respuesta hidrotópica robusta (fuerte) como tolerantes a condiciones de sequía en campos de cultivo y (2) que en estado adulto su sistema radicular detectaría y dirigiría su crecimiento en dirección del gradiente hídrico, sometió plantas de maíz híbrido tolerantes a sequía (DTMA) a tres condiciones de riego diferentes a campo abierto. Antes, fenotípico la respuesta hidrotópica de esos híbridos utilizando el sistema experimental adaptado por Eapen y colaboradores (2015) —utilizado en esta investigación — (ver fig. 7). Concluyendo que fenotipos con respuesta hidrotópica robusta (ángulos superiores a los 39°), contribuyen a la selección de plantas de maíz con mayor aptitud para tolerar la sequía.

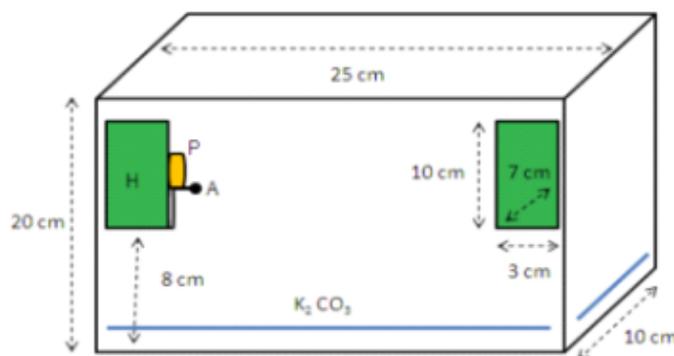


Figura 7: Sistema adaptado por Eapen *et al.* (2015). (H) oasis, (P) plántula, (A) alfiler (Martínez, 2014).

4. Materiales y métodos

4.1. Material vegetal

Las semillas de la subespecie *parviglumis* procedentes de la localidad San Lorenzo, municipio de Ejutla, Estado de Jalisco (1 071 m.s.n.m. 19° 57' 31.63" N; -103° 59' 3.09" W) y de la subespecie *mexicana*, provenientes de las localidades de San Pedro Nexapa, municipio de Amecameca de Juárez (2 822 m.s.n.m. 19° 4' 41.78" N; -98° 43' 1.59" W) y de Juchitepec, municipio de Juchitepec de Mariano Riva Palacio, Estado de México (2 522 m.s.n.m. 19° 4' 24.66" N; -98° 43' 2.98" W), fueron proporcionadas por el Instituto de Ecología de la UNAM y el Banco de Germoplasma del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT).

4.2. Germinación de semillas

Siguiendo el procedimiento establecido por Eapen *et al.* (2015) las semillas fueron: (1) enjuagadas con agua destilada esteril durante un min. (tres repeticiones); (2) desinfectadas durante 15 min. en solución de Hipoclorito de Sodio al 15 % (NaClO); marca *J.T. Baker*; (3) reposadas durante 15 min. en solución con fungicida marca *J.T. Baker*; (4) enjuagadas nuevamente con agua destilada estéril durante un min. (tres repeticiones); (5) colocadas en charolas metálicas estériles con papel humedecido con 200 ml de agua destilada (cubiertas con papel aluminio); y (6) orientadas a 45° al interior de un cuarto de crecimiento en condiciones de oscuridad (28°C). Al tercer día, aquellas plántulas cuya longitud radicular superara los dos cm de longitud fueron seleccionadas.

4.3. Sistema experimental

El numero total de semillas utilizadas fue de 209 de las cuales; 108 fueron de *mexicana* divididas en cuatro repeticiones (18 semillas en la primera; 17 semillas en la segunda; 42 semillas en la tercera; y 31 semillas en la cuarta) y 101 semillas de *parviglumis* divididas en tres repeticiones (58 semillas en la primera; 32 semillas en la segunda; y 11 semillas la tercera).

La determinación de la respuesta hidrotópica se realizó en el sistema adaptado por Eapen y colaboradores (2015), que consiste en una caja de acrílico transparente (25 x 20 x 10 cm.) con dos hidroestimulantes (bloques de espuma floral cubiertos con una pieza de papel estraza de 3 x 3 cm),

saturados con agua destilada estéril y suspendidos a seis centímetros de altura (ver fig. 7). Donde se anclan dos semillas con pequeños ganchos de plástico (uno sujeta la semilla y otro la cofia de la raíz) y se posicionan en el borde inferior del hidroestimulante.

En el fondo de la caja, 200 ml de solución de carbonato de potasio K_2CO_3 —solución higroscópica— funge como sustancia desecante o 400 ml de agua destilada como continuación del gradiente de humedad en el caso del grupo control. El sistema es colocado sobre una charola metálica con 700 ml de agua y en una cámara de crecimiento en oscuridad absoluta y a $28^\circ C$ (ver fig. 8).



Figura 8: Sistema experimental adaptado por Eapen *et al.* (2015). La figura muestra semillas de *Zea mays ssp. mexicana* de la localidad Amecameca en K_2CO_3 24 hrs. después de iniciado el experimento.

4.4. Solución higroscópica

La solución desecante o higroscópica consistió en carbonato de potasio (K_2CO_3) marca *Reasol* soluble en agua destilada a temperatura ambiente y saturada a 1.26 g mL^{-1} . La saturación se obtuvo disolviendo (en una parrilla de agitación) el carbonato de potasio en agua destilada, hasta que la solución alcanzara una densidad de 1.55 g cm^{-3} . Se utilizaron 200 ml de solución en cada sistema experimental. Al finalizar cada experimento, la solución fue reutilizada y para ello se agregaba más solución higroscópica o agua destilada hasta llegar a la densidad ya mencionada.

4.5. Procesamiento de imágenes

Las fotografías se tomaron con una cámara digital *Nikon* modelo D7000. Se fotografió el sistema experimental, es decir, la caja de acrílico con las semillas montadas en las esponjas, y cada una de las plántulas; la primer fotografía fue al momento de montar el experimento: a las cero horas, y la segunda 24 horas después. Las fotografías fueron tomadas dentro de la cámara de crecimiento. A partir de las imágenes obtenidas, usando el software *ImageJ*, se calculó el ángulo formado por la curvatura hidrotrópica desde la frontera del hidroestimulante hasta la cofia de la raíz (ver figuras 9 y 10). Así como la longitud alcanzada por la raíz desde la frontera del hidroestimulante hasta la cofia en esas 24 hrs.



Figura 9: Ángulo de *Zea mays ssp. mexicana* en H₂O. **Figura 10:** Angulo de *Zea mays ssp. mexicana* en K₂CO₃.

4.6. Análisis de resultados

La respuesta hidrotrópica se clasificó de acuerdo con lo establecido por Martínez (2014), donde una respuesta débil va de 10° a 39° y una fuerte de 40° a 90°. En el software R se realizó un análisis estadístico de tipo circular, de acuerdo con la metodología para análisis de distribuciones circulares establecida por Pewsey y colaboradores (2013). En este sentido, los análisis que se llevaron a cabo fueron: (1) la prueba descriptiva de media circular (en el caso de los ángulos) y media lineal (para la longitud radicular), (2) densidad de puntos estimada (*Kernel Density Estimates*), y (3) la prueba circular no paramétrica *Watson* para dos muestras simples (*Watson's Two sample test*).

5. Resultados

La media circular de los ángulos formados por *Z. mays ssp. mexicana* en el sistema experimental con H₂O fue de 14.622°, mientras que la media lineal de la longitud radicular alcanzada por sus raíces fue de 4.25 cm. La figura 11 indica: (1) la localización de los ángulos alcanzados (puntos oscuros) de cada organismo en la circunferencia disponible de 180°, (2) el diagrama de rosa (barras del centro) señala una marcada distribución de la respuesta hidrotrópica en los primeros 25° y (3) la densidad de puntos estimada (línea punteada), muestra la densidad del conjunto de ángulos hacia el intervalo de 0° a 25°.

La figura 12 ilustra el crecimiento alcanzado de las raíces primarias de la subespecie *mexicana* en un intervalo que se distribuye entre los 3–6 cm.

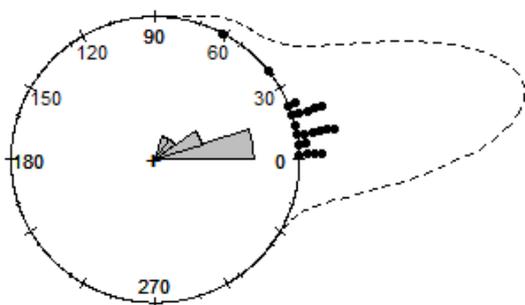


Figura 11: Respuesta hidrotrópica de *Zea mays ssp. mexicana* en H₂O.

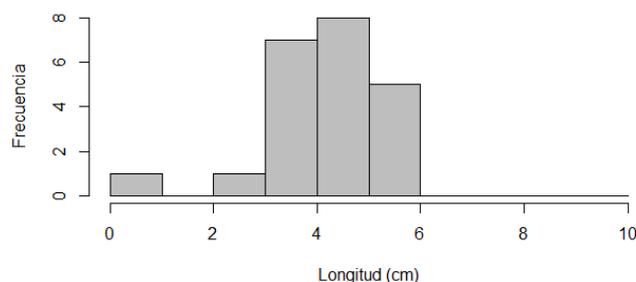


Figura 12: Crecimiento radicular de *Zea mays ssp. mexicana* en H₂O.

La media circular de los ángulos formados por *Z. mays ssp. mexicana* en el sistema experimental con K₂CO₃ fue de 35.229°, mientras que la media lineal de la longitud radicular alcanzada por sus raíces fue de 1.140 cm. La localización de los ángulos en la figura 13 muestra una amplia distribución de su respuesta hidrotrópica, sin embargo, el diagrama de rosa revela una mayor concentración en el intervalo de 30° a 40°, seguido del intervalo que abarca los primeros 30° y en menor medida los intervalos que van de 40° a 90°. Asimismo, la densidad estimada corrobora el diagrama de rosa y señala una mayor densidad de puntos en el intervalo de 30° a 50°, seguido por una densidad acumulada en los primeros 30°. Por otro lado, la figura 14 demarca un crecimiento de la radícula concentrado en los primeros 2 cm. La prueba *Watson* reveló en ambas subespecies diferencias estadísticamente significativas entre el grupo control y el grupo sometido a la acción del K₂CO₃ ($p=0.042$, $\alpha=0.05$).

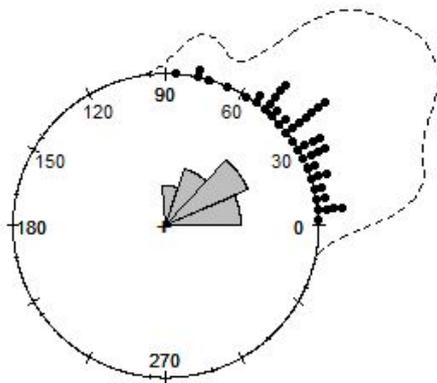


Figura 13: Respuesta hidrotrópica de *Zea mays* ssp. *mexicana* en K_2CO_3 .

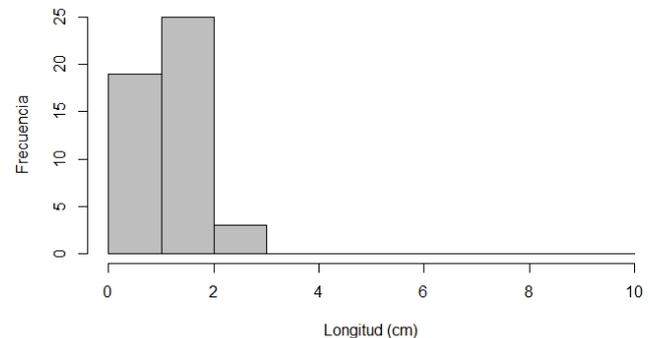


Figura 14: Crecimiento radicular de *Zea mays* ssp. *mexicana* en K_2CO_3 .

La media circular de los ángulos alcanzados por *Z. mays* ssp. *parviglumis* en el sistema experimental con H_2O fue de 12.108° . Asimismo, la media lineal de la longitud radicular alcanzada por sus raíces fue de 2.844 cm. La localización de los ángulos en la figura 15 muestra una distribución restringida de su respuesta hidrotrópica, misma que se ve corroborada por el diagrama de rosa y la densidad estimada al mostrar que en los primeros 25° se concentra la mayoría de los ángulos alcanzados. Por otra parte, la figura 16 señala un crecimiento de sus radículas en un intervalo que va de 1 a 6 cm. pero que se concentra por mucho entre 2 y 4 cm. de longitud. La prueba *Watson* no reveló diferencias estadísticamente significativas ($p=0.147$, $\alpha=0.05$), al contrastar la respuesta hidrotrópica entre subespecies en H_2O .

La media circular de los ángulos formados por *Z. mays* ssp. *parviglumis* en el sistema experimental con K_2CO_3 fue de 42.131° , mientras que la media lineal de la longitud radicular alcanzada por sus raíces fue de 0.907 cm. Al observar la posición de los ángulos en la figura 17, se aprecia una distribución desde los primeros grados hasta aquellos que alcanzaron una curvatura de 90° . Sin embargo, el diagrama de rosa denota una mayor concentración de ángulos en el intervalo que va de 30° a 45° , seguido de otra en los primeros 30° y en menor proporción aquellos que alcanzaron más 45° . La densidad estimada indica que la respuesta hidrotrópica se concentró en dos grupos: (1) que va de 15° a 40° y (2) otro que va de 60° a 80° . Por último, la figura 18 señala un crecimiento de la raíz restringido a 2 cm. La prueba *Watson* no reveló diferencias estadísticamente significativas ($p=0.147$, $\alpha=0.05$), al contrastar la respuesta hidrotrópica entre subespecies en K_2CO_3 .

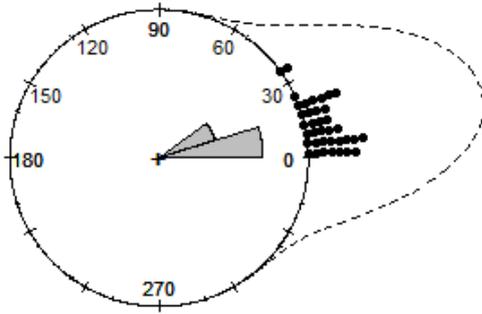


Figura 15: Respuesta hidrotropica de *Zea mays* ssp. *parviglumis* en H₂O.

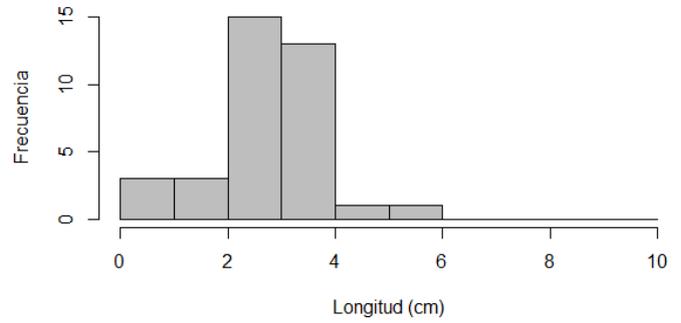


Figura 16: Crecimiento radicular de *Zea mays* ssp. *parviglumis* en H₂O.

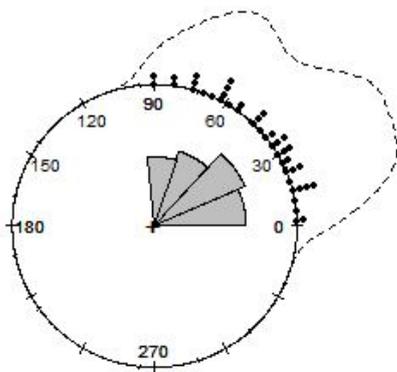


Figura 17: Respuesta hidrotropica de *Zea mays* ssp. *parviglumis* en K₂CO₃.

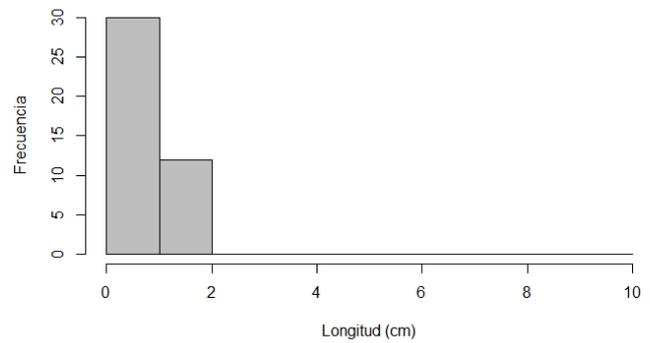


Figura 18: Crecimiento radicular de *Zea mays* ssp. *parviglumis* en K₂CO₃.

6. Discusión

Aritoteles (*Scala naturae*), Descartes (*Discours de la methode*) y Buffon (*Histoire naturelle*) consideraron inferior al *Reino Plantae*; nada más falso. Estos prodigiosos —inteligentes— organismos han desarrollado infinidad de adaptaciones, superiores en muchos casos a cualquier invento del hombre, en orden de suplir su aparente “sesilidad”. El hidrotropismo, *verbigracia*, revela un aspecto más del complejo y sofisticado comportamiento exploratorio de las plantas, que así como los animales o cualquier otro ser vivo, *mutatis mutandi*, utilizan en su imperiosa necesidad de buscar alimento y evadir el peligro: sobrevivir. Así lo demuestra la conducta observada en las subespecies *Zea mays* ssp. *mexicana* y *Zea mays* ssp. *parviglumis* que: (1) detectaron donde, cómo y qué hay en su microambiente (vía activación de procesos físico-químicos, desde luego); (2) iniciaron en consecuencia uno o varios procesos fisiológicos (llámese respuesta hidrotrópica, gravitrópica o incluso tigmotrópica); y (3) mantuvieron el gasto energético para continuar con la decisión que han tomado o modificarla cuantas veces fuera necesario.

Al observar la respuesta morfológica de las subespecies *mexicana* y *parviglumis* puede comprobarse lo anterior. El crecimiento de la raíz primaria del grupo control (ver fig. 12 y 16) en ambas subespecies, superó el crecimiento radicular del grupo sometido a K_2CO_3 (ver fig.14 y 18). ¿Por qué? De acuerdo con Hooker (1915), el sitio sensible a la detección de la humedad se encuentra, desde luego, en la cofia de la raíz y en menor grado en la zona de elongación. ¿Para qué invertir en el crecimiento de la zona de elongación cuando la planta ha detectado la solución desecante? En este sentido, a pesar de desempeñar un papel secundario en la respuesta hidrotrópica, de acuerdo con Cassab y Sánchez-Guevara (2006), el transporte lateral de auxina (hormona implicada en la regulación del crecimiento de las plantas) que reorienta la raíz en dirección al gradiente de humedad, también provoca el crecimiento de la zona de elongación, así como el ácido abscísico (ABA) que regula el transporte de auxinas en la respuesta hidrotrópica. Sin embargo, su intervención durante la respuesta hidrotrópica continua sin conocerse (ver fig. 10). En otras palabras, la respuesta hidrotrópica podría inhibir la acción de auxina en la zona de elongación, ocasionando una interrupción en su crecimiento.

La respuesta hidrotrópica, por otro lado, cambió de manera notable entre las subespecies ante condiciones donde la humedad relativa se mantuvo homogénea, gracias a la disponibilidad de H_2O (grupo control), y donde como única fuente de agua estaba el hidroestimulante, debido a la generación de un gradiente de humedad con K_2CO_3 . El grupo control de la subespecie *mexicana* con una

media circular de 14.622° (ver fig. 11), al igual que la subespecie *parviglumis* cuya media circular fue 12.844° (ver fig. 15), mostraron una respuesta hidrotópica débil, restringiendo el alcance de sus ángulos a los primeros 30° . Si el gradiente de humedad relativa permanece en altos niveles (94-98 %) como ya lo demostró Takahashi (1997), no hay obstáculos a vencer (tigmotropismo) y la gravedad no representa un problema (gravitropismo), entonces, naturalmente las raíces tenderán a dirigir su crecimiento hacia la fuente de agua. Esto es lo que Dodert (1700), Knight (1811), Hooker (1915) y Cassab *et al.* (2013), nótese el cambio de siglo entre cada investigación, han determinado como respuesta hidrotópica. En virtud de ello, las subespecies no optaron por modificar su crecimiento y dirección, la prueba *watson* ($p=0.147$, $\alpha=0.05$) así lo corrobora.

Las subespecies *mexicana* (ver fig. 13) y *parviglumis* (ver fig. 17), por otro lado, sometidas a la acción del gradiente generado por el K_2CO_3 , mostraron una respuesta hidrotópica más amplia y variada, pues sus ángulos se distribuyeron desde los primeros grados (débiles), hasta organismos con respuestas hidrotópicas que sobrepasaron los 40° (fuertes), y en algunos casos alcanzaron los 90° de inclinación. La densidad estimada (ver fig. 13 y 17) así lo corrobora. Sin embargo, el diagrama de rosa nos indica que, respectivamente, el mayor número de ángulos osciló entre 30° y 45° . Si consideramos los criterios de Martínez (2014), la respuesta hidrotópica de *mexicana* (media circular: 35.229°) clasifica como débil y la de *parviglumis* (media circular: 42.131°) se considera fuerte. Sin embargo, la prueba *watson* ($p=0.147$, $\alpha=0.05$) no revela diferencias estadísticamente significativas entre la media circular de las subespecies. ¿A que se debe esto? Ambos son organismos silvestres (hierbas) con la capacidad de sortear los peligros de su entorno y, como lo menciona Reeves (1950), parecen superar al maíz domesticado en cuestiones de tolerancia al calor y la sequía. Es decir, las subespecies poseen una respuesta hidrotópica similar, porque podrían responder de forma semejante a la sequía o, probablemente, su demanda hídrica sea afín (cuestión discutida más adelante), importando poco la diferencia de condiciones ambientales en las que habitan.

En este sentido sus respectivos ambientes no han producido cambios en su conducta hidrotópica. De acuerdo con Rzedowski (2006), el bosque mixto latifoliado de *Pinus ssp.* y *Quercus ssp.* predomina en la región de *mexicana*, mientras el bosque tropical caducifolio de *Bursera ssp.* y *Ceiba ssp.* se desarrolla de manera amplia en la región donde fueron colectadas las semillas de *parviglumis*. Asimismo, aunque las semillas de ambas subespecies proceden del Eje Neovolcánico Transversal, existe una diferencia altitudinal de 1 751 m.s.n.m. entre *mexicana* (2 822 m.s.n.m.) y *parviglumis* (1 071 m.s.n.m.). Ya el simple contraste entre el bosque mixto y el tropical hace pensar que los organismos que ahí habitan deben presentar diferencias *in re*. Entonces, ¿por qué no existen

diferencias? Los atributos que las diferencian residen en hacer frente a otras circunstancias y no exclusivamente a buscar fuentes de agua ya que, como lo señala Sánchez–González (2011), el teocintle de la Cuenca de México (*mexicana*) parece tener mayores aptitudes para tolerar inundaciones y excedentes de humedad, que el resto de variedades con las que guarda relación filogenética (v. gr. *parviglumis*).

Mientras que *mexicana* y *parviglumis* muestran una respuesta hidrotópica similar, el maíz domesticado (*Zea mays ssp. mays*) responde de manera distinta al gradiente de humedad. Así lo indica Martínez (2014) quien, después de fenotipificar numerosas líneas de maíz tolerantes a sequía, concluyó que estas poseen una respuesta fuerte y toleran mejor la sequía que aquellas con respuesta débil. ¿Por qué esta diferencia? Como ya se mencionó, las subespecies conocidas como teocintle son organismos adaptados a la difícil vida de las plantas silvestres, en cambio, el maíz moderno ha pasado por un largo proceso de domesticación que, de acuerdo con Doebley *et al.* (2006) y Kato *et al.* (2009), como resultado ha alcanzado una dependencia absoluta del hombre para sobrevivir y reproducirse. Desde esta perspectiva, el maíz requiere una mayor cantidad de agua que el teocintle para llevar a cabo su ciclo de vida. Simplemente observemos la gran diferencia entre el raquis pequeño con pocos granos del teocintle, y el masivo con muchos granos del maíz domesticado. La demanda hídrica entre teocintle y maíz debe ser completamente distinta. Además, como lo demuestran Manschadi y colaboradores (2013), la arquitectura y en específico el ángulo de las raíces, están relacionadas con la adquisición de los recursos del suelo. ¿Por qué, entonces, el teocintle, además de tolerar condiciones de sequía y sobrevivir sin intervención humana, tendría que canalizar su gasto energético para modificar su arquitectura radicular hacia la búsqueda de fuentes de agua?

Aquí resulta importante plantearse la siguiente pregunta o quizá hasta anatema en el estudio del hidrotropismo: ¿la demanda hídrica de la planta determina su respuesta hidrotópica en mayor grado que su resistencia (tolerancia) a la sequía? Es decir, más que una aptitud especial para resistir condiciones adversas como la sequía; entre mayor sea la imperiosa necesidad de agua para satisfacer sus funciones, mayor será la respuesta hidrotópica que estos organismos presenten. Sino ¿por qué el teocintle que parece tolerar mejor la sequía (aún no hay estudios al respecto) que el maíz tiene una respuesta hidrotópica más débil? En este contexto surge una reflexión mayor y otra interrogante: si aceptamos que la domesticación, es en realidad, un complejo proceso de coevolución: *hombre-planta, planta-hombre*, en el cual ambos actores han resultado infinitamente beneficiados y, como Kato y colaboradores (2009), aceptamos que las poblaciones de teocintle necesariamente han tenido que cambiar de manera gradual, *natura non facit saltus*, desde el inicio del proceso de

domesticación hace 10 000 mil años: ¿la respuesta hidrotópica del teocintle que ahora analizamos es la misma desde que inicio el proceso de domesticación o los cambios en el ambiente y las practicas agrícolas de cada región la han modificado?

7. Conclusiones

1. El gradiente de humedad que se genera a partir del carbonato de potasio (K_2CO_3) en el sistema experimental inhibe el crecimiento de la zona de elongación. Así lo demuestra la longitud alcanzada por las raíces que fueron sometidas a dicho tratamiento; *parviglumis* (media lineal 0.9 cm) y *mexicana* (media lineal 1.4 cm). Lo que parece corroborar las hipótesis ya descritas sobre la corelación entre la activación de la respuesta hidrotópica y los diferentes mecanismos fisiológicos en la raíz de la plántula, llámese trasporte lateral de auxinas o trasporte de auxinas vía ácido abscísico.
2. En el grupo control (H_2O) *parviglumis* (media circular 12.844°) y *mexicana* (media circular 14.622°) no muestran diferencias estadísticamente significativas ($p=0.147$, $\alpha=0.05$) y ambas dirigieron su crecimiento en dirección a la fuente de agua más abundante. Esto es lo que se conoce como respuesta hidrotópica y así lo demuestra el crecimiento alcanzado por sus raíces; *parviglumis* (media lineal 2.8 cm) y *mexicana* (media lineal 4.2 cm). Sin embargo, la prueba de *Watson* ($p=0.042$, $\alpha=0.05$) si reveló diferencias estadísticamente significativas entre el grupo control y el grupo con K_2CO_3 , corroborando que el vector hídrico vence al de gravedad cuando las condiciones de humedad cambian en el microambiente de la raíz.
3. La respuesta hidrotópica de la subespecie *mexicana* (media circular 35.229°) se clasifica como débil y la de *parviglumis* (media circular 42.131°) como fuerte de acuerdo con los criterios de Martínez (2014). Sin embargo, la prueba *Watson* ($p=0.147$, $\alpha=0.05$) no revela diferencias estadísticamente significativas. En este sentido, las condiciones ambientales donde las poblaciones de *parviglumis* y *mexicana* llevan a cabo su ciclo de vida (bosque mixto latifoliado y bosque tropical caducifolio) no influyen en su respuesta hidrotópica, debido muy probablemente a que mantienen demandas hídricas afines.

Referencias

- Álvarez-Buylla, R. y Piñeyro, A. (2013). *El maíz en peligro ante los transgénicos: Un análisis integral sobre el caso de México*. Colección debate y reflexión. Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades: Unión de Científicos Comprometidos con la Sociedad. UNAM.
- Beadle, G. (1972). The mystery of maize. *Field Museum of Natural History*, 43:9–11.
- Benz, B. F. (2001). Archeological evidence of teosinte domestication from *Guila Naquitz*, Oaxaca. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(4):2104–2106.
- Candolle, A. P. (1883). *Origine des plantes cultivées*. Germer Baillié.
- Carter, G. F. (1945). *Plant geography and culture history in the American Southwest*. Viking Fund Publications in Anthropology.
- Cassab, G., Eapen, D., y Campos, M. E. (2013). Root hydrotropism: an update. *American Journal of Botany*, 100(1):14–24.
- Cassab, G. y Sánchez-Guevara, Y. (2006). *Fisiología Vegetal*, capítulo XVII Diferenciación y Crecimiento Diferencial: La Capacidad Motriz de Las Plantas, pp. 645–692. Ediciones Universidad de La Serena.
- Darwin, C. (1880). *The power of movement in plants*. London: John Murray.
- Doebley, J. F. (1989). *Isozymes in Plant Biology*, capítulo VIII Isozymic evidence and the evolution of crop plants, pp. 165–191. Springer, Dordrecht.
- Doebley, J. F., Gaut, B., y Smith, B. D. (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127(29):1309–1321.
- Doebley, J. F. e Iltis, H. H. (1980). Taxonomy of *Zea* (*Gramineae*) a subgeneric classification with key to taxa. *American Journal of Botany*, 67(6):982–993.
- Doebley, J. F., Stec, A., Wendel, J., y Edwards, M. (1990). Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F₂ population: Implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87:9888–9892.

- Eapen, D., Barroso, M. L., Campos, M. E., Ponce, G., Corkidi, G., Dubrovsky, J. G., y Cassab, G. (2003). A no hydrotropic response root mutant that responds positively to gravitropism in arabidopsis. *Plant Physiology*, 131(2):536–546.
- Eapen, D., Barroso, M. L., Ponce, G., Campos, M. E., y Cassab, G. (2005). Hydrotropism: root growth responses to water. *TRENDS in Plant Science*, 10(1):44–50.
- Eapen, D., Martínez, J. J., y Cassab, G. (2015). *Plant Gravitropism: Methods and Protocols*, capítulo Assays for Root Hydrotropism and Response to Water Stress, pp. 133–142. Springer Protocols. Humana Press.
- FAO (2014). *El estado de la inseguridad alimentaria en el mundo 2014: Fortalecimiento de un entorno favorable para la seguridad alimentaria y la nutrición*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO).
- Feldman, L. (1994). *The Maize Handbook*, capítulo IV The Maize Root, pp. 265–279. Springer Lab Manuals.
- Flint-García, S., Thuillet, A. C., Yu, J. M., Pressoir, G., Romero, S. M., y Mitchell, S. E. (2005). Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant Journal*, 44(20):1054–1064.
- Hammer, K. (1984). Das domestikations syndrom. *Kulturpflanze*, 32(1):11–34.
- Hooker, H. (1915). Hydrotropism in roots of *Lupinus albus*. *Annals of Botany*, 29(114):265–283.
- Humboldt, A. y Bonpland, A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes, accompagnée d un tableau physique des régions équinoxiales*. Chez Levrault, Schoell et compagnie.
- Kato, Y., Mapes, S., Mera, O., Serratos, H., y Bye, B. (2009). *Origen y diversificación del maíz: una revisión analítica*. Universidad Nacional Autónoma de México UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO.
- LAMP (1991). *Proyecto Latino Americano de maíz*. ARS-USDA, CIMMYT, Pioneer Hi-Bred International Inc. Universidad Agraria La Molina. Perú.
- Linné, C. (1753). *Species Plantarum*. *Impensis laurentii salvii*.

- Mancuso, S. y Viola, A. (2013). *Sensibilidad e inteligencia en el mundo vegetal*. Galaxia Guttenberg.
- Mangelsdorf, P. C. y Lister, R. H. (1956). Archaeological evidence on the evolution of maize in northwestern Mexico. *Botanical Museum leaflets, Harvard University*, 17(1):151–178.
- Manschadi, A., Manske, G., y Vlek, P. (2013). *Plant Roots: The Hidden Half*, capítulo XXII Root Architecture and Resource Acquisition – Wheat as a Model Plant, pp. 221–228. CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Martínez, J. J. (2014). *Análisis de la respuesta hidrotropica en raíces de híbridos de maíz (Zea mays) y su tolerancia a la sequía*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, UAEM.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M., Sánchez, J. G., Buckler, E., y Doebley, J. F. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99:6080–6084.
- Mondragon-Pichardo, J. y Vibrans, H. (2005). Ethnobotany of the balsas teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Maydica*, 50(2):123–128.
- Moriwaki, T., Miyazawa, Y., Fujii, N., y Takahashi, H. (2012). Light and abscisic acid signaling are integrated by miz1 gene expression and regulate hydrotropic response in roots of Arabidopsis thaliana. *Plant, Cell and Environment*, 35:1359–1368.
- Ortega-Paczka, R. A., Sánchez, G. J., Castillo, G. F., y Hernández, M. C. (1991). *Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México*, capítulo III Estado actual de los estudios sobre maíces nativos de México, pp. 161–185. Soc. Mex. de Fitogenética, A. C., Chapingo, México.
- Ortiz-García, S. y Otero-Arnaiz, A. (2007). México como el centro de origen del maíz y elementos sobre la distribución de parientes silvestres y variedades o razas de maíz en el norte de México. *Revista de Geografía Agrícola*, 1(38):141–152.
- Pewsey, A., Neuhauser, M., y G.D., R. (2013). *Circular Statistics in R*. Oxford University Press.
- Piperno, D. R. y Flannery, K. V. (2001). The earliest archaeological maize (*Zea mays*) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(4):2101–2103.

- Piperno, D. R. y Pearsall, D. M. (1998). *The Origins of Agriculture in the Lowland Neotropics*. Academic Press.
- Poethig, R. S. (1982). *Maize for Biological Research*, capítulo II Maize: The plant and its parts, pp. 154–179. Grand Forks, ND: University Press.
- Portenfield, M. (2002). *Plant Roots: The Hidden Half*, capítulo XXIX Environmental sensing and directional growth of plant roots, pp. 705–515. The Hebrew University of Jerusalem, 3ra edición.
- Randolph, L. (1976). Contributions of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: a synthesis of divergent hypotheses. *Society for Economic Botany*, 30:321–34.
- Reeves, R. (1950). The use of teosinte in the improvement of corn inbreds. *Agronomy Journal*, 42:248–251.
- Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2da edición.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 1ra edición.
- Sánchez-González, J. (2011). Diversidad del maíz y teocintle. informe preparado para el proyecto global: Recopilación, generación, actualización y análisis de información acerca de la diversidad genética de maíces y sus parientes silvestres en México. <http://www.biodiversidad.gob.mx/genes/pdf/proyecto/Anexo9Analisis/JesusSanchez2011.pdf>.
- Sánchez-González, J., Goodman, M. M., y Stuber, C. W. (2000). Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of México. *Economic Botany*, 54(1):43–59.
- Sánchez-González, J. y Ordaz, S. (1987). *Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Gene-pools: El teocintle en México. Distribución y situación actual de las poblaciones*. IBPGR, 1ra edición.
- Sarukhán, J., Koleff, P., y Carabias, J. (2009). *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

- Scossa, F., Brotman, Y., Abreu, F., Willmitzer, L., Nikoloski, Z., Tohge, T., y Fernie, A. R. (2015). Genomics-based strategies for the use of natural variation in the improvement of crop. *Plant Science*, 242(33):47–64.
- Singh, V., Oosterom, J., y Hammer, G. (2010). Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. *Plant and Soil*, 333(1):287–299.
- Takács-Sánta, A. (2004). The major transitions in the history of human transformation of the biosphere. *Human Ecology Review*, 1(1):51–66.
- Takahashi, H. (1997). Hydrotropism: the current state of our knowledge. *The Journal of Plant Research*, 110(1098):163–9.
- Takahashi, H. y Scott, T. K. (1991). Hydrotropism and its interaction with gravitropism in maize roots. *Plant Physiology*, 96:558–64.
- Vavilov, N. (1926). Studies on the origin of cultivated plants. *Bulletin of Applied Botany and Plant Breeding*, 14:1–245.
- Vavilov, N. I. (1935). *The Phytogeographical Basis for Plant Breeding*, capítulo I Theoretical Basis for Plant Breeding: Origin and Geography of Cultivated Plants., pp. 316–366. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Vigoroux, Y., Glaubitz, J. C., Matsuoka, Y., Goodman, M. M., Sanchez, G. J., y Doebley, J. F. (2008). Population structure and genetic diversity of new world maize landraces assessed by dna microsatellites. *American Journal of Botany*, 95:1240–1253.
- Wellhausen, E. J., Roberts, E., Hernández, X., y Mangelsdorf, P. C. (1951). *Razas de maíz en México. Su origen, características y distribución*. Fundacion Rockefeller.
- Wilkes, H. (1967). *Teosinte: The closest relative of maize*. The Bussey Institution of Harvard University.
- Wilkes, H. (1977). Hybridization of maize and teosinte, in mexico and guatemala and the improvement of maize. *Economic Botany*, 31(3):254–293.
- Wright, S., Vroh, I., Schroeder, S. G., Yamasaki, M., Doebley, J. F., y McMullen, M. D. (2005). The effects of artificial selection on the maize genome. *Science*, 308(1):310–1314.