



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ
FACULTAD DE AGRONOMÍA Y VETERINARIA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS DE POSGRADO



**CAMBIO CLIMÁTICO POR CALOR INDUCIDO EN UN SISTEMA MILPA DE
MAÍZ, FRIJOL Y CALABAZA SOBRE MORFOLOGÍA, CRECIMIENTO Y
DESARROLLO, RENDIMIENTO Y FOTOSÍNTESIS**

Por:

I.A. Mariana Morón Hernández

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de
Maestra en Ciencias Agropecuarias



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SAN LUIS POTOSÍ
FACULTAD DE AGRONOMÍA Y VETERINARIA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS DE POSGRADO



**CAMBIO CLIMÁTICO POR CALOR INDUCIDO EN UN SISTEMA MILPA DE
MAÍZ, FRIJOL Y CALABAZA SOBRE MORFOLOGÍA, CRECIMIENTO Y
DESARROLLO, RENDIMIENTO Y FOTOSÍNTESIS**

Por:

I.A. Mariana Morón Hernández

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de
Maestra en Ciencias Agropecuarias

COMITÉ DE TESIS:

Director: Dr. Hugo Magdaleno Ramírez Tobías

Asesor: Dr. Ángel Natanael Rojas Velázquez

Asesora externa: Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia

El trabajo de tesis titulado **“Cambio climático por calor inducido en un sistema milpa de maíz, frijol y calabaza sobre morfología, crecimiento y desarrollo, rendimiento y fotosíntesis”** fue realizado por la I.A. **Mariana Morón Hernández** como requisito parcial para obtener el grado de “Maestra en Ciencias Agropecuarias” y fue revisado y aprobado por el suscrito Comité de Tesis:

Dr. Hugo Magdaleno Ramírez Tobías
Director

Dr. Ángel Natanael Rojas Velázquez
Asesor

Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia
Asesora externa

Ejido Palma de la Cruz, Municipio de Soledad de Graciano Sánchez, S. L. P. a los 29 días del mes de septiembre de 2023

LICENCIA

CAMBIO CLIMÁTICO POR CALOR INDUCIDO EN UN SISTEMA MILPA DE MAÍZ, FRIJOL Y CALABAZA SOBRE MORFOLOGÍA, CRECIMIENTO Y DESARROLLO, RENDIMIENTO Y FOTOSÍNTESIS © 2023 de Mariana Morón Hernández tiene licencia de [Atribución-No Comercial-CompartirIgual 4.0 Internacional](#)

DEDICATORIA

A la esperanza por un mejor futuro, a lucha contra el cambio climático.

Que en solidaridad podamos afrontar los retos venideros.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de San Luis Potosí y a la Facultad de Agronomía y Veterinaria, por haberme dado esta gran oportunidad.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (Conahcyt) por el apoyo económico a lo largo de este posgrado (CVU: 1143624)

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (Conahcyt) por el apoyo a los proyectos “Fortalecimiento del sistema Jardín Botánico de la UASLP para la conservación y visualización del conocimiento Etnobiológico” que aportaron recursos para esta de tesis investigación de maestría en ciencias.

Gracias por todo todo a mis papás Felipe y Judith

A mi hermana por el apoyo a pesar de la distancia

A Sebastián, gracias por estar, sin ti no hubiera sido lo mismo

Al Dr. Hugo Magdaleno por la confianza, por guiarme y compartirme sus conocimientos

A la Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia por sus valiosísimos aportes a la tesis

Al Dr. Ángel Natanael Rojas Velázquez por sus consejos y asesoría

Al Dr. Idrissa por todo su apoyo y amistad

A mis amistades del Jardín Etnobiológico y de la maestría: Sergio, Joe, Angie, Eli, Mary, Víctor, Gaby, Karen y Maritza por todos los bellos momentos que pasamos juntas y por echarme la mano cuando lo necesite

A mi perrita chihuahuena Ponchita por acompañarme en los desvelos haciendo la tesis

CONTENIDO

	Página
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
CONTENIDO.....	vi
ÍNDICE DE CUADROS.....	viii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	x
RESUMEN GENERAL.....	xii
GENERAL SUMMARY.....	xiv
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO I. Alteraciones en el Crecimiento y Desarrollo de Maíz, Frijol y Calabaza en Sistemas Milpa por Efecto del Calentamiento Inducido Asociados con el Cambio Climático.....	3
RESUMEN.....	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUCCIÓN.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
Establecimiento de experimento y registro de variables ambientales.....	7
Evaluación de variables de crecimiento, desarrollo y fenología.....	11
Análisis estadístico.....	14
RESULTADOS.....	15
Variables ambientales.....	13
Variables de crecimiento, desarrollo y fenológicas.....	18
Efecto del calentamiento inducido en el crecimiento y desarrollo de plantas de la milpa.....	18
DISCUSIÓN.....	23
Condiciones microambientales.....	23
Variables de crecimiento y desarrollo.....	24
CONCLUSIONES.....	26
LITERATURA CITADA.....	27
Capítulo II. Alteraciones en el Rendimiento el Maíz, Frijol y Calabaza en Sistemas Milpa por Efecto del Calentamiento Inducido	37
RESUMEN.....	37
ABSTRACT.....	38
INTRODUCCIÓN.....	39
MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
Establecimiento de experimento.....	40
Diseño experimental.....	41
Microambiente.....	41
Evaluaciones del rendimiento y sus componentes.....	42

Análisis estadístico.....	43
RESULTADOS.....	44
Efecto del CI en el rendimiento y sus componentes en la milpa.....	44
DISCUSIÓN.....	48
CONCLUSIONES.....	51
LITERATURA CITADA.....	52
Capítulo III Efecto del Calentamiento Inducido en la Fluorescencia de la Clorofila e Intercambio de Gases en un Sistema Milpa de Maíz, Frijol y Calabaza.....	56
RESUMEN.....	56
ABSTRACT.....	57
INTRODUCCIÓN.....	59
MATERIALES Y MÉTODOS.....	64
Establecimiento de experimento.....	64
Evaluaciones de fluorescencia de la clorofila e intercambio de gases.....	64
Parámetros de intercambio de gases.....	66
Microambiente.....	67
Análisis estadístico.....	68
RESULTADOS.....	69
Efecto del CI en los parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas en etapa vegetativa durante 45 días después de la siembra de la milpa.....	69
Efecto del CI en los parámetros de intercambio de gases de plantas en etapa vegetativa, 45 días después de la siembra en milpa.....	75
Efecto del CI en los parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra en milpa.....	79
Efecto del calentamiento inducido en los parámetros de intercambio de gases de plantas, en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra en milpa.....	85
DISCUSIÓN.....	89
CONCLUSIONES.....	93
LITERATURA CITADA.....	94
DISCUSIÓN GENERAL.....	102
CONCLUSIONES GENERALES.....	109
LITERATURA CITADA.....	111

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1.1 Variables de crecimiento, desarrollo y fenológicas evaluadas para determinar el efecto del calor pasivo inducido en el sistema milpa de tres climas de San Luis Potosí. México.....	11
1.2 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de crecimiento y desarrollo en plantas de la milpa en la etapa reproductiva. T: Tratamiento; G: Genotipo. Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). $n=10$	21
2.1 Condiciones microclimáticas, a 15 cm del suelo (P1) y a 150 cm del suelo (P2) en las parcelas testigo y dentro de cámaras OTC, con incremento de la temperatura ambiente (calor inducido, CI) durante el desarrollo de maíz, frijol y calabaza en sistema milpa.....	42
2.2 Rendimiento y sus componentes $\pm$ E.E. de maíz con y sin calor inducido (CI). T: Tratamiento; G: Genotipo; DMS: Diferencia Mínima Significativa; ns: no significativo. Los valores seguidos con letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$) en las líneas.....	47
3.1 Condiciones microclimáticas, a 15 cm del suelo (P1) y a 150 cm del suelo (P2) en las parcelas testigo y dentro de cámaras OTC durante el desarrollo de maíz, frijol y calabaza en sistema milpa.....	68
3.2 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas de milpa en desarrollo, 45 días después de la siembra. ETR: tasa de transporte de electrones; Fv/Fm: eficiencia máxima del fotosistema II; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; Qn: disipación no fotoquímica; Qp: disipación fotoquímica; NPQ: disipación alternativa no fotoquímica. Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). $n=10$ en maíz, $n=8$ en frijol y calabaza	73
3.3 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de intercambio de gases en plantas de milpa en etapa vegetativa, 45 días después de la siembra. A: Tasa fotosintética de asimilación de CO ₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Gs: Conductancia estomática mol (H ₂ O $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); E: Tasa de transpiración (mmol H ₂ O $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); EUAi: Eficiencia intrínseca del uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). $n = 10$ en maíz, $n = 8$ en frijol y calabaza.....	77

- 3.4 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de la fluorescencia de la clorofila, en las plantas de la milpa en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. ETR: tasa de transporte de electrones; Fv/Fm: eficiencia máxima del fotosistema II; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; Qn: disipación no fotoquímica; Qp: disipación fotoquímica; NPQ: disipación alternativa no fotoquímica. T: tratamiento; G: genotipo; Valores seguidos de las letras a, b y c indican diferencias significativas dentro de cultivo según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 maíz, n = 8 frijol y calabaza..... 82
- 3.5 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de intercambio de gases en las plantas de milpa en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. A: Tasa fotosintética de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Gs: Conductancia estomática mol (H₂O m⁻² s⁻¹); E: Tasa de transpiración (mmol H₂O m⁻²s⁻¹); EUAi: Eficiencia intrínseca del uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Valores seguidos de letras diferentes indican diferencias significativas en cda variable por cultivos según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz y n = 8 en frijol y calabaza..... 87

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1.1 Dimensiones y detalles estructurales de las cámaras de techo abierto utilizadas para aumentar la temperatura ambiente con calor pasivo inducido. (a) vista aérea general, (b) perímetro de la base, (c) vista frontal, (d) vista aérea del techo.....	8
1.2 Estructuras OTC utilizadas para simular calor inducido (CI) en campo y área para el cultivo de los testigos.....	9
1.3 Humedad relativa en ambiente con calentamiento inducido y testigo a 15 cm del suelo (P1) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de humedad relativa máxima del aire (HR Max), media (HR Med) y mínima (HR Min).....	15
1.4 Humedad relativa en tratamientos con calentamiento inducido y testigo a 150 cm del suelo (P2) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de humedad relativa del aire máxima (HR Max), media (HR Med) y mínima (HR Min).....	16
1.5 Temperatura del aire en tratamientos con calentamiento inducido (CI) y testigo a 15 cm del suelo (P1) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de temperatura máxima (T ^a Max), temperatura media (T ^a Med) y temperatura mínima (T ^a Min).....	16
1.6 Temperatura del aire con calentamiento inducido (CI) y testigo a 150 cm del suelo (P2) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de temperatura del aire máxima (T ^a Max), temperatura del aire media (T ^a Med) y temperatura del aire mínima (T ^a Min).....	17
1.7 Grados días acumulados (GDA) ± E.E. en parcelas con calentamiento inducido (CI) y testigo (TES), 15 cm del suelo (P1) o a 150 cm del suelo (P2). Letras diferentes sobre las barras representan diferencia significativa entre las medias según la prueba de Tukey ($p < 0.05$) ($n = 2$).....	18
1.8 Efecto del calentamiento inducido sobre variables de crecimiento en plantas de la milpa. CI: Calentamiento inducido; TES: Testigo; ALT: <i>Altiplano</i> (clima cálido-seco); MED: <i>Media</i> (clima templado); HUA: <i>Huasteca</i> (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Las barras verticales indican el error estándar. $n=10$	20
2.1 Longitud de mazorca de maíz y rendimiento de semilla de frijol y calabaza (± E. E) por efecto de calor inducido (CI) y en los testigos (TES). Los genotipos provienen de las zonas ALT: Altiplano (clima cálido-seco), MED: Media (clima templado) o HUA: Huasteca (clima cálido y húmedo). Las letras sobre las barras	45

- indican diferencias significativas, según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p \leq 0.05$), dentro de cada cultivo. N=20.....
- 3.1 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de fluorescencia de la clorofila en las plantas de la milpa en etapa vegetativa. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo); ETR: Tasa de transporte de electrones; Φ PSII: Rendimiento cuántico del fotosistema II; Fv/Fm: Eficiencia máxima del fotosistema II; NPQ: Disipación no fotoquímica. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz, n = 8 en frijol y calabaza..... 70
- 3.2 Efecto del calentamiento inducido (CI) en la tasa de asimilación neta de CO₂ (A; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $\pm$ EE de maíz con 45 días de desarrollo. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz, n = 8 en frijol y calabaza..... 75
- 3.3 Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de la fluorescencia de la clorofila en las plantas de la milpa en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo); Φ PSII: Rendimiento cuántico del fotosistema II; Qn: Extinción no fotoquímica; ETR: Tasa de transporte de electrones; Qp: Extinción fotoquímica. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 maíz, n = 8 frijol y calabaza..... 80
- 3.4 Efecto del calentamiento inducido (CI) en la tasa de asimilación neta de CO₂ (A) en maíz, en milpa, en la etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz, n = 8 en frijol y calabaza..... 85

RESUMEN GENERAL

La milpa es un sistema tradicional de agricultura utilizado principalmente en regiones como México y Centroamérica, en este sistema de cultivo se combina maíz, frijol y calabaza y a veces otros cultivos en un mismo campo. La milpa es un ejemplo de agricultura de subsistencia, que ayuda a aumentar la diversidad de alimentos y a aprovechar los recursos naturales de manera más eficiente. Al ser un sistema agrícola tradicionalmente adaptado a las condiciones climáticas locales, el aumento de temperatura debido al cambio climático puede alterar las pautas de temperatura y precipitación, lo que afectaría a los cultivos en la milpa. El objetivo general de esta investigación fue determinar los parámetros morfológicos, de rendimiento y fotosintéticos de genotipos criollos (nativos) de maíz, frijol y calabaza intercalados procedentes de tres regiones agroclimáticas de San Luis Potosí (SLP), México, bajo los efectos relacionados con el aumento de temperatura debido al cambio climático. Para ello se evaluaron genotipos de maíz (*Zea mays* L.) y sus cultivos intercalados, frijol (*Phaseolus* spp. y *Vigna unguiculata* (L) Walp) y calabaza (*Cucurbita* spp.) procedentes de tres regiones agroecológicas del estado de SLP, denominadas en esta investigación como *Altiplano* (cálido-seco), *Media* (templado) y *Huasteca* (cálido y húmedo). Se utilizaron dos tratamientos diferentes, uno con cámaras de techo abierto (OTC) a la altura del maíz para simular calor pasivo inducido y testigo lo que dio un total de 12 unidades experimentales (6 OTC y 6 testigos) utilizando un diseño al azar, con arreglo factorial de $2 \times 3 \times 3$ y dos repeticiones. También se registraron y compararon variables abióticas de temperatura y humedad relativa mínima, máxima y media diaria y grados día acumulados entre los dos tratamientos y se confirmó que la OTC incrementó temperatura a niveles comparables a los escenarios de calentamiento por cambio climático. Se evaluaron variables morfológicas y fenológicas. Se estimó el rendimiento de la semilla de maíz y frijol, el rendimiento del fruto de la calabaza y los componentes de rendimiento del maíz. Y se evaluó la fluorescencia de la clorofila *a* y el intercambio de gases, a los 45 y 75 días después de la siembra, correspondientes a la etapa vegetativa y a la etapa reproductiva. Los resultados revelaron que el aumento de temperatura (CI) tuvo un impacto significativo ($p < 0.05$) en la fenología de las plantas. En maíz y calabaza, la floración masculina se adelantó más de una semana debido al CI,

mientras que, la floración en general del frijol se retrasó aproximadamente una semana. Además, la floración femenina de calabaza se retrasó de tres días. Los tratamientos más afectados en maíz fueron CI *Altiplano*, CI *Media* y CI *Huasteca*. El CI promovió un aumento de altura en los genotipos de frijol procedentes de *Altiplano* y en los de calabaza de la zona *Media*. El área foliar en maíz fue aproximadamente un 50% mayor en las plantas sometidas al CI en comparación con las de testigo, mientras que, en el frijol, el grosor del tallo disminuyó en 1 mm debido al efecto del CI. El rendimiento de semilla de maíz y de frijol y del fruto de la calabaza fue aproximadamente tres veces menor en los tratamientos de CI *Altiplano*, CI *Media* y CI *Huasteca* en comparación con los testigos, también los componentes de rendimiento en el caso del maíz se vieron afectados debido al CI. El calentamiento alteró negativamente la fluorescencia de la clorofila *a* y de intercambio de gases en diferentes grados para cada cultivo, en CI *Altiplano*, la tasa de transporte de electrones (ETR) disminuyó en un 35%, mientras que, en la calabaza CI *Media*, disminuyó 37%. Además, el rendimiento cuántico de fotosistema II (Φ PSII) se redujo en el maíz y en la calabaza debido al calentamiento, la eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m) y la extinción no fotoquímica (q_N) fueron menores en el frijol de CI *Media*. En términos de intercambio de gases, se redujo la tasa de asimilación neta de CO_2 (A) en el maíz debido al calentamiento. También se redujo la conductancia estomática (G_s), la transpiración (E) y la eficiencia intrínseca de uso de agua (EUAi) en comparación con testigo en ambos momentos de medición. Se concluye que a pesar de que el CI favoreció el crecimiento de las plantas, el rendimiento se vio altamente afectado, lo que sugiere que un mayor crecimiento vertical no se traduce a mayor rendimiento. Además, el CI provocó alteraciones de los días a floración afectando la sincronización y causó estrés fisiológico a diferentes niveles. El aumento de temperatura asociado con el cambio climático altera fisiológica y morfológicamente los cultivos de la milpa y reduce su rendimiento. **Palabras clave:** Cambio climático, Estrés térmico, Agricultura de subsistencia, Cámara de techo abierto, Policultivo

GENERAL SUMMARY

The milpa is a traditional agricultural system used mainly in regions such as Mexico and Central America. In this cultivation system, maize, beans, and squash, and sometimes other crops, are combined in the same field. The milpa is an example of subsistence agriculture, which helps increase food diversity and utilize natural resources more efficiently. As a system of agriculture traditionally adapted to local climate conditions, the rising temperatures due to climate change can disrupt temperature and precipitation patterns, affecting crops in the milpa. The overall goal of this research was to determine the morphological, yield, and photosynthetic parameters of native genotypes of maize, beans, and squash intercropped from three agroclimatic regions in San Luis Potosí (SLP), Mexico, under the effects related to rising temperatures due to climate change. To achieve this, genotypes of maize (*Zea mays* L.) and their intercropped crops, beans (*Phaseolus* spp. and *Vigna unguiculata* (L) Walp), and squash (*Cucurbita* spp.) from three agroecological regions in the state of SLP, referred to in this research as *Altiplano* (warm-dry), *Media* (temperate), and *Huasteca* (warm and humid), were evaluated. Two different treatments were used, one with open-top chambers (OTC) at maize height to simulate passive heat induction, and a control, resulting in a total of 12 experimental units (6 OTC and 6 controls), using a randomized design with a 2×3×3 factorial arrangement and two repetitions. Abiotic variables such as minimum, maximum, and daily mean temperature, as well as accumulated degree days, were recorded and compared between the two treatments, confirming that OTC increased temperature levels comparable to climate change warming scenarios. Morphological and phenological variables were evaluated. Seed yield of maize and beans, fruit yield of squash, and maize yield components were estimated. Chlorophyll a fluorescence and gas exchange were evaluated at 45 and 75 days after planting, corresponding to the vegetative and reproductive stages. The results revealed that the temperature increase (CI) had a significant impact ($p<0.05$) on plant phenology. In maize and squash, male flowering advanced by more than a week due to CI, while overall bean flowering was delayed by approximately a week. Additionally, female squash flowering was delayed by three days. The most affected treatments in maize were CI *Altiplano*, CI *Media*, and CI *Huasteca*. CI promoted height increase in bean genotypes from *Altiplano* and in squash genotypes from the *Media* region. Leaf area in

maize was approximately 50% larger in plants subjected to CI compared to controls, while in beans, stem thickness decreased by 1 mm due to the CI effect. Seed yield of maize and beans, as well as squash fruit yield, was approximately three times lower in CI *Altiplano*, CI *Media*, and CI *Huasteca* treatments compared to controls. Yield components in maize were also affected by CI. Warming negatively altered chlorophyll a fluorescence and gas exchange to varying degrees for each crop. In CI *Altiplano*, the electron transport rate (ETR) decreased by 35%, while in squash from CI *Media*, it decreased by 37%. Additionally, the quantum yield of photosystem II (Φ PSII) was reduced in maize and squash due to warming, and the maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) and non-photochemical quenching (qN) were lower in beans from CI *Media*. In terms of gas exchange, the net CO₂ assimilation rate (A) in maize decreased due to warming. Stomatal conductance (Gs), transpiration (E), and intrinsic water use efficiency (EUAi) also decreased compared to controls in both measurement periods. In conclusion, despite the fact that CI favored plant growth, yield was greatly affected, suggesting that increased vertical growth does not translate to higher yield. Furthermore, CI caused disruptions in flowering days, affecting synchronization and causing physiological stress at different levels. The temperature increase associated with climate change physiologically and morphologically alters milpa crops and reduces their yield. **Keywords:** Climate change, Thermal stress, Subsistence agriculture, Open-top chamber, Polyculture.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El uso de combustibles fósiles debido al auge de la población y las actividades antropogénicas es la razón principal del calentamiento global asociado con los patrones climáticos cambiantes. Las predicciones dicen que habrá un aumento global de la temperatura anual de entre 1.8 y 4.0 °C a finales del siglo XXI (Bita y Gerats, 2013). En el caso de México, los escenarios climáticos son desalentadores, ya que entre 2050 y 2100 la temperatura media anual podría aumentar de 1.7 a 5.0 °C (Gómez y Arriaga, 2007; Sáenz *et al.*, 2012). Las predicciones para San Luis Potosí, en el peor de los escenarios, de 2021 a 2040 se espera un aumento de 1.4 °C, a mediano plazo, de 2041 a 2060, un aumento de 2.5 °C y a largo plazo, de 2061 a 2100, un aumento 5.6 °C (INECC, 2023). Por lo que, el cambio climático afectará la producción agrícola y ganadera, los balances hídricos, los requisitos de insumos y otros componentes de los agroecosistemas (Pachauri y Reisinger, 2008). Estudios en trigo (*Triticum* spp.), arroz (*Oriza sativa* L.) y maíz (*Zea maíz* L.) muestran que el calor afecta algunos atributos fisiológicos, incluida la fotosíntesis, y acelera la deshidratación, por lo que, el estrés por calor se asocia al estrés hídrico y su efecto con el llenado de granos y afecta al rendimiento (Powell *et al.*, 2012).

El cambio climático está teniendo un impacto negativo en la seguridad alimentaria de los cultivos que se cultivan en el sistema de milpa. Esto se debe a cambios en los patrones de lluvia, temperaturas más altas y un aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos. La milpa es un sistema agrícola característico de Mesoamérica que ha existido durante miles de años y se basa en el cultivo de maíz junto con otras plantas, principalmente alimentos útiles para los humanos. En otras palabras, es un sistema de cultivo mixto en el que el maíz crece al mismo tiempo que otros cultivos como el frijol y la calabaza. En Mesoamérica, se espera que la producción de maíz disminuya al menos un 10% para mediados del siglo XXI debido al cambio climático. En México, esto afecta especialmente a los agricultores que dependen del maíz cultivado en condiciones de temporal y a la seguridad alimentaria en general (Altieri, 2009; IPCC 2014; Mbow *et al.*, 2019; Jones y Thornton, 2003; Gliessman, 1985; Esteva, 2007). Las estrategias de cultivo pueden ayudar a compensar el impacto del cambio climático en la seguridad alimentaria, pero pocos investigadores han analizado cómo los aumentos de temperatura relacionados

con el cambio climático en las prácticas agrícolas afectan al sistema milpa en su conjunto (Pérez *et al.*, 2020). La mayoría concentra sus esfuerzos en el maíz como monocultivo, sin analizar a los otros componentes del sistema, que le dan complejidad al sistema.

Para estudiar los efectos del calentamiento en los cultivos se han utilizado las cámaras de techo abierto OTC (por sus siglas en inglés). Las cámaras de techo abierto se han utilizado desde hace aproximadamente cuatro décadas para estudiar los impactos del aumento de la temperatura en especies vegetales. Los diseños varían entre los estudios, lo que, a la vez, abarcan una variedad de gradientes ambientales (Kennedy 1995; Shaver *et al.*, 2000; Michelsen *et al.*, 2012; Hanson y Walker 2020). Los OTC proporcionan calentamiento pasivo; por lo tanto, la magnitud del calentamiento puede variar entre ubicaciones.

En el estado de San Luis Potosí, S.L.P., México, se definen tres regiones agroclimáticas. En cada una de ellas los productores enfrentan el aumento de la temperatura y otras alteraciones relacionados con el cambio climático, como la sequía. Así, en S.L.P. es posible reconocer regiones agroecológicas, con condiciones climáticas cálidas y húmedas, secas y cálidas o templadas. Los pequeños productores de cada región utilizan genotipos nativos de maíz, frijol y calabaza en sus milpas (Diédhiou *et al.*, 2021; Heindorf 2021).

La presente investigación tiene el potencial de enriquecer el conocimiento para enfrentar el impacto del aumento de temperatura debido al cambio climático en el sistema de cultivo milpa. En este estudio dicho impacto es evaluando en el sistema milpa preexistente en el estado de S.L.P., mediante las respuestas fisiológicas en el ciclo total de cada cultivo en este sistema agrícola. Por lo tanto, el objetivo central de este estudio fue investigar los efectos del aumento de temperatura en las características morfológicas, fisiológica y de rendimiento de los sistemas milpa de tres regiones agroclimáticas en S.L.P. La hipótesis es que los parámetros morfológicos, fisiológicos y de rendimiento de cada sistema milpa y sus respectivos cultivos, adaptados a condiciones locales específicas, responden de manera única e independiente al aumento de temperatura, vinculada con el cambio climático.

CAPÍTULO I

Alteraciones en el Crecimiento y Desarrollo de Maíz, Frijol y Calabaza en Sistemas Milpa por Efecto del Calentamiento Inducido Asociados con el Cambio Climático

¹ Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Facultad de Agronomía y Veterinaria, Carretera San Luis Potosí-Matehuala km 14.5. Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, México, C.P. 78321.

² Colegio de Postgraduados Campus Montecillo en el Posgrado en Botánica. km 36.5, México 136 5, Montecillo, 56264 Montecillo, Estado de México, México.

RESUMEN

Los efectos del calentamiento inducido (CI) en la milpa fueron evaluados utilizando cámaras de techo abierto y testigos, en condiciones ambientales sin modificar. Se sembró maíz, frijol y calabaza provenientes de tres regiones agroclimáticas del estado de San Luis Potosí, denominadas genotipos. El arreglo fue factorial 2x3x3, con dos niveles de ambiente (CI y testigo); tres niveles de genotipos correspondientes a los climas: *Altiplano*, cálido y seco, *Media*, templado y *Huasteca* cálido y húmedo y tres especies maíz, frijol y calabaza. Los resultados mostraron que el CI impactó significativamente ($p<0.05$) algunas variables de crecimiento y desarrollo. La floración masculina de maíz y calabaza, y la floración en frijol se adelantaron, más de una semana en los dos primeros. Al contrario, la floración femenina de calabaza se atrasó tres días. El área foliar del maíz fue aproximadamente 1.5 veces mayor con CI comparada con el testigo y el tallo de las plantas de frijol fue 1 mm menor por efecto de CI. En relación con el factor genotipo (G), se identificaron efectos significativos en los tres cultivos. En maíz, el genotipo *Media* presentó área foliar y grosor del tallo 24% menores comparado con los genotipos *Altiplano* y *Huasteca*. Además, el genotipo *Huasteca* presentó dos hojas más por planta y longitud mayor de hoja (104 ± 3 cm) comparado con los genotipos (44 ± 1 cm y 42 ± 2 cm, respectivamente). En calabaza, el genotipo *Media* mostró 24% mayor grosor del tallo comparado con los otros genotipos. En el frijol, el genotipo *Huasteca* presentó el mayor grosor del tallo (7.5 ± 0.7 mm) y *Altiplano* mostró el menor (6 ± 0.4 mm). Los resultados

mostraron que el CI afectó significativamente el crecimiento y desarrollo de los cultivos de maíz, frijol y calabaza en el sistema milpa, con afectación diferente entre los genotipos y en dependencia de su procedencia.

Palabras clave: Cámara de techo abierto, estrés térmico, policultivo, crecimiento y desarrollo

ABSTRACT

The effects of induced heating (IC) in the milpa were evaluated using open-top chambers and controls, under unmodified environmental conditions. Maize, beans and squash from three agroclimatic regions of the state of San Luis Potosí, called genotypes, were planted. The arrangement was 2x3x3 factorial, with two environmental levels (CI and control); three levels of genotypes corresponding to the climates: Altiplano, warm and dry, Media, temperate and Huasteca warm and humid and three species corn, beans and squash. The results showed that IQ had a significant ($p<0.05$) impact on some growth and development variables. The masculine flowering of maize and squash, and the flowering of beans were earlier, more than a week in the first two. On the contrary, the female squash bloom was delayed by three days. The leaf area of the maize was approximately 1.5 times greater with CI compared to the control and the stem of the bean plants was 1 mm smaller due to the effect of CI. Regarding the genotype factor (G), significant effects were identified in the three crops. In maize, the Media genotype presented 24% lower leaf area and stem thickness compared to the Altiplano and Huasteca genotypes. In addition, the Huasteca genotype presented two more leaves per plant and greater leaf length (104 ± 3 cm) compared to the genotypes (44 ± 1 cm and 42 ± 2 cm, respectively). In pumpkin, the Media genotype showed 24% greater stem thickness compared to the other genotypes. In beans, the Huasteca genotype presented the greatest stem thickness (7.5 ± 0.7 mm) and the Altiplano showed the smallest (6 ± 0.4 mm). The results showed that CI significantly affected the growth and development of maize, bean and squash crops in the milpa system, with different effects between the genotypes and depending on their origin.

Keywords: Open roof chamber, heat stress, polyculture, growth and development

INTRODUCCIÓN

La reacción de las plantas ante el aumento de la temperatura en el entorno ha sido investigada principalmente en cultivos individuales, mientras que se ha prestado menos atención al estudio de la milpa. No obstante, este último es relevante debido a su naturaleza de policultivo, donde se cultiva maíz junto con frijol, calabaza, chile y otros alimentos (Arias *et al.*, 2000). Además, es importante tener en cuenta que los efectos de la temperatura ambiente también varían según la fase fenológica de las plantas (Wahid *et al.*, 2007). El maíz es especialmente susceptible a las temperaturas elevadas y la sequía durante ciertas etapas cruciales de su desarrollo, como la formación de gametos, la floración y las primeras etapas de llenado del grano (Prasad *et al.*, 2020). El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) también es sensible a la temperatura durante su etapa reproductiva, con temperaturas elevadas que pueden reducir la formación de vainas y semillas debido a la mayor caída de flores y vainas (Ahmed, 1992; Monterroso, 1990). Las cucurbitáceas experimentan cambios morfológicos significativos cuando se ven sometidas a estrés por temperaturas superiores a 40 °C (Wang *et al.*, 2018). Es importante destacar que el estrés por calor nocturno puede ser aún más perjudicial para la fase de reproducción en este grupo de plantas en comparación con el estrés diurno (Chaves-Barrantes y Gutiérrez-Soto, 2017). Un efecto secundario del estrés térmico en las cucurbitáceas es la generación excesiva de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Møller *et al.*, 2007). Aunque las ROS pueden actuar como moléculas señalizadoras para regular el crecimiento, el desarrollo y la defensa de las plantas, la producción descontrolada de ROS puede llevar a cambios funcionales adversos (Du, 2013).

Los procesos de crecimiento y desarrollo de una planta pueden medirse de dos maneras principales: observando cambios en la cantidad de órganos que tiene la planta, lo que se llama desarrollo morfológico (por ejemplo, contar las hojas que ha producido), o registrando el tiempo que ha transcurrido entre dos eventos que marcan una etapa particular en su ciclo de crecimiento, que se conoce como desarrollo fenológico (como el período desde que la planta emerge del suelo hasta que comienza a desarrollar flores), tal como han señalado Atkinson y Porter en 1996.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el aumento de temperatura ambiente mediante cámaras de techo abierto en el crecimiento y rendimiento de los cultivos de la milpa con genotipos de zonas agroecológicas contrastantes y simular el efecto del cambio climático. La hipótesis es que el aumento inducido de la temperatura impacta negativamente el crecimiento, morfología y rendimiento de los cultivos en la milpa (maíz, calabaza y frijol) en dependencia de la región agroclimática de procedencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de experimento y registro de variables ambientales

El estudio se desarrolló en el campo experimental de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, en el municipio de Soledad de Graciano Sánchez, en el estado de San Luis Potosí, México. El campo experimental se encuentra en el ejido Palma de la Cruz, kilómetro 14.5 carretera No. 57, San Luis Potosí-Matehuala (22° 14' 10" LN, 100° 53' 10" LO y 1835 m de altitud).

El calor inducido correspondió al incremento de la temperatura ambiente dentro de cámaras de techo abierto (OTC por sus siglas en inglés), con el diseño descrito por Marion *et al.* (1997) y modificado por Diédhiou (2022). Las OTC consistieron en estructuras hexagonales, con perímetro de 12 m (2x6) y altura de 3 m (Figura 1.1). Cada OTC fue cubierta con un material plástico transparente (Figura 1.2). El calentamiento dentro de las OTC es pasivo, equivalente al calentamiento en condiciones de campo. Investigaciones previas han revelado que las cámaras de techo abierto pueden elevar la temperatura del aire en el intervalo de 1.9 a 5.0 °C por encima de las condiciones ambientales exteriores (Musil *et al.*, 2009; Aragón *et al.*, 2017). En contraste, las parcelas testigo se mantuvieron sin alguna estructura.

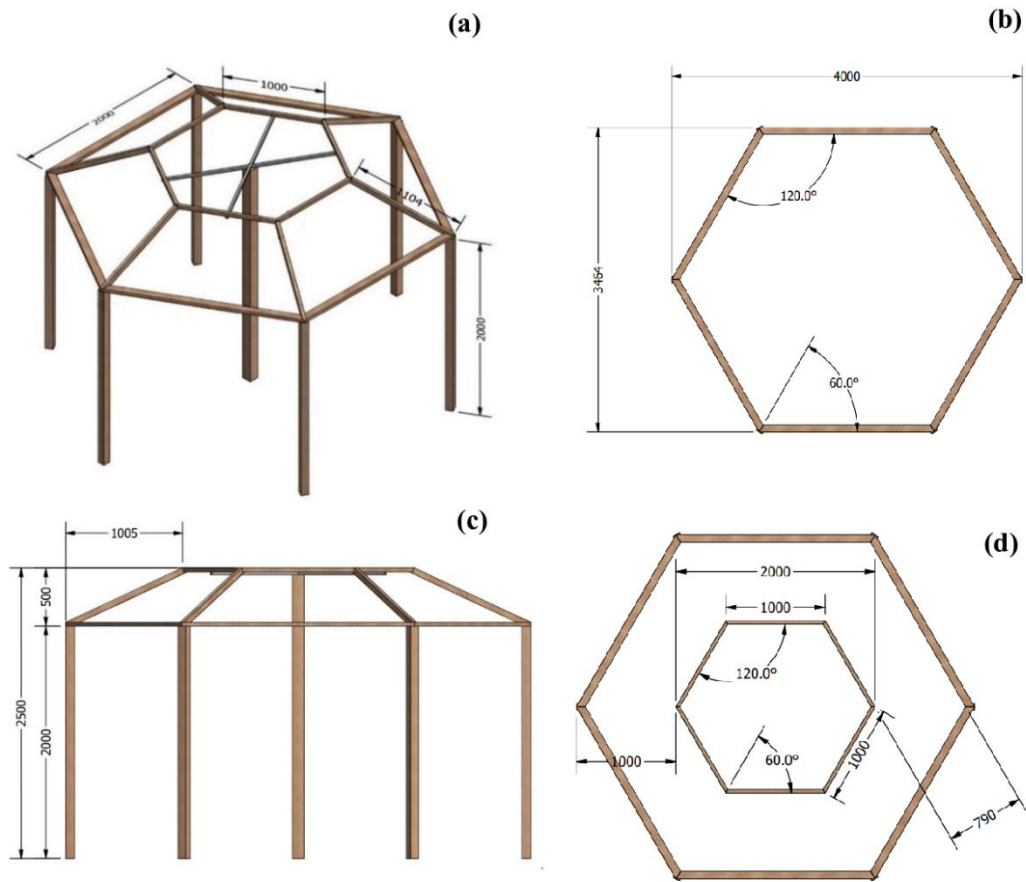


Figura 1.1. Dimensiones y detalles estructurales de las cámaras de techo abierto utilizadas para aumentar la temperatura ambiente con calor pasivo inducido. (a) vista aérea general, (b) perímetro de la base, (c) vista frontal, (d) vista aérea del techo.



Figura 1.2. Estructuras OTC utilizadas para simular calor inducido (CI) en campo y área para el cultivo de los testigos.

El suelo del estudio fue clasificado como xerosol háplico, con las siguientes características: textura media, contenido bajo de sales, pH alcalino ($\text{pH} = 8.04$), contenido moderadamente bajo de materia orgánica, alto aporte de P disponible, aporte considerable de K y suministro moderado de N inorgánico.

Las semillas de maíz, frijol y calabaza se recolectaron en cada una de las tres zonas agroecológicas conocidas como *Altiplano*, *Media* y *Huasteca* en el estado de S.L.P. La denominación de cada zona se basa en la temperatura y precipitación media anual: 14.5, 18.5 y 22.5 °C y 400, 700 y 1200 mm, respectivamente (Diédhiou *et al.*, 2021). Los climas de estas zonas agroecológicas se clasificaron en: clima cálido y seco (*Altiplano*), clima templado (*Media*) y clima cálido y húmedo (*Huasteca*), según adaptaciones al sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (2004). Con base en los estudios

de Diédhiou (2021), únicamente con maíz, se seleccionaron agricultores específicos para cada región. Además de maíz, ellos cultivan frijol y calabaza en la milpa, por lo que proporcionaron las semillas de maíz, frijol y la calabaza para el presente estudio. Por lo que, se recolectaron frijoles (*P. vulgaris*) de las regiones *Altiplano* y *Media* y de la región *Huasteca* se recolectaron frijoles *Vigna unguiculata* (L) Walp, que son los más comunes en la milpa de esta región. Este tipo de frijol se cultiva principalmente en áreas tropicales y subtropicales en todo el mundo (Boukar *et al.*, 2013). Estos frijoles pertenecen a un grupo botánico llamado *Phaseolinae Bronn*, que se diferencia de otros grupos por tener semillas que generalmente tienen un hilo alargado y a menudo están cubiertas con restos de un tejido esponjoso. Además, tienen adaptaciones en su forma floral que facilitan la polinización por insectos (Lackey, 1981). El frijol caupí (*V. unguiculata*) y frijol (*P. vulgaris*) muestran similitud en su desarrollo fenológico y manejo agronómico en Tamaulipas (Díaz y Ortigón, 1997; Pérez y Cortinas, 1994). *Vigna unguiculata* es una planta que puede fijar nitrógeno y prospera en una variedad de sistemas de cultivo (Goncalves *et al.*, 2016). Además, sus semillas son una fuente rica de proteínas y carbohidratos, lo que lo convierte en un cultivo económicamente beneficioso para los agricultores de pequeña escala (Deng *et al.*, 2013; Segura *et al.*, 2013). Por otro lado, *Phaseolus vulgaris* también es conocido por su alto contenido de proteínas y carbohidratos (Peña *et al.*, 2011). Las plantas fijan cantidades elevadas de N (Hardarson, 1993) y también se adapta a sistemas diversos de cultivo. Debido a las similitudes entre ambas leguminosas, *P. vulgaris* y *V. unguiculata*, el factor genotipo incluyó los niveles: cereal, cucurbitácea y leguminosa o maíz, calabaza y frijol. Así, todos los cultivos utilizados en el estudio son genotipos nativos, representantes del sistema milpa, utilizado por los pequeños agricultores en cada región del estado de San Luis Potosí.

El estudio fue factorial 2 x 3 x 3 completamente aleatorio, con tres repeticiones. Los factores y niveles fueron: ambiente, con dos niveles (temperatura testigo y calor inducido), clima de origen o zonas agroecológica de los genotipos, con tres niveles (Altiplano, con clima cálido y seco, Media, con clima templado y Huasteca con clima cálido y húmedo) y genotipo con tres niveles (cereal, cucurbitácea y leguminosa correspondientes a maíz, calabaza y frijol).

Antes de la siembra, el terreno se preparó con tractor, y se aplicó riego a saturación el día anterior a la siembra. La siembra fue manual, colocando cuatro semillas por sitio, a profundidad de 7 cm, cada 20 cm en surcos separados 80 cm. Después de la emergencia de las plantas, todas las unidades experimentales (parcelas) se mantuvieron con riego semanal.

Se llevó a cabo un seguimiento constante de la temperatura del aire (T^a) y la humedad relativa (HR) tanto dentro como fuera de las OTC. Este monitoreo se realizó a intervalos de una hora a lo largo de todo el ciclo de cultivo, utilizando registradores de datos HOBO U23 de Onset Computer Corporation Estados Unidos. Los monitores fueron instalados en el centro de tres parcelas con CI y tres parcelas testigo. En cada parcela se instalaron dos registradores, uno a 15 cm del suelo (posición 1, P1) y otro a 150 cm del suelo (posición 2, P2) en el centro de la parcela u OTC. La posición P1 permitió monitorear el ambiente de frijol y calabaza, y P2 el de maíz. Con los datos se obtuvieron HR y T^a promedio diarias del ciclo de cultivo completo, del 11 de junio al 21 de octubre de 2022, y correspondió con el ciclo corto (120 días) de los genotipos evaluados. Estos parámetros diarios se etiquetaron como HR y T^a máximos (HR Max y T^a Max), HR y T^a medias (HR Med y T^a Med), y HR y T^a mínimos (HR Min y T^a Min). Además, T^a Med se calcularon los grados día acumulados (GDA) mediante el método clásico residual. Para realizar este cálculo, se utilizó una expresión específica propuesta por Bierhuizen y Wagenvoort en 1974 y modificada por Ruiz *et al.* (2002):

$$\text{Unidades de calor acumuladas diarias} = \text{TMDA} - T_b$$

Dónde:

TMDA: temperatura media diaria del aire

T_b : temperatura base

Las unidades diarias de calor acumuladas para el maíz se calcularon con los datos P2, y las de frijol y calabaza con los datos P1. Este cálculo incluyó temperatura base de 10 °C para el maíz (Hou *et al.* 2014) y 8.3 °C para el frijol y la calabaza (Diédhiou 2022).

Evaluación de variables de crecimiento, desarrollo y fenología

Las variables evaluadas fueron específicas para cada cultivo (Cuadro 1.1).

Cuadro 1.1 Variables de crecimiento, desarrollo y fenológicas evaluadas para determinar el efecto del calor pasivo inducido en el sistema milpa de tres climas de San Luis Potosí. México.

Variable	Maíz	Frijol	Calabaza
Altura (cm)	Evaluada con cinta métrica, de la base al ápice, en 10 plantas por parcela.	Similar que en maíz.	Similar que en maíz.
Grosor del tallo (mm)	Evaluado con calibrador Vernier Caliper a 10 cm de la base, en 10 plantas por cada parcela.	Evaluado con calibrador Vernier Caliper a 3 cm de la base, en 10 plantas por cada parcela.	Evaluado con calibrador Vernier Caliper a 5 cm de la base, en 10 plantas por parcela.
Número de hojas por planta	Contabilizado manualmente en 10 plantas por parcela.	Similar que en maíz.	Similar que en maíz.
Anchura de la hoja (cm)	Evaluada con cinta métrica en la región central de la hoja de 10 plantas por parcela.	Similar que en maíz.	Similar que en maíz.
Longitud de la hoja (cm)	Evaluada con cinta métrica de la base de la hoja al ápice en una hoja de 10 plantas por parcela.	Similar que en maíz.	Similar que en maíz.
Área foliar (cm²)	Calculada con la ecuación general para	Similar que en maíz.	Similar que en maíz.

estimar el área foliar individual de maíz (Francis *et al.*, 1969; Zhou et al., 2020): *área foliar* = $L \times W \times A$ donde L y W son longitud y anchura.

Tasa de crecimiento	de	Calculada a partir de los 30 días después de la primera emergencia hasta obtener 133 m día ⁻¹ , en 10 plantas por parcela.	Calculada a partir de los 30 días después de la primera emergencia hasta obtener 122 m día ⁻¹ , en 10 plantas por parcela.	Calculada a partir de los 30 días después de la primera emergencia hasta obtener 122 m día ⁻¹ , en 10 plantas por parcela.
Días a floración femenina por parcela	por	Tiempo en días para 50% de maduración en cada parcela	-	-
Días a floración masculina por parcela	por	Tiempo en días para 50% de maduración en cada parcela	-	-
Días a floración		-	Tiempo en días en para 50 % de maduración en cada parcela	-

La tasa de crecimiento (TC) se definió como el aumento en la longitud de las plantas, de la base al ápice de la planta; su valor se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$TC = \frac{L2 - L1}{T2 - T1}$$

dónde: L2 y L1 son altura inicial y final de la planta, T1 y T2 los tiempos indicados anteriormente

Análisis estadístico

Las variables abióticas se sometieron a un análisis de medidas repetidas mediante ANDEVA. En casos donde los datos no se ajustaban a una distribución normal, se realizaron transformaciones. Por otro lado, los datos relacionados con el rendimiento y sus componentes fueron analizados utilizando el procedimiento GLM (Modelo Lineal Generalizado) del programa Statistical Analysis System (SAS, 2003). El modelo se caracteriza por dos factores fijos, a saber, 'tratamientos' (T) y 'genotipos' (G), así como su interacción 'genotipos x tratamiento' (G×T) para cada cultivo. La prueba de comparación múltiple de medias de Tukey se utilizó para comprobar si las diferencias entre los tratamientos eran significativas. Si $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ los efectos e interacciones se consideraron significativos. La interacción entre el factor T y el factor G se evaluó para determinar si el efecto de un factor varió según los niveles del otro factor. La interacción significativa entre los factores T y G indicó que el efecto del factor T en la variable respuesta difirió dependiendo de los niveles del factor G, y viceversa. Cuando la interacción T×G no fue significativa se consideró el efecto simple de los factores ambientales y genotípicos. El efecto significativo principal del factor T indicó que hubo diferencia estadísticamente significativa entre CI y testigo en relación con la variable respuesta, independientemente de los niveles del factor genotipo. El efecto principal del factor G representa las diferencias entre los genotipos *Altiplano*, *Media* y *Huasteca* independientes del aumento de temperatura.

Las variables que mostraron significancia en las interacciones entre T y G (T×G) se presentan en gráficos elaborados con el software Excel 2021; las medias de los efectos individuales de los factores se presentan tabulados con el programa Word 2021.

RESULTADOS

Variables ambientales

La HR diaria máxima, media y mínima con CI incrementó ($p < 0.05$) respecto al testigo en P1 y P2. En P1 los valores máximos fueron de 80 ± 0.50 % a 87 ± 0.3 %, los valores medios variaron entre 55 ± 0.5 % y 65 ± 0.6 %, y las HR mínimas variaron entre 30 ± 0.80 y 43 ± 1 % (Figura 1.3). Por otro lado, en P2 los valores de HR Max aumentaron 11 %, HR Med aumentaron 20 %, y los de HR Min aumentaron 44 % (Figura 1.4).

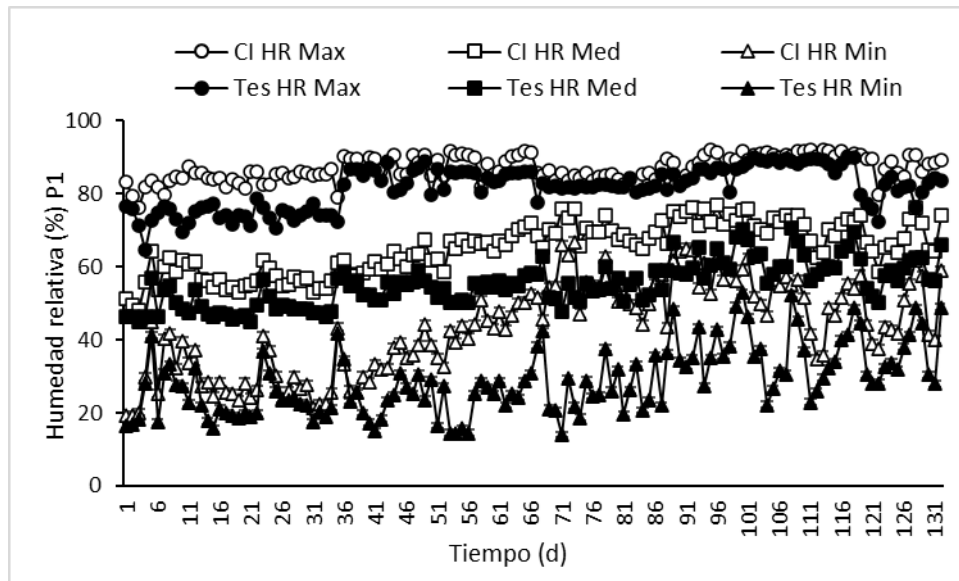


Figura 1.3. Humedad relativa en ambiente con calentamiento inducido y testigo a 15 cm del suelo (P1) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de humedad relativa máxima del aire (HR Max), media (HR Med) y mínima (HR Min).

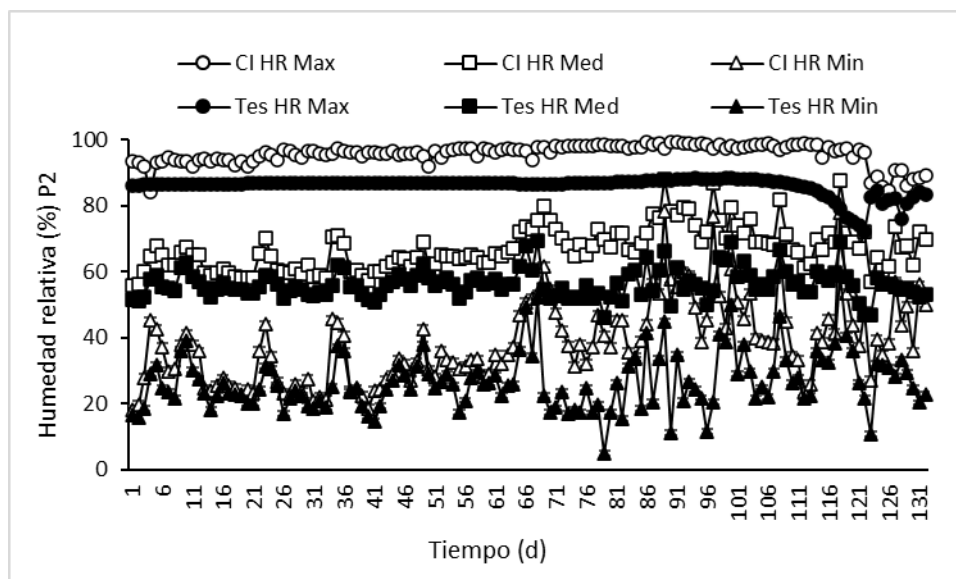


Figura 1.4. Humedad relativa en tratamientos con calentamiento inducido y testigo a 150 cm del suelo (P2) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de humedad relativa del aire máxima (HR Max), media (HR Med) y mínima (HR Min).

Las temperaturas diarias máximas (T^a Max), medias (T^a Med) y mínimas (T^a Min) del aire fueron ($p < 0.05$) mayores con CI en ambas posiciones, P1 y P2. El aumento promedio en la posición P1 fue de 4.3 °C en T^a Max, 4°C en T^a Min y 3.8 °C en T^a Med

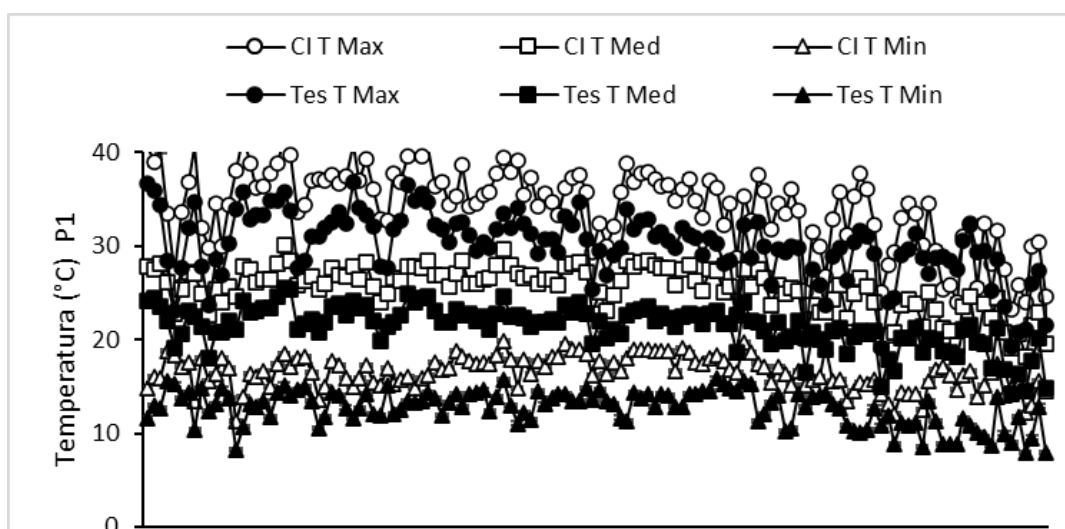


Figura 1.5. Temperatura del aire en tratamientos con calentamiento inducido (CI) y testigo a 15 cm del suelo (P1) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de temperatura máxima (T^a Max), temperatura media (T^a Med) y temperatura mínima (T^a Min).

(Figura 1.5). En P2 los incrementos fueron 4, 7 y 4 °C en T^a Max, T^a Med y T^a Min (Figura 1.6)

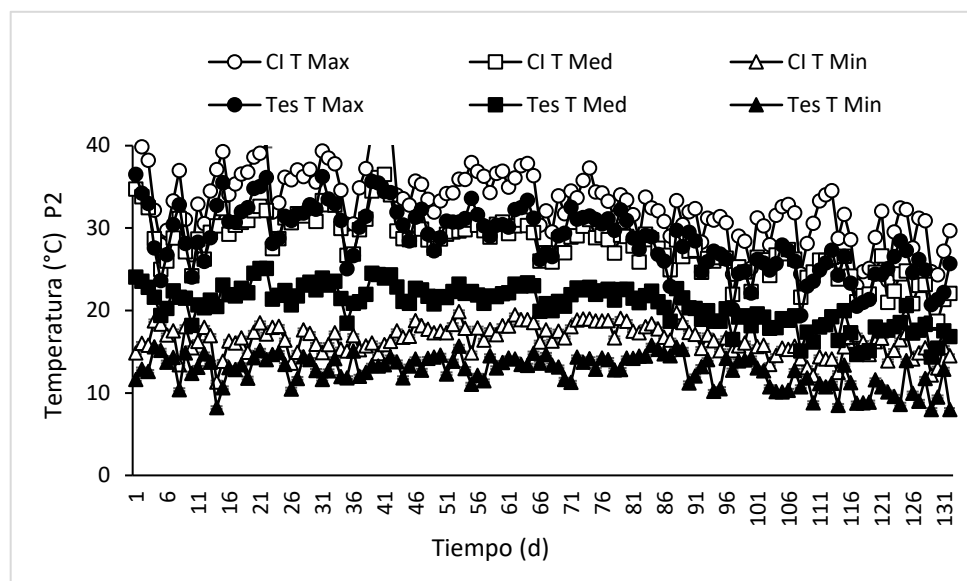


Figura 1.6 Temperatura del aire con calentamiento inducido (CI) y testigo a 150 cm del suelo (P2) durante el crecimiento de plantas de la milpa. Valores diarios de temperatura del aire máxima (T^a Max), temperatura del aire media (T^a Med) y temperatura del aire mínima (T^a Min).

Los GDA en el tratamiento con calentamiento inducido en P1 fueron hasta 532 unidades mayores ($p < 0.05$) que en el testigo. En P2 la diferencia ($p < 0.05$) fue de 951 GDA entre las parcelas CI y las testigo (Figura 1.7).

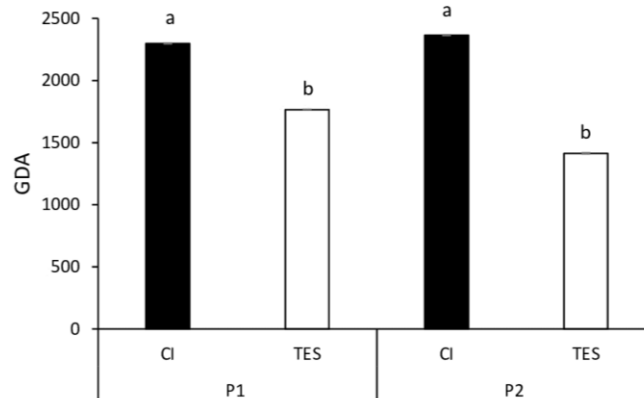


Figura 1.7. Grados días acumulados (GDA) $\pm$ E.E. en parcelas con calentamiento inducido (CI) y testigo (TES), 15 cm del suelo (P1) o a 150 cm del suelo (P2). Letras diferentes sobre las barras representan diferencia significativa entre las medias según la prueba de Tukey ($p < 0.05$) ($n = 2$).

Variables de crecimiento, desarrollo y fenológicas

Efecto del calentamiento inducido en el crecimiento y desarrollo de plantas de la milpa

Las interacciones T×G fueron significativas ($p < 0.05$) en las siguientes variables: días a floración masculina en maíz, altura en frijol y calabaza y tasa de crecimiento en frijol. En el caso de los días a la floración masculina en maíz, el CI aceleró esta etapa a 56 ± 0.8 días, mientras que en las plantas testigo se presentó a los 63 ± 1 días. El tratamiento con el menor número de días para la floración masculina correspondió a los grupos CI *Altiplano*, CI *Media* y CI *Huasteca* (Figura 1.8 a).

El CI afectó la altura de las plantas de frijol y calabaza; en el caso del frijol la altura fue casi 12 cm mayor por efecto del CI comparada con el testigo. El efecto CI *Altiplano* registró la mayor altura, con 67 ± 2 cm, mientras que testigo *Media* mostró la altura menor, con 38 ± 0.6 cm (Figura 1.8 b). Este caso fue similar en la calabaza ya que las plantas con CI mostraron casi 18 cm más comparadas con las testigo, CI *Altiplano* y CI *Media* presentaron alturas mayores, con 1.80 ± 4 m en ambas, a diferencia de los testigos *Media* y *Huasteca*, con 1.60 ± 1 y 1.45 ± 1 respectivamente (Figura 1.8 c). En frijol la tasa de

crecimiento fue 0.44 ± 0.04 m día⁻¹ en el grupo con CI y 0.35 ± 0.02 en el testigo; también CI *Altiplano* destacó por la mayor tasa de crecimiento con 0.54 ± 0.01 m día⁻¹ (Figura 1.8 d).

Efectos simples significativos se observaron con el factor tratamiento (T) en los tres cultivos en variables específicas (Cuadro 1.1). La tasa de crecimiento en maíz y frijol resultó mayor en las plantas con CI en comparación con el testigo; el aumento fue 11% en maíz y 30% en calabaza.

La floración femenina en maíz se atrasó 9 días con el CI; mientras que en calabaza, se atrasó 3 días con CI y la floración masculina se adelantó 8 días con CI en comparación con el testigo. En el frijol la floración también retrasó con CI; en este caso el atraso fue de 8 días respecto del testigo. Además, el grosor del tallo de frijol con CI se disminuyó 1 mm por efecto del CI (Cuadro 1.2).

Los efectos simples del factor genotipo (G) fueron significativos en las siguientes variables de los tres cultivos (Cuadro 1.2). En maíz, el genotipo *Media* presentó 24% menor área foliar y grosor del tallo en comparación con los genotipos *Altiplano* y *Huasteca*. También el grosor del tallo de calabaza en el genotipo *Media* fue 24% mayor en comparación con los genotipos *Altiplano* y *Huasteca*. El genotipo *Huasteca* de frijol presentó el mayor grosor del tallo (7.5 ± 0.7 mm) y *Altiplano* mostró el menor (6 ± 0.4 mm). El genotipo *Huasteca* de maíz presentó dos hojas más por planta comparado con los genotipos *Altiplano* y *Media*. Además, en estas mismas plantas, el genotipo *Huasteca* mostró una mayor longitud de hoja (104 ± 3 cm), mientras que *Altiplano* y *Media* presentaron hasta 27 cm menos (90 ± 1 y 77 ± 2 cm, en ese orden). En relación a los días a floración femenina en calabaza, el genotipo *Altiplano* floreció 3 días después que los otros dos genotipos.

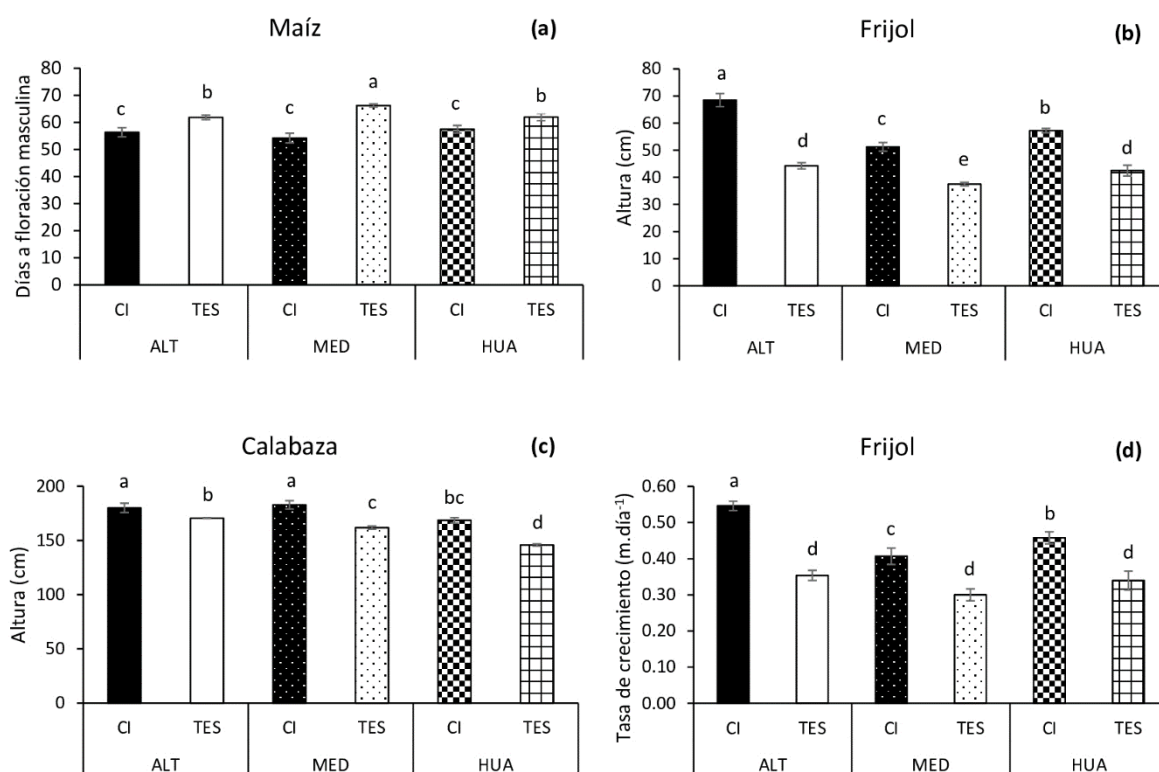


Figura 1.8. Efecto del calentamiento inducido sobre variables de crecimiento en plantas de la milpa. CI: Calentamiento inducido; TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Las barras verticales indican el error estándar. $n=10$

Cuadro 1.2. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de crecimiento y desarrollo en plantas de la milpa en la etapa reproductiva. T: Tratamiento; G: Genotipo. Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). $n=10$

Cultivos	Área foliar (cm ²)			Tasa de crecimiento (m/día ⁻¹)		
	Tratamiento			Tratamiento		
Maíz	CI		Testigo	CI		Testigo
	7716 $\pm$ 350.4a		7108 $\pm$ 406a	0.01 $\pm$ 0.0007a		0.009 $\pm$ 0.0002b
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	7693 $\pm$ 423a	6117 $\pm$ 362b	8426 $\pm$ 426a	0.01 $\pm$ 0.0007a	0.01 $\pm$ 0.0009a	0.01 $\pm$ 0.001a
	Altura (m)			Días a floración femenina		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI		Testigo	CI		Testigo
	3 $\pm$ 0.09a		1.90 $\pm$ 0.01b	65 $\pm$ 1.4a		56 $\pm$ 1.5b
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	2.16 $\pm$ 0.09a	2.18 $\pm$ 0.11a	2.40 $\pm$ 0.13a	60 $\pm$ 2.5a	62 $\pm$ 2a	61 $\pm$ 2a
	Grosor del tallo (mm)			Número de hojas por planta		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI		Testigo	CI		Testigo
	20.17 $\pm$ 0.87a		21.35 $\pm$ 1.19a	10 $\pm$ 0.2a		10 $\pm$ 0.4a
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	21 $\pm$ 1.2a	17 $\pm$ 0.8b	24 $\pm$ 1.2a	9 $\pm$ 0.4b	9 $\pm$ 0.3b	11 $\pm$ 0.5a

Maíz	Anchura de la hoja (cm)			Longitud de la hoja (cm)		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	7.4±0.2a	7.8±0.3a		85±4b	97±4a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	8±0.3a	7±0.20a	7.5±0.30a	90±4b	77±4b	104±3a
Días a floración masculina				Días a floración femenina		
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	38±1.4b	46±1.2a		48±1b	45±0.7a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	44±1a	42±2a	40±2a	50±1.7a	47±1b	47±1.3b
Grosor del tallo (mm)				Tasa de crecimiento (m/día ⁻¹)		
Frijol	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	27±0.6a	28±1.4a		0.70±0.03a	0.50±0.04b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	26±0.6b	31±2a	25±0.6b	0.60±0.04a	0.60±0.04a	0.60±0.06a
Grosor del tallo (mm)				Días a floración		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	6±0.2b	7±0.5a		44±1a	36.3±1b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	6±0.4ba	5.5±0.3b	7.5±0.7a	43±1.6a	40±1.4a	40±1.4a

DISCUSIÓN

Condiciones microambientales

Se ha demostrado que las OTC son una herramienta experimental para simular adecuadamente escenarios de calentamiento anticipados (Aragón *et al.*, 2017). El CI sí incrementó la temperatura ambiente, lo que resultó en un aumento significativo de al menos 500 y 950 GDA, en P1 y P2, en comparación con las parcelas control (Figura 1.2). Los grados día acumulados son una medida crítica para determinar el potencial de rendimiento de los cultivos, ya que indican la acumulación de calor necesaria para su maduración. Un número alto de grados día acumulados generalmente se asocia con la mayor probabilidad de una cosecha exitosa y con rendimiento alto. No obstante, temperaturas elevadas pueden tener efectos perjudiciales en el crecimiento, desarrollo y rendimiento de los cultivos (Peltonen *et al.* 2011, Rötter *et al.*, 2012). El incremento en la temperatura podría resultar en una aceleración del desarrollo de las plantas y en una reducción en la duración del ciclo fenológico de los cultivos (Lawlor, 2005).

El CI también impactó significativamente en la HR y temperatura ambiente, ya que HR y las temperaturas diarias máximas, medias y mínimas aumentaron (Figuras 1.3-1.6). Owensby *et al.* (1994) reportaron que en el interior de las OTC la T^a al mediodía, en los días más calurosos, era 2 a 5 °C mayores que en el exterior. Además, se encontró que la humedad atmosférica en las OTC a menudo se ve afectada (Leadley y Drake, 1993).

Si el incremento de la temperatura en una región específica, causado por el calentamiento global, se relaciona con un aumento en el déficit de presión de vapor (DPV), este incrementaría entre 20% y 24% con aumento de 4 °C (Dickinson *et al.* 1996, Kirschbaum 1996). Sin embargo, en este estudio se detectó aumento de la HR. Estos resultados coinciden con los reportados por Wan *et al.* (2014), los cuales indicaron que el aumento de temperatura dentro de OTC incrementó la HR aproximadamente 3 % en comparación con el testigo en el período de crecimiento de plantas de arroz. Ese incremento de la HR estuvo relacionado al aumento de 2 °C en la OTC.

Variables de crecimiento y desarrollo

El CI aceleró más de una semana la floración masculina en maíz y calabaza, así como la floración en frijol; sin embargo, retrasó tres días la floración femenina en calabaza. Este resultado demuestra el impacto que el calor puede tener en la fase reproductiva de los cultivos y la repercusión que podría tener en la sincronización de la floración. Granados *et al.* (2015) determinaron mediante la construcción de gráficas y diagramas ombrotérmicos que la T^a a óptima recomendada para la floración de maíz oscila en medio de 20 y 30 °C; en el presente estudio la T^a en parcelas con CI sobrepasó ese umbral.

Las plantas con CI mostraron alturas y tasas de crecimiento significativamente mayores en cotejo con las plantas testigo. Estos resultados mostraron que la mayor temperatura del ambiente puede promover el crecimiento longitudinal en las especies de la milpa. Sin embargo, este resultado es opuesto a la reducción del tamaño de las células, la que, a la vez, provocó una reducción del crecimiento en maíz y el mijo perla documentados por Ashraf y Hafeez (2004). Wahid *et al.* (2007) determinaron disminución en la tasa de crecimiento y la producción de materia seca de los cultivos como efectos del estrés por calor en varias especies de plantas. Sin embargo, Jolliffe y Gaye (1995) indicaron que cuando hay mayor densidad, las plantas que aceleran el crecimiento respecto a sus vecinas utilizan más cantidad de un recurso específico, las plantas sometidas a CI se encontraban con un espacio limitado. Esto permite explicar el incremento del crecimiento longitudinal de las plantas del actual estudio, ya que el uso de OTC para cultivo de milpa impide amplio espaciamiento entre las plantas. Bot (2003) indicó que El cultivo en condiciones protegidas ofrece ciertas ventajas sobre la calidad de los cultivos comparada con la producción en campo. Existió cierta similitud del ambiente dentro de las OTC de techo abierto y plástico traslucido del presente estudio con el de los invernaderos al mantener temperaturas más cálidas y homogéneas respecto al exterior; esta condición puede estimular el crecimiento y aceleran ciertos procesos metabólicos de las plantas, que incrementan la altura y la tasa de crecimiento de las plantas dentro de la CI respecto a testigo.

Los hallazgos de esta investigación evidenciaron que factor genotipo (G) tiene efectos significativos en diversas variables del crecimiento y desarrollo de los cultivos en la milpa. En el caso de maíz, el genotipo *Media* generó menos área foliar y grosor del tallo. Las diferencias fueron notables, ya que en este genotipo ambas variables fueron 24% menores que en los otros dos genotipos. Además, en la calabaza, el genotipo *Media* incrementó 24% el grosor del tallo respecto a los otros genotipos. Las plantas de frijol también incrementaron el grosor del tallo, aunque en este caso fue el genotipo *Huasteca* y el genotipo *Altiplano* mostró 1.5 mm menor grosor. Estas diferencias entre los genotipos son relevantes porque están relacionadas con la capacidad de soporte y resistencia a fuerza mecánica de las plantas.

Además de las diferencias en el grosor del tallo, se observó que el genotipo *Huasteca* de maíz presentó dos hojas más por planta comparado con los genotipos *Altiplano* y *Media*. Este genotipo también incrementó 25 % la longitud de la hoja respecto a los otros genotipos. Diédhiou *et al.* (2021) también reportaron diferencias en diferentes variables entre genotipos de maíz; de ellos, los genotipos criollos de *Huasteca* fueron los más afectados por CI. Los autores señalaron adjudicaron esos resultados a las condiciones particulares en *Altiplano* y *Media*. Al respecto, la temperatura media anual y las precipitaciones en la región *Huasteca* son mayores respecto a *Altiplano* y *Media*. Por lo que, los genotipos regionales parecen menos adaptados a condiciones inductoras de estrés (Jiang *et al.*, 1999).

En el caso específico de la floración femenina en calabaza, el contraste se observó en el genotipo *Altiplano* respecto a los otros dos genotipos, ya que floreció 3 días después. Esto coincide con los resultados de Diédhiou *et al* (2022) en los que los genotipos *Altiplano* y *Media* completaron su etapa reproductiva antes que los de *Huasteca*. La precocidad de la fase reproductiva en esos genotipos puede estar asociados a los genotipos de ambientes secos y templados (*Altiplano* y *Media*) con variación amplia en la fecha de siembra y presentan mayor plasticidad fenotípica que los de ambientes relativamente más homogéneos, como los de clima cálido y húmedo *Huasteca*.

CONCLUSIONES

Las OTC aumentan significativamente variables ambientales, como HR, temperatura mínima, media y máxima diarias del aire y unidades de calor acumuladas, aunque no haya restricción de humedad en el suelo.

El CI afecta heterogéneamente las variables fenológicas y de crecimiento, y desarrollo de los cultivos en sistema milpa El CI impacta significativamente la floración de los tres cultivos de la milpa; incluida la aceleración de la floración masculina en maíz y calabaza, y la floración en frijol y el retraso de la floración femenina en calabaza. El efecto del CI en la reproducción de las plantas dependiendo del tipo de floración y cultivo.

El grosor del tallo en CI se mantuvo similar en los cultivos de maíz y calabaza no así en frijol que fue más delgado que el testigo.

El CI también modifica heterogéneamente el crecimiento y desarrollo foliar; ya que el área foliar, el número de hojas y la longitud de hoja en maíz varía entre los genotipos.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Gallegos, J. A., Ochoa-Márquez, R., Arrieta-Montiel, M. P., Ibarra-Pérez, F., Ravelero, P. A., and Valdez, I. S. (1995). Registration of ‘Pinto Villa’ common bean. *Crop Science*, 35: 1211-1211.
- Ahmed, F. E., Hall, A. E., and DeMason, D. A. (1992). Heat injury during floral development in cowpea (*Vigna unguiculata*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 79: 784-791.
- Ahmed, F. E., Hall, A. E., and DeMason, D. A. (1992). Heat injury during floral development in cowpea (*Vigna unguiculata*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 79: 784-791.
- Altieri, M. A. (2009). La agricultura moderna: Impactos ecológicos y la posibilidad de una verdadera agricultura sustentable. *University of California, Berkeley, Department of Environmental Science, Policy and Management*. Berkeley, CA, USA.
- Aragón-Gastélum, J. L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., and Flores, J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*, 32: 92-99.
- Arias, L., Chávez, J., Cob, V., Burgos, L., & Canul, J. (2000). Agromorphological characters and farmer perceptions: data collection and analysis. *Conserving agricultural biodiversity in-situ: A scientific basis for sustainable agriculture*. *International Plant Genetic Resources Institute*, Roma, Italia.
- Ashraf, M., and Hafeez, M. (2004). Thermotolerance of pearl millet and maize at early growth stages: growth and nutrient relations. *Biologia Plantarum*, 48: 81-86.
- Atkinson, D., and Porter, J. R. (1996). Temperature, plant development and crop yields. *Trends in Plant Science*, 1: 119-124.

- Barnabás, B., Jäger, K., and Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell y Environment*, 31: 11-38.
- Bierhuizen, J. F., and Wagenvoort, W. A. (1974). Some aspects of seed germination in vegetables. 1. The determination and application of heat sums and minimum temperature for germination. *Scientia Horticulturae*, 2: 213-219.
- Bitá, C. E., and Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*, 4: 273.
- Bot, G. P. A. (2003). The solar greenhouse; technology for low energy consumption. *Acta Horticulturae*. 611: 61-69. DOI: 10.17660/ActaHortic.2003.611.12
- Boukar, O., Bhattacharjee, R., Fatokun, C., Kumar, PL y Gueye, B. (2013). *Recursos genéticos y genómicos del mejoramiento de leguminosas de grano: 6. Caupí* . Capítulos de Elsevier Inc.
- Calderini, D. F., Reynolds, M. P., and Slafer, G. A. (2006). Source sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat, and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 5: 227-233.
- Cao, H., Wang, L., Nawaz, M. A., Niu, M., Sun, J., Xie, J., Kong, Q., Huang, Y., Cheng, F., and Bie, Z. (2017). Ectopic expression of pumpkin NAC transcription factor CmNAC1 improves multiple abiotic stress tolerance in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 8: 2052.
- Chaves-Barrantes, N. F., y Gutiérrez-Soto, M. V. (2017). Respuestas al estrés por calor en los cultivos. II. Tolerancia y tratamiento agronómico. *Agronomía Mesoamericana*, 28: 255-271.
- Deng, G. F., Lin, X., Xu, X. R., Gao, L. L., Xie, J. F., and Li, H. B. (2013). Antioxidant capacities and total phenolic contents of 56 vegetables. *Journal of Functional Foods*, 5: 260-266.

- Dias, A. S., and Lidon, F. C. (2009). Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat, under heat stress after anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195: 137-147.
- Díaz, F. A., y Ortégón, M. A. (1997). Guía para la producción de vaina y grano de chícharo de vaca en el norte de Tamaulipas. *INIFAP. Centro de Investigación Regional del Noroeste, Campo Experimental Río Bravo*. Publicación, (21).
- Dickinson, R. D., Meleshko, V., Randall, D., Sarachik, E., Silva-Dias, P., y Slingo, A. (1996). Climate processes. In *Climate Change 1995: the science of climate change. Contribution of WG1 to the Second Assessment Report of the IPCC* (pp. 193-227). Cambridge University Press.
- Diédhiou, I., Ramírez-Tobias, H. M., Fortanelli-Martinez, J., y Flores-Ramírez, R. (2022). Maize intercropping in the traditional “Milpa” system. Physiological, morphological, and agronomical parameters under induced warming: Evidence of related effect of climate change in San Luis Potosí (Mexico). *Life*, 12: 1589.
- Diédhiou, I., Ramirez-Tobias, H. M., Martinez, J. F., y Ramírez, R. F. (2021). Effects of different temperatures and water stress in germination and initial growth of creole genotypes of maize from three different agroclimatic regions of San Luis Potosí (México). *Maydica*, 66: 16.
- Du, H., Zhou, P., and Huang, B. (2013). Antioxidant enzymatic activities and gene expression associated with heat tolerance in a cool-season perennial grass species. *Environmental and Experimental Botany*, 87: 159-166. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.09.009.
- Edreira, J. I. R., and Otegui, M. E. (2012). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*, 130: 87-98.
- Edreira, J. R., Carpici, E. B., Sammarro, D., and Otegui, M. E. (2011). Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research*, 123: 62-73.

- Esteve G. (2003). Los árboles de las culturas mexicanas. *Sin maíz no hay país. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Dirección General de Culturas Populares e Indígenas, México*, 17-28.
- Farrar, J. F. (1988, January). Temperature and the partitioning and translocation of carbon. In *Symposia of the Society for Experimental Biology* (Vol. 42, pp. 203-235).
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gliessman, S. R. (1985). Multiple cropping systems: A basis for developing an alternative agriculture. In *US Congress Office of Technology Assessment. Innovative biological technologies for lesser developed countries: workshop proceedings. Congress of the USA. Washington, DC, USA* (pp. 67-83).
- Gómez-Mendoza, L., and Arriaga, L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21: 1545-1555.
- Goncalves, A., Goufo, P., Barros, A., Domínguez-Perles, R., Trindade, H., Rosa, E. A., Ferreira, L., and Rodrigues, M. (2016). Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp), a renewed multipurpose crop for a more sustainable agri-food system: nutritional advantages and constraints. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 96: 2941-2951. DOI: [10.1002/jsfa.7644](https://doi.org/10.1002/jsfa.7644).
- Granados, R. R., y Sarabia, R. A. A. (2013). Cambio climático y efectos en la fenología del maíz en el DDR-Toluca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4: 435-446.
- Hanson, P. J., and Walker, A. P. (2020). Advancing global change biology through experimental manipulations: Where have we been and where might we go?. *Global Change Biology*, 26: 287-299. DOI: [10.1111/gcb.14894](https://doi.org/10.1111/gcb.14894)
- Hardarson, G. (1993). Methods for enhancing symbiotic nitrogen fixation. *Enhancement of Biological Nitrogen Fixation of Common Bean in Latin America: Results from an FAO/IAEA Co-ordinated Research Programme, 1986–1991*, 1-17.

- Heindorf, C., Reyes-Agüero, J. A., Fortanelli-Martínez, J., and van't Hooft, A. (2021). More than maize, bananas, and coffee: the inter- and intraspecific diversity of edible plants of the Huastec mayan landscape mosaics in Mexico. *Economic Botany*, 75: 158-174.
- Hou, P., Liu, Y., Xie, R., Ming, B., Ma, D., Li, S., and Mei, X. (2014). Temporal and spatial variation in accumulated temperature requirements of maize. *Field Crops Research*, 158: 55-64. DOI: 10.1016/j.fcr.2013.12.021.
- Hu, Y., Zhang, T., Liu, Y., Li, Y., Wang, M., Zhu, B., Liao, D., Yun, T., Huang, W., Zhang, W., and Zhou, Y. (2021). Pumpkin (*Cucurbita moschata*) HSP20 gene family identification and expression under heat stress. *Frontiers in Genetics*, 12: 753953. DOI: 10.3389/fgene.2021.753953.
- IPCC [Intergovernmental Panel on Climate Change]. (2014). Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. New York: Cambridge University Press. ISBN: 978-1-107-64165-5.
- Jiang, C., Edmeades, G. O., Armstead, I., Lafitte, H. R., Hayward, M. D., and Hoisington, D. (1999). Genetic analysis of adaptation differences between highland and lowland tropical maize using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 99: 1106-1119.
- Jolliffe, P. A., and Gaye, M. (1996). Dynamic of growth and yield components of bell peppers (*capsicum annum* L) to row covers and population density. *Scientia Hort.* 62: 153-164
- Jones, P., and Thornton, P. K. (2003). The potential impacts of climate change on maize production in Africa and Latin America in 2055. *Global Environmental Change*, 13: 51-59. DOI: 10.1016/S0959-3780(02)00090-0.
- Kennedy, A. D. (1995). Temperature effects of passive greenhouse apparatus in high-latitude climate change experiments. *Functional Ecology*, 340-350.
- Kirschbaum, M.U.F.; Bullock, P.; Evans, J.R.; Goulding, K.; Jarvis, P.G.; Noble, I.R.; Rounsevell, M.; Sharkey, T.D. Ecophysiological, ecological and soil processes in

- terrestrial ecosystems: a primer on general concepts and relationships. In: Watson, R.T.; Zinyowera, M.C.; Moss, R.H. Eds., editor/s. *Climate Change 1995: impacts, adaptations and mitigation of climate change: scientific -technical analyses IPCC WG II SAR*. Cambridge & New York: Cambridge University Press; 1996. 57-74. <http://hdl.handle.net/102.100.100/229218?index=1>
- Lackey, J.A. (1981). Phaseoleae. In: Polhill, R.M. y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* 1: 301-327. Royal Botanic Gardens. Kew.
- Lawlor, D. W. (2005). Plant responses to climate change: impacts and adaptation. In *Plant responses to air pollution and global change* (pp. 81-88). Springer Japan.
- Leadley, P. W., and Drake, B. G. (1993). Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange. *CO₂ and biosphere*, 3-16.
- Lobell, D. B., Bänziger, M., Magorokosho, C., and Vivek, B. (2011). Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Climate Change*, 1: 42-45.
- Marcelis, L. F. M. (1996). Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany*. 47: 1281–1291.
- Marcelis, L. F. M. (1994). Un modelo de simulación para la partición de materia seca en pepino. *Anales de Botánica* , 74: 43-52.
- Maria-Ramírez, A. (2017). Estimación de rendimiento de variedades nativas de maíz en el estado de Tlaxcala. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 13: 8-14.
- Marion, G. M., Henry, G. H. R., Freckman, D. W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M. H., Lévesque, E., Molau, P., Molgaard, A. N., Parsons, J., Svoboda, R. A., and Virginia, R. A. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3: 20-32. DOI: [10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x).
- Mbow, C., C. Rosenzweig, L.G. Barioni, T.G. Benton, M. Herrero, M. Krishnapillai, E. Liwenga, P. Pradhan, M.G. Rivera-Ferre, T. Sapkota, F.N. Tubiello, and Y. Xu,

- (2019). Food security. In *Climate Change and Land: An IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems*. P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, and J. Malley, Eds., Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Medellín-Milán P, Ávalos-Lozano JA, Magaña-Rueda VO, (2006). Programa de Acción Ante el Cambio Climático de San Luis Potosí. Agenda ambiental/SEGAM. San Luis Potosí. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/316914/PEACC_SLPcompressed.pdf
- Menssen, M., Linde, M., Omondi, E. O., Abukutsa-Onyango, M., Dinssa, F. F., and Winkelmann, T. (2017). Genetic and morphological diversity of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) entries from East Africa. *Scientia Horticulturae*, 226: 268-276. DOI: 10.1016/j.scienta.2017.08.003
- Michelsen, A., Rinnan, R., and Jonasson, S. (2012). Two decades of experimental manipulations of heaths and forest understory in the subarctic. *Ambio*, 41: 218-230.
- Møller, I. M., Jensen, P. E., and Hansson, A. (2007). Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 58: 459-481. DOI: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946.
- Monterroso, V. A., and Wien, H. C. (1990). Flower and pod abscission due to heat stress in beans. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 115: 631-634.
- Musil, C. F., Van Heerden, P. D. R., Cilliers, C. D., and Schmiedel, U. (2009). Mild experimental climate warming induces metabolic impairment and massive mortalities in southern African quartz field succulents. *Environmental and experimental botany*, 66: 79-87. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2008.11.008.

- Omae, H., Kumar, A., and Shono, M. (2012). Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *Journal of Botany*, 2012. DOI: 10.1155/2012/803413.
- Owensby, C. E., Auen, L. M., and Coyne, P. I. (1994). Biomass production in a nitrogen-fertilized, tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated levels of CO₂. *Plant and Soil*, 165: 105-113.
- Pachauri, R. K., y Reisinger, A. (2007). Climate change (2007). Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2007. Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment*.
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., and Hakala, K. (2011). Crop responses to temperature and precipitation according to long-term multi-location trials at high-latitude conditions. *The Journal of Agricultural Science*, 149: 49-62. DOI: 10.1002/cbdv.201100102.
- Peña-Valdivia, C. B., García-Nava, J. R., Aguirre R, J. R., Ybarra-Moncada, M. C., & López H, M. (2011). Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. *Chemistry & Biodiversity*, 8(12), 2211-2225.
- Pérez, G. P.; Cortinas, H. (1990). Fe-30-RB, línea de frijol tolerante a clorosis y alta productividad en el norte de Tamaulipas. XII Congreso Nacional de Fitogenética. Cd. Juárez, Chih., México. (Resumen) p.79.
- Pérez-Hernández, R. G., Cach-Pérez, M. J., Aparicio-Fabre, R., Wal, H. V. D., and Rodríguez-Robles, U. (2021). Physiological and microclimatic effects of different agricultural management practices with maize. *Botanical Sciences*, 99: 132-148.
- Porch, T. G., y Hall, A. E. (2013). Heat tolerance. *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops: Vol. 2 Target Traits*, 167-202.
- Porter, J. R., y Gawith, M. (1999). Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy*, 10(1), 23-36.

- Powell, N., Ji, X., Ravash, R., Edlington, J., y Dolferus, R. (2012). Yield stability for cereals in a changing climate. *Functional Plant Biology*, 39(7), 539-552.
- Prasad, P. V. V., Djanaguiraman, M., Stewart, Z. P., y Ciampitti, I. A. (2020). Agroclimatology of maize, Sorghum, and pearl millet. *Agroclimatology: Linking Agriculture to Climate*, 60, 201-241.
- Rötter, R. P., Palosuo, T., Pirttioja, N. K., Dubrovsky, M., Salo, T., Fronzek, S., ... y Carter, T. R. (2011). What would happen to barley production in Finland if global warming exceeded 4 C? A model-based assessment. *European Journal of Agronomy*, 35(4), 205-214.
- Ruiz, J.; Flores, H.; Ramírez, J.; González, D. (2002). Cardinal temperatures and length of maturation cycle of maize hybrid H-311 under rain fed conditions. *Agrociencia* 2002, 36, 569–577.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Duval, P., & Lindig-Cisneros, R. A. (2012). Abies religiosa habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 275, 98-106.
- Sánchez Morales, P., y Romero Arenas, O. (2018). Evaluación de la sustentabilidad del sistema milpa en el estado de Tlaxcala, México. *Revista de El Colegio de San Luis*, 8(15), 107-134.
- Segura-Campos, M., Ruiz-Ruiz, J., Chel-Guerrero, L., y Betancur-Ancona, D. (2013). Antioxidant activity of Vigna unguiculata L. walp and hard-to-cook Phaseolus vulgaris L. protein hydrolysates. *CyTA-Journal of Food*, 11(3), 208-215.
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F. S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., ... y Rustad, L. (2000). Global Warming and Terrestrial Ecosystems: A Conceptual Framework for Analysis: Ecosystem responses to global warming will be complex and varied. Ecosystem warming experiments hold great potential for providing insights on ways terrestrial ecosystems will respond to upcoming decades of climate change. Documentation of initial conditions provides the context for understanding and predicting ecosystem responses. *Bioscience*, 50(10), 871-882.

- SIAP (Servicio de Información Agrícola y Pesquera) consultado en 2023. Cierre Agrícola. Recuperado de <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. (2015). *Plant physiology and development* (No. Ed. 6). Sinauer Associates Incorporated.
- Wahid, A. (2007). Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research*, 120, 219-228.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., y Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223.
- Wan, Y., You, S., Li, Y., Wang, B., Gao, Q., Qin, X., y Liu, S. (2014). Application Effects of In Situ Simulated Temperature and CO₂ Concentration Increases in Early Rice Using Open-Top Chambers. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 30(5), 123-130.
- Wang, L., Zhou, H., Guo, S., An, Y., Shu, S., Lu, N., y Sun, J. (2018). Exogenous spermidine maintains the chloroplast structure of cucumber seedlings and inhibits the degradation of photosynthetic protein complexes under high-temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40, 1-15.
- Wollenweber, B., Porter, J. R., y Schellberg, J. (2003). Lack of interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189(3), 142-150.
- Yang, F., Jørgensen, A. D., Li, H., Søndergaard, I., Finnie, C., Svensson, B., ... y Jacobsen, S. (2011). Implications of high-temperature events and water deficits on protein profiles in wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett) grain. *Proteomics*, 11(9), 1684-1695.

CAPÍTULO II

Alteraciones en el Rendimiento el Maíz, Frijol y Calabaza en Sistemas Milpa por Efecto del Calentamiento Inducido

Mariana Morón-Herández¹, Hugo M. Ramírez-Tobías¹, Ángel Natanael Rojas Velázquez¹, Cecilia Beatriz Peña-Valdivia²

¹ Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Facultad de Agronomía y Veterinaria, Carretera San Luis Potosí-Matehuala Km. 14.5. Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, México, C.P. 78321.

² Colegio de Postgraduados Campus Montecillo en el Posgrado en Botánica. Km. 36.5, México 136 5, Montecillo, 56264 Montecillo, Estado de México, México.

RESUMEN

Los efectos del calentamiento inducido (CI) fueron evaluados en los componentes de rendimiento de un sistema de policultivo milpa, que incluyó maíz, calabaza y frijol. Seis cámaras de techo abierto (OTC) se utilizaron para inducir calentamiento ambiental y se compararon con seis parcelas testigos en condiciones ambientales naturales (factor 1, tratamiento: calor inducido o testigo). Los tres cultivos (factor 2, tipo de cultivo, cereal, cucurbitácea y leguminosa) correspondieron a genotipos de tres regiones agroclimáticas de San Luis Potosí (*Altiplano*, *Media* y *Huasteca*; factor 3, genotipo). El CI disminuyó el rendimiento de semilla de los tres cultivos a un tercio del testigo. En maíz la interacción por efectos simples del ambiente y el genotipo fueron significativas; estas tuvieron efecto en el diámetro de mazorca (mm), peso de mazorca (g), número de mazorcas por planta y peso de 100 granos (g), las que disminuyeron debido a CI y los genotipos más afectados fueron *Media*, en el diámetro de mazorca, y *Altiplano*, en el peso de mazorca y peso de 100 granos. El frijol y la calabaza redujeron su rendimiento por el CI, aunque en magnitud diferente según la procedencia. El frijol de procedencia *Media* disminuyó hasta siete veces y los de *Altiplano* y *Huasteca* cuatro veces. La calabaza de la milpa de *Huasteca* redujo su rendimiento cuatro veces y la de *Altiplano* y *Media* tres veces. Los demás componentes de rendimiento del maíz se afectaron drásticamente por el CI en dependencia del genotipo. El CI afecta el rendimiento y sus componentes en maíz, calabaza y frijol cultivados en el

sistema milpa; el genotipo *Huasteca* es el menos afectado debido a sus características climáticas de origen.

Palabras clave: estrés térmico, policultivo, cámara de techo abierto, rendimiento, componentes del rendimiento.

ABSTRACT

The effects of induced heating (IC) were evaluated on the yield components of a milpa polyculture system, which included maize, squash, and beans. Six open-roof chambers (OTC) were used to induce ambient heating and compared with six control plots under natural environmental conditions (factor 1, treatment: induced or control heat). The three crops (factor 2, crop type, cereal, cucurbit, and legume) corresponded to genotypes from three agroclimatic regions of San Luis Potosí (Altiplano, Media, and Huasteca; factor 3, genotype). The CI reduced the seed yield of the three crops to one third of the control. In corn, the interaction due to simple effects of the environment and the genotype were significant; these had an effect on ear diameter (mm), ear weight (g), number of ears per plant and weight of 100 grains (g), those that decreased due to CI and the most affected genotypes were Medium, in diameter ear, and Altiplano, in the weight of ear and weight of 100 grains. Beans and squash reduced their yield due to CI, although to a different magnitude depending on the origin. Beans from the Median provenance decreased up to seven times and those from the Altiplano and Huasteca four times. The squash from the Huasteca milpa reduced its yield four times and that of the Altiplano and Media three times. The other components of maize yield will be affected distributed by the CI depending on the genotype. The CI affects the yield and its components in corn, squash and beans grown in the milpa system; the Huasteca genotype is the least affected due to its climatic characteristics of origin.

Keywords: heat stress, polyculture, open roof chamber, yield, yield components.

INTRODUCCIÓN

El estrés por calor se refiere a los daños duraderos que pueden experimentar las plantas cuando se enfrentan a temperaturas elevadas. Este fenómeno es complejo y depende de varios factores, incluyendo cuánto tiempo dura el estrés, qué tan rápido aumenta la temperatura y cuál es la temperatura máxima alcanzada. En el futuro, se espera que el estrés por calor tenga un impacto significativo en los rendimientos de los cultivos, lo que podría ser muy perjudicial (Porch y Hall, 2013; Wahid *et al.*, 2007). La producción de la milpa en San Luis Potosí, México, según datos del Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera en 2022 (SIAP, 2022), es la siguiente: maíz para grano en el municipio fue 1,966.24 ton/ha y la de frijol fue 279.18 ton/ha; la de calabaza “chihua” en el estado fue 72.59 ton/ha. Sánchez y Romero (2018) concluyeron que el cultivo en el sistema tradicional milpa tiene varias ventajas comparado con la siembra en monocultivo, porque se produce una diversidad de alimentos, se aprovecha mejor el espacio cultivado, las especies se complementan, la dependencia e impacto ambiental de insumos agroquímicos y maquinaria es menor. Además, este sistema permite conservar la agrobiodiversidad.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto del aumento de la temperatura ambiente, simulando el cambio climático, en el rendimiento y sus componentes de los cultivos de la milpa originarios de zonas agroecológicas diversas de San Luis Potosí. Los resultados podrán aplicarlos agricultores y personas tomadoras de decisiones en el ámbito agrícola para enfrentar los retos actuales y futuros derivados del aumento de la temperatura por el cambio climático. La hipótesis es que el aumento inducido de la temperatura impacta negativamente el rendimiento de los cultivos de la milpa (maíz, frijol y calabaza) y reduce el rendimiento y sus componentes dependiendo la región agroclimática de origen; además, los cultivos de la región de clima cálido-húmedo son los más resistentes al estrés por calor debido a su adaptabilidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de experimento

El estudio se desarrolló en el campo experimental de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, en el municipio de Soledad de Graciano Sánchez, ejido Palma de la Cruz, a 14.5 km de la carretera No. 57, San Luis Potosí - Matchuala en el Estado de San Luis Potosí, México (22° 14' 10" LN, 100° 53' 10" LO y 1835 m de altitud).

Doce parcelas hexagonales de 12 m de diámetro se establecieron para el estudio; de ellas seis fueron asignadas a la evaluación con Calentamiento Inducido (CI) y las otras seis como testigo. Cámaras de techo abierto (OTC, por sus siglas en inglés), con el diseño propuesto por Marion *et al.* (1997) y modificado por Diédhiou (2022), se utilizaron para el CI. Estas cámaras de techo abierto consistieron en estructuras hexagonales con perímetro de 12 m y altura de 3 m (Figura 1). Cada OTC fue cubierta con un plástico transparente. Estas cámaras permiten el calentamiento pasivo y, por su diseño sencillo, permiten evaluar con facilidad cómo responden las plantas al calentamiento global en el campo. Estudios previos demostraron que las OTC permiten el aumento de la T^a del aire durante el día entre 1.9 y 5.0 °C respecto al exterior (Musil *et al.*, 2009; Aragón-Gastélum *et al.*, 2017). Por otro lado, las parcelas testigo se mantuvieron sin alguna estructura, es decir en condiciones ambientales naturales.

El suelo del sitio de estudio fue de tipo xerosol háplico, con textura media, contenido bajo de sales, pH alcalino (pH = 8.04), contenido moderadamente bajo de materia orgánica, aporte alto de P disponible, aporte considerable de K y suministro moderado de N inorgánico. Antes de la siembra se preparó el terreno, con tractor, y se aplicó riego hasta saturación del suelo el día previo a la siembra. Las semillas se sembraron manualmente, colocando cuatro de ellas en hoyos con profundidad de 7 cm, distancia de 20 cm entre ellos y 80 cm entre surcos.

Los cultivos estudiados fueron maíz, frijol y calabaza. Las semillas provenían de tres zonas agroecológicas de San Luis Potosí, correspondientes a los climas cálido y seco (*Altiplano*), templado (*Media*) y cálido y húmedo (*Huasteca*) (García, 2004). Las semillas

fueron donadas por productores de cada zonas y que las han cultivado tradicionalmente. Posterior a la emergencia de las plantas, se empleó riego uniforme, semanalmente, en todas las parcelas. La densidad inicial fue aproximada de 40,000 plantas por ha. plantas de frijol y calabaza estuvieron intercaladas entre las de maíz en proporción 2:1 en cada bloque; así, el total fue de ocho plantas de calabaza y 12 plantas de frijol en cada bloque.

Diseño experimental

El diseño del experimento fue completamente aleatorio. El arreglo fue factorial $2 \times 3 \times 3$. Los factor y niveles fueron ambiente: con y sin CI (ambiente dentro de las OTC y testigo), cultivo: con tres niveles (maíz, frijol y calabaza, o cereal, leguminosa y cucurbitácea) y procedencia o zona agroecológica de las semillas; *Altiplano*, *Media* y *Huasteca*.

Microambiente

Para evaluar cómo las cámaras de techo abierto modificaron las condiciones ambientales, se monitorearon las temperaturas del aire (T^a) mínimas, medias y máximas y las humedades relativas (HR) mínimas, medias y máximas en OTC y testigos durante el experimento a 15 cm del suelo (P1) y a 150 cm del suelo (P2). Se utilizaron registradores de datos HOBO U23 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) para obtener parámetros diarios de T^a y HR. Se calcularon los grados día acumulados utilizando la temperatura media diaria del aire y una temperatura base específica para cada cultivo. Se realizaron cálculos de los grados día acumulados (GDA) utilizando el enfoque clásico de método residual, como se describe en la expresión siguiente según Ruiz *et al.* (2002):

$$\text{Unidades de calor acumuladas diarias} = \text{TMDA} - T_b$$

Donde:

- TMDA: temperatura media diaria del aire
- T_b : Temperatura base, que fue de 10°C para maíz (P2) y 8.3°C para frijol y calabaza (P1) (Hou *et al.*, 2014; Diédhiou *et al.*, 2022).

Los GDA a 15 cm del suelo (P1) en las parcelas sometidas a CI fue 532 unidades mayor que en las parcelas testigo. A 150 cm del suelo (P2), la diferencia entre las parcelas con CI y las de testigo fue de 951 GDA.

En términos generales, se observó que tanto la humedad relativa mínima, media y máxima (HR Min, HR Med y HR Max) como la temperatura mínima, media y máxima (T^a Min, T^a Med y T^a Max) fueron mayores dentro de las estructuras de calentamiento inducido (OTC) en comparación con las parcelas de testigo (Cuadro 2.1)

Cuadro 2.1. Condiciones microclimáticas, a 15 cm del suelo (P1) y a 150 cm del suelo (P2) en las parcelas testigo y dentro de cámaras OTC, con incremento de la temperatura ambiente (calor inducido, CI) durante el desarrollo de maíz, frijol y calabaza en sistema milpa.

Variable	Cámara OTC		Testigo	
	P1	P2	P1	P2
Humedad relativa mínima (%)	43±1.1	38±1	29±0.8	27±0.8
Humedad relativa media (%)	65±0.6	67±0.6	55±0.5	56±0.4
Humedad relativa máxima (%)	87±0.3	96±0.3	82±0.5	86±0.2
Temperatura mínima (°C)	15±0.1	17±0.2	12±0.1	13±0.2
Temperatura media (°C)	25±0.2	28±0.3	20±0.2	21±0.2
Temperatura máxima (°C)	34±0.4	33±0.4	30±0.3	29±0.3

Evaluaciones del rendimiento y sus componentes

La cosecha se llevó a cabo en octubre, en el momento en el que los cultivos estaban en madurez fisiológica. Esta etapa se determinó mediante el color de las estructuras de las plantas y la dureza de los granos. En el caso de maíz, 20 mazorcas maduras por parcela se cosecharon al azar, luego se secaron al aire, en la sombra a temperatura ambiente (18 °C) hasta que el desgranado manual fuera fácil (Maria *et al.*, 2017).

Los componentes del rendimiento evaluados en maíz fueron: longitud y diámetro de las mazorcas, cantidad de mazorcas por planta, peso de las mazorcas, peso de 100 granos por parcela y el rendimiento total por parcela de semilla de maíz. El diámetro de las mazorcas se calculó con Vernier Caliper, la longitud de las mazorcas se midió con una

regla graduada. La cantidad de mazorcas por planta se determinó en 20 plantas por parcela. El peso de las mazorcas y de 100 granos por parcela se determinó en báscula de laboratorio. El rendimiento de semilla de maíz se calculó a partir de los datos de la densidad de siembra, número de mazorcas por planta, número de granos por mazorca y peso de 100 granos por parcela.

El rendimiento de semilla de frijol y calabaza se calculó a partir del peso total de los granos cosechados en el primer caso y en el fruto en el caso de la calabaza y mediante la conversión basada en la densidad de plantas. Los resultados se expresaron en ton/ha en los tres cultivos.

Análisis estadístico

El análisis estadístico se aplicó a todos los resultados, incluidos los del microambiente. Previo a los análisis, se verificó la normalidad de los datos y se aplicaron transformaciones cuando fue necesario. Los datos de rendimiento y sus componentes se analizaron con el procedimiento GLM del programa Statistical Analysis System (SAS, 2003).

El modelo para el análisis incluyó dos factores fijos: 'Tratamientos' (T) y 'Genotipos' (G), así como su interacción 'genotipos x tratamiento' para cada cultivo. Para determinar si existían diferencias significativas entre las medias de los tratamientos se aplicó la comparación múltiple de medias de Tukey. Los valores de p menores a 0.05, 0.01 y 0.001 se consideraron indicativos de efectos e interacciones significativas. Los parámetros en los que existió interacción significativa TxG se presentan en gráficas y las medias de los efectos simples de los factores se presentan tabulados. Los resultados se presentan como medias $\pm$ el error estándar. Los gráficos fueron generados con Excel, versión 202.

RESULTADOS

Efecto del CI en el rendimiento y sus componentes en la milpa

Las respuestas del rendimiento y sus componentes al CI fueron diversas y sólo algunas interacciones tratamiento y genotipos (T×G) fueron significativas. En el caso del maíz la longitud de las mazorcas disminuyeron 31% por efecto del CI, respecto al testigo; las mazorcas menores (30%) debido al CI fueron las de la zona *Media* (Figura 2.1 a).

El rendimiento de semilla del frijol y del fruto de la calabaza el disminuyó ($p<0.005$) por efecto del CI y difirió entre los testigos de los genotipos (T×G). En el caso del frijol la disminución representó más de la mitad por efecto del CI respecto al testigo; además, el rendimiento del testigo *Huasteca* fue mayor ($p<0.005$) respecto a los testigos *Altiplano* y *Media* (Figura 2.1 b). En el caso de la calabaza la caída del rendimiento por efecto del CI fue más de dos tercios respecto al testigo. En este cultivo el rendimiento del testigo de *Huasteca* superó en casi una tercera parte los rendimientos de *Altiplano* y de *Media* (Figura 2.1 c).

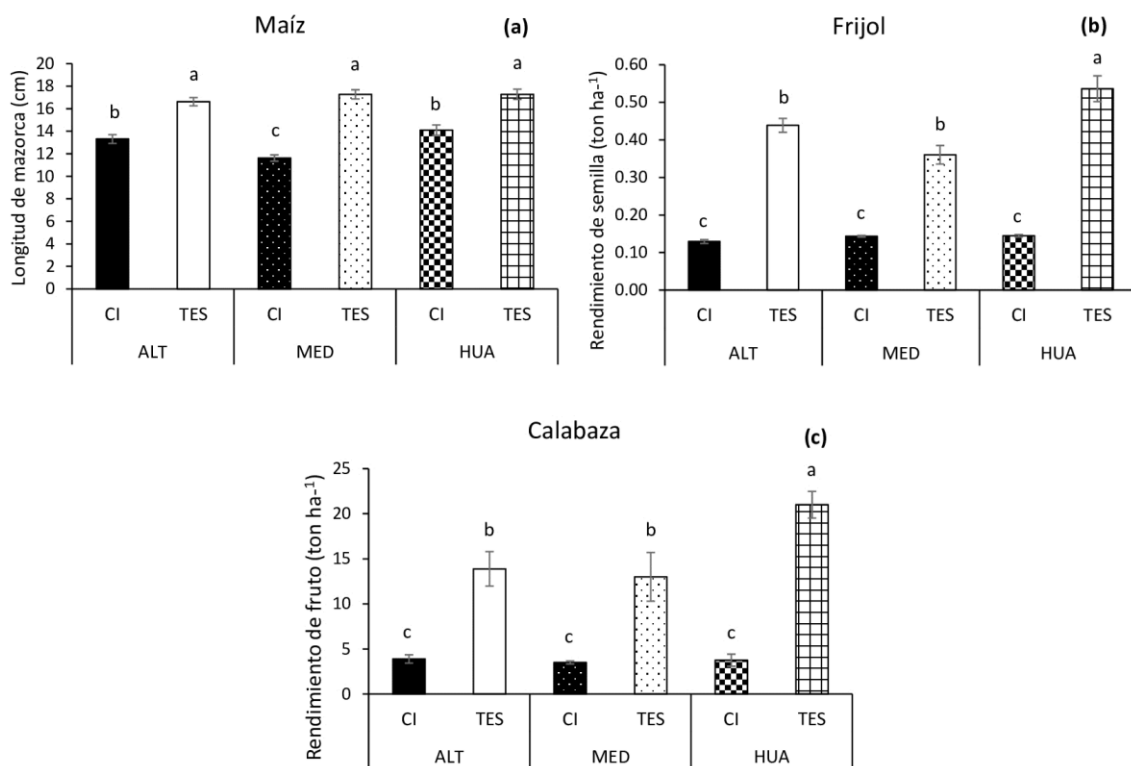


Figura 2.1. Longitud de mazorca de maíz y rendimiento de semilla de frijol y calabaza ($\pm$ E. E) por efecto de calor inducido (CI) y en los testigos (TES). Los genotipos provienen de las zonas ALT: Altiplano (clima cálido-seco), MED: Media (clima templado) o HUA: Huasteca (clima cálido y húmedo). Las letras sobre las barras indican diferencias significativas, según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p \leq 0.05$), dentro de cada cultivo. $n=20$

Los efectos simples de tratamiento o genotipo modificaron significativamente el diámetro de mazorca (mm), peso de mazorca (g), rendimiento de semilla (ton ha⁻¹), número de mazorcas por planta y peso de 100 granos (g) (Cuadro 2.2). El diámetro de mazorca disminuyó 144 cm por efecto del CI respecto al testigo. El número de mazorcas por planta, el peso de la mazorca y el rendimiento de semilla disminuyeron 74%, 36 % y 52% por efecto del CI respecto a las parcelas de testigo.

Sobre la respuesta al genotipo en el diámetro de mazorca del genotipo de clima cálido y húmedo (*Huasteca*) fue 122% inferior comparado con *Altiplano* y *Media*. Además, *Huasteca* fue el genotipo con menor peso de mazorca, el que representó 30% menos respecto a los otros dos genotipos. Al contrario, el genotipo *Media* presentó mayor

peso de 100 granos. En promedio, el rendimiento de semilla en las parcelas *Huasteca* resultó 43% menor respecto a los genotipos *Altiplano* y *Media*.

Cuadro 2.2. Rendimiento y sus componentes $\pm$ E.E. de maíz con y sin calor inducido (CI). Los valores seguidos con letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$) en las líneas.

Cultivo	Diámetro de mazorca (mm)			Número de mazorcas por planta		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	40±1b	54±1a		2±0.1b	3±0.1a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	48±2a	43±2b	49±1a	2.5±0.16a	3±0.1a	2±0.1a
	Peso de mazorca (g)			Peso de 100 granos (g)		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	100±11b	156±6a		51±10a	68±5a	
Genotipo			Genotipo			
<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	
100±4b	148±10a	135±16a	54±0.7b	83±1.4a	67±0.1ba	
Rendimiento (ton ha ⁻¹)						
Tratamiento						
CI	Testigo					
2±0.2b	5±0.2a					
Genotipo						
<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>				
4±0.3a	5±0.4a	2.5±0.3b				

DISCUSIÓN

Los hallazgos de este estudio indican que el CI afectó el rendimiento de los cultivos de la milpa, y que ese efecto depende de los genotipos. El CI promovió el crecimiento de las plantas, ya que su altura fue mayor (Capítulo I de la presente tesis); sin embargo, a pesar de ese efecto, el rendimiento de los cultivos en la milpa disminuyó drásticamente. Estos resultados confirman que el incremento de la temperatura ambiente, mediante OTC, generó estrés por calor en las plantas del sistema milpa y, a la vez, este alteró las actividades de fuente-sumidero diferentemente en las etapas vegetativa y reproductiva. El efecto mayor en la última etapa conduce a la disminución drástica de la producción final de semillas (Taiz y Zeiger, 2006). La partición de la materia seca, que es el resultado del flujo de asimilados fotosintéticos desde los órganos fuente, cómo las hojas, hasta los órganos sumideros, que pueden ser los meristemos, órganos de almacenamiento o estructuras reproductivas (Marcelis, 1994, 1996), se incrementa en el intervalo entre 10 °C y 30 °C en cereales (Farrar, 1988). La disminución severa del crecimiento, el rendimiento de grano y el índice de cosecha en cereales expuestos a altas temperaturas se ha documentado; ese efecto está relacionado con cambios en la actividad de los órganos fuente y limitaciones en los órganos sumideros debido a la sensibilidad de la floración, la esterilidad del polen, la formación de ovarios, la fertilización y el aborto de granos en circunstancias de alta temperatura (Porter y Gawith, 1999; Wollenweber *et al.*, 2003; Wahid *et al.*, 2007; Barnabás *et al.*, 2008). Además, Dias y Lidón, 2009 observaron que cuando las temperaturas medias aumentaron de 25°C a 31°C la tasa de llenado de grano mejoró. Sin embargo, a pesar de esta mejora el rendimiento final de grano disminuyó. En ese estudio, la caída del rendimiento fue resultado de un período de llenado de grano más corto debido al estrés por calor, este también reduce la asimilación y partición de C, y su redistribución junto con la de N en las plantas (Calderini *et al.* 2006). Estas variaciones afectan negativamente el metabolismo de las proteínas y el almidón en las hojas, que son moléculas centrales para el crecimiento y expresión del rendimiento y la calidad de la semilla (Yang *et al.*, 2011). Esto permite explicar por qué a pesar de que el CI benefició el crecimiento de las plantas en el presente estudio, *i.e.*, altura, el rendimiento decayó notablemente.

Es probable que existan variantes de maíz con mayor tolerancia al aumento de la temperatura resultante al del cambio climático. Al respecto, la riqueza de variantes de maíz en México representa el potencial de selección para la adaptación. Lobell *et al.* (2011) observaron que en áreas donde la temperatura promedio está por debajo de 23 °C, el maíz se beneficia del calentamiento ambiental. Esos autores concluyeron que lo anterior se debe a los efectos positivos de los grados día acumulados (GDA), entre 8 °C y 30 °C, en el desarrollo del cultivo. En estas condiciones, el aumento en la temperatura, en un intervalo determinado, puede mejorar el rendimiento del maíz. Además, en ese estudio también señalaron que en áreas donde la temperatura promedio es superior a 25 °C se observa disminución en los rendimientos a medida que aumenta la T^a y por la exposición frecuente a temperaturas superiores a 30 °C.

Respecto al rendimiento de frijol, Ahmed *et al.* (1992) y Monterroso y Wien (1990) reportaron la sensibilidad de la etapa reproductiva de frijol a la temperatura alta; ya que, el calor reduce el rendimiento por alteración en la formación de vainas y semillas y mayor abscisión de yemas florales, flores y vainas. Cuando se trata de la reducción del rendimiento de la calabaza debido al aumento de la temperatura ambiental, Omae *et al.* (2012) señalan que el estrés causado por el ambiente, como el incremento de la temperatura, representa uno de los factores clave que limitan la mejora en la productividad de las hortalizas cucurbitáceas.

El factor genotipo también exhibió respuestas diversas en el rendimiento del maíz *Huasteca* fue el genotipo que mostró el rendimiento menor (Cuadro 2.2). Al respecto, Edreira y Otegui (2012) examinaron el comportamiento de híbridos de maíz de regiones templadas y tropicales a episodios breves de temperaturas superiores a la óptima (25°C), durante la etapa de floración. Los investigadores observaron que los genotipos de origen tropical mostraron rendimiento superior en comparación con los genotipos de origen templado. Esos autores que esta ventaja en el rendimiento, asociada a la base genética tropical, parecía estar vinculada a la reducción del aborto del grano (Edreira *et al.*, 2011) y a su índice de cosecha estable (Edreira y Otegui, 2012). Estos genotipos tropicales demostraron mayor capacidad para retener y desarrollar los granos en condiciones de estrés por calor. No obstante, no se estableció la conexión directa entre las diferencias del

rendimiento de grano y el número de granos por planta dependiente de la producción de asimilados o del crecimiento reproductivo. Esto indica que pueden existir otros factores o mecanismos involucrados en la respuesta de los genotipos tropicales al estrés por calor.

En cuanto al factor genotipo en frijol, se observó que el genotipo *Huasteca*, correspondiente a clima cálido y húmedo, tuvo mayor rendimiento sin CI (testigo). Omae *et al.* (2012) observaron que los cultivares de frijol que son susceptibles a temperaturas elevadas muestran tasas de rendimiento más bajas. Al respecto, la zona *Huasteca* es la que tiene mayor temperatura de las tres evaluadas; por lo que, los cultivares de esta zona están adaptadas a las temperaturas mayores. Los mejoradores de frijol en México han desarrollado cultivares de frijol con hábitos de crecimiento postrado e indeterminado similares a las razas locales de frijol pinto en las tierras altas semiáridas (Acosta y Ochoa, 1995).

Respecto al factor genotipo en calabaza, en los últimos años, las temperaturas extremas cada vez más frecuentes han limitado seriamente la calidad y el rendimiento de las cucurbitáceas (Hu *et al.*, 2021). El genotipo *Huasteca* presentó el rendimiento mayor sin CI (testigo). La calabaza anco (*Cucurbita moschata*) es tolerante a diversos factores generadores de estrés abiótico y, a menudo, se usa como patrón para mejorar la tolerancia al estrés de otras cucurbitáceas (Cao *et al.*, 2017); esta variedad es típica de climas cálidos y húmedos como *Huasteca*. Es probable que las variedades adaptadas a este clima sean resistentes al calor; por lo que, ya ha sido utilizada para estudiar su mecanismo de tolerancia al calor (Hu *et al.*, 2021).

CONCLUSIONES

Los efectos del CI sobre el rendimiento y sus componentes en las especies cultivadas en sistema milpa son demostrables con el uso de OTC. En general, el CI disminuye drásticamente el rendimiento de semilla y las estructuras relacionadas con este, como diámetro y peso de mazorca, número de mazorcas por planta y peso de 100 granos, en maíz, frijol y calabaza cultivados en la milpa. El efecto del CI en el rendimiento y sus componentes varía con clima de procedencia de los cultivos (genotipos *Altiplano*, *Media* y *Huasteca*) y del cultivo.

El efecto del CI en el rendimiento y sus componentes maíz es evidente, ya que en este estudio el genotipo *Huasteca* presentó el rendimiento de semilla menor, el diámetro menor de la mazorca correspondió al de la zona *Media*, y el peso de mazorca y de 100 granos menores fue el de *Altiplano*. De acuerdo con lo anterior, se comprobó la hipótesis de que el CI disminuye el rendimiento de los tres cultivos de la milpa y las variables de rendimiento del maíz.

El rendimiento de semilla de frijol y calabaza permitió comprobar la hipótesis de que genotipos de clima cálido y húmedo muestran mayor tolerancia al CI; en maíz esta hipótesis fue parcialmente confirmada, ya que únicamente el diámetro de mazorca y peso de mazorca *Altiplano* y *Huasteca* mostraron los valores mayores.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Gallegos, J. A., Ochoa-Márquez, R., Arrieta-Montiel, M. P., Ibarra-Pérez, F., Ravelero, A. P., y Valdez, I. S. (1995). Registration of ‘Pinto Villa’ common bean. *Crop Science*, 35(4), 1211-1211. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci.1995.0011183X003500040062x>
- Ahmed, F. E., Hall, A. E., y DeMason, D. A. (1992). Heat injury during floral development in cowpea (*Vigna unguiculata*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 79(7), 784-791. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb13655.x>
- Aragón-Gastélum, J. L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., y Flores, J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*, 32(1), 92-99. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12120>
- Barnabás, B., Jäger, K., y Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 31(1), 11-38. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>
- Calderini, D. F., Reynolds, M. P., y Slafer, G. A. (2006). Source–sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat, and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(2), 227-233. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR05107>
- Cao, H., Wang, L., Nawaz, M. A., Niu, M., Sun, J., Xie, J., ... y Bie, Z. (2017). Ectopic expression of pumpkin NAC transcription factor CmNAC1 improves multiple abiotic stress tolerance in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2052. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02052>
- Dias, A. S., y Lidon, F. C. (2009). Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat, under heat stress after anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(2), 137-147. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00347.x>
- Diédhiou, I., Ramírez-Tobías, H. M., Fortanelli-Martinez, J., y Flores-Ramírez, R. (2022). Maize intercropping in the traditional “Milpa” system. Physiological,

- morphological, and agronomical parameters under induced warming: Evidence of related effect of climate change in San Luis Potosí (Mexico). *Life*, 12(10), 1589. DOI: <https://doi.org/10.3390/life12101589>
- Edreira, J. I. R., y Otegui, M. E. (2012). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*, 130, 87-98. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.009>
- Edreira, J. R., Carpici, E. B., Sammarro, D., y Otegui, M. E. (2011). Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research*, 123(2), 62-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.04.015>
- Farrar, J. F. (1988). Temperature and the partitioning and translocation of carbon. In *Symposia of the Society for Experimental Biology* Vol. 42, pp. 203-235.
- García, E. (2004), Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: México, D.F, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, Serie Libros, 5a ed., 90 p
- Hou, P., Liu, Y., Xie, R., Ming, B., Ma, D., Li, S., Mei, X. (2014). Temporal and spatial variation in accumulated temperature requirements of maize. *Field Crops Res.*, 158, 55–64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.021>
- Hu, Y., Zhang, T., Liu, Y., Li, Y., Wang, M., Zhu, B., ... y Zhou, Y. (2021). Pumpkin (*Cucurbita moschata*) HSP20 gene family identification and expression under heat stress. *Frontiers in Genetics*, 12, 753953. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.753953>
- Lobell, D. B., Bänziger, M., Magorokosho, C., y Vivek, B. (2011). Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Climate Change*, 1(1), 42-45. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1043>
- Marcelis, L. F. M. (1994). A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. *Annals of Botany*, 74(1), 43-52. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1092>

- Marcelis, L. F. M. (1996). Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany*, 47 (Special_Issue), 1281-1291.
- Maria-Ramírez, A. (2017). Estimación de rendimiento de variedades nativas de maíz en el estado de Tlaxcala. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 13(1), 8-14. DOI: <https://revista.itson.edu.mx/index.php/rlrn/article/view/259>.
- Marion, G. M., Henry, G. H. R., Freckman, D. W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M. H., ... y Virginia, R. A. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3(S1), 20-32. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x>
- Monterroso, V. A., y Wien, H. C. (1990). Flower and pod abscission due to heat stress in beans. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 115(4), 631-634. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.115.4.631>
- Musil, C. F., Van Heerden, P. D. R., Cilliers, C. D., y Schmiedel, U. (2009). Mild experimental climate warming induces metabolic impairment and massive mortalities in southern African quartz field succulents. *Environmental and Experimental Botany*, 66(1), 79-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.11.008>
- Omae, H., Kumar, A., y Shono, M. (2012). Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *Journal of Botany*, 2012. DOI: doi:10.1155/2012/803413
- Porch, T. G., y Hall, A. E. (2013). Heat tolerance. *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops: Vol. 2 Target Traits*, 167-202.
- Porter, J. R., y Gawith, M. (1999). Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy*, 10(1), 23-36. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(98\)00047-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00047-1)
- Ruiz, J., Flores, H. Ramírez, J. y González, D. (2002) Cardinal temperatures and length of maturation cycle of maize hybrid H-311 under rain fed conditions. *Agrociencia* 36, 569–577.

- Sánchez-Morales, P., y Romero-Arenas, O. (2018). Evaluación de la sustentabilidad del sistema milpa en el estado de Tlaxcala, México. *Revista de El Colegio de San Luis*, 8(15), 107-134. DOI:
- SIAP (Servicio de Información Agrícola y Pesquera) consultado en 2023. Cierre Agrícola. Recuperado de <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development* (No. Ed. 6). Sinauer Associates Incorporated.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., y Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Wollenweber, B., Porter, J. R., y Schellberg, J. (2003). Lack of interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189(3), 142-150. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2003.00025.x>
- Yang, F., Jørgensen, A. D., Li, H., Søndergaard, I., Finnie, C., Svensson, B., ... y Jacobsen, S. (2011). Implications of high-temperature events and water deficits on protein profiles in wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett) grain. *Proteomics*, 11(9), 1684-1695. DOI: <https://doi.org/10.1002/pmic.201000654>

CAPÍTULO III

Efecto del Calentamiento Inducido en la Fluorescencia de la Clorofila e Intercambio de Gases en un Sistema Milpa de Maíz, Frijol y Calabaza

Mariana Morón-Herández¹, Hugo M. Ramírez-Tobías¹, Ángel Natanael Rojas-Velázquez¹, Cecilia Beatriz Peña-Valdivia²

¹ Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Facultad de Agronomía y Veterinaria, Carretera San Luis Potosí-Matehuala Km. 14.5. Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, México, C.P. 78321.

² Colegio de Postgraduados Campus Montecillo en el Posgrado en Botánica. Km. 36.5, México 136 5, Montecillo, 56264 Montecillo, Estado de México, México.

RESUMEN

La milpa es un sistema tradicional de policultivo, constituido principalmente por maíz, frijol y calabaza. Actualmente su productividad se ve amenazada por el aumento de temperatura debido al cambio climático. El objetivo del presente estudio fue evaluar el estrés fisiológico calórico en el sistema milpa (maíz, frijol y calabaza), en etapa vegetativa, con 45 días de edad o posteriores a la siembra y en etapa reproductiva con 75 días posteriores a la siembra. Las semillas de tres procedencias agroclimáticas (*Altiplano*, *Media* y *Huasteca*) de San Luis Potosí, México, se sembraron fuera (testigo) y dentro de cámaras con techo abierto (OTC) para evaluar los efectos del calentamiento inducido (CI) mediante los parámetros de fluorescencia de la clorofila, fotoquímica de la fotosíntesis e intercambio de gases. Las interacciones entre tratamiento y genotipo mostraron la respuesta única de cada cultivo al CI. En maíz, la tasa de transporte de electrones (ETR) disminuyó hasta 35 % en CI *Altiplano*; en calabaza la disminución fue hasta 37 % en CI *Media* y CI *Huasteca*. El rendimiento cuántico de fotosistema II (Φ PSII) en maíz y calabaza se redujo significativamente por efecto de CI; la eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm) fue 7 % menor en frijol CI *Media* y CI *Huasteca*. En los tratamientos, ETR disminuyó hasta 29 % en frijol y calabaza debido al CI; Fv/Fm disminuyó en maíz, frijol y calabaza en 1.4, 5.0 y 4.0 % respectivamente; Φ PSII también se afectó en maíz. En los genotipos, Fv/Fm aumentó 4 % en calabaza *Media* y Φ PSII incrementó 33 % en maíz

Huasteca. En el coeficiente de extinción fotoquímico (qP), *Huasteca* superó en 21 % a *Altiplano* y *Media*. En el intercambio de gases en maíz CI *Media* mostró la tasa de asimilación neta de CO₂(A) mayor con CI. El CI afectó A, conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y eficiencia de uso de agua (EUAi) comparado con testigo. En genotipo *Huasteca* de frijol Gs aumentó 62.5 %, E en *Altiplano* y *Media* disminuyeron 37 % en comparación con *Huasteca*. Las plantas de milpa exhiben respuestas parcialmente diferentes al CI, lo que sugiere que han desarrollado adaptaciones y ajustes metabólicos específicos para enfrentar el estrés causado por el aumento de temperatura. Las interacciones entre los tratamientos de CI y los genotipos de las plantas destacan la importancia de la variabilidad genética en la adaptación de las plantas al cambio climático.

Palabras clave: estrés por calor, fotosíntesis, cámaras de techo abierto, policultivo tradicional

ABSTRACT

The milpa is a traditional polyculture system, consisting mainly of corn, beans and squash. Currently its productivity is threatened by the increase in temperature due to climate change. The objective of this study was to evaluate the physiological heat stress in the milpa system (corn, beans and squash), in the vegetative stage, 45 days old or after sowing, and in the reproductive stage, 75 days after sowing. Seeds from three agroclimatic provenances (*Altiplano*, *Media* and *Huasteca*) from San Luis Potosí, México, were sown outside (control) and inside open-top chambers (OTC) to evaluate the effects of induced warming (IC) through the parameters of chlorophyll fluorescence, photochemistry of photosynthesis and gas exchange. The interactions between treatment and genotype showed the unique response of each crop to the CI. In corn, the electron transport rate (ETR) decreased up to 35 % in CI *Altiplano*; in pumpkin the decrease was up to 37 % in CI *Media* and CI *Huasteca*. The quantum yield of photosystem II (Φ PSII) in maize and squash was significantly reduced by CI effect; the maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) was 7 % lower in CI *Media* and CI *Huasteca* beans. In the treatments, ETR decreased up to 29 % in beans and squash due to CI; Fv/Fm decreased in corn, beans and squash by 1.4, 5.0 and 4.0 % respectively; Φ PSII was also affected in maize. In the genotypes, Fv/Fm increased 4 % in *Medium* squash and Φ PSII increased 33 % in *Huasteca*

maize. In the photochemical extinction coefficient (qP), *Huasteca* exceeded the *Altiplano* and *Media* by 21 %. In the exchange of gases in maize CI Mean showed the rate of net assimilation of CO₂ (A) higher with CI. The CI affected A, stomatal conductance (Gs), transpiration (E) and water use efficiency (EUAi) compared to the control. In *Huasteca* bean genotype Gs increased 62.5 %, E in *Altiplano* and *Media* decreased 37 % compared to *Huasteca*. Cornfield plants exhibit partially different responses to IC, suggesting that they have developed adaptations and specific metabolic adjustments to face the stress caused by increased temperature. The interactions between IC treatments and plant genotypes highlight the importance of genetic variability in plant adaptation to climate change.

Keywords: heat stress, photosynthesis, open-top chambers, traditional polyculture

INTRODUCCIÓN

La fluorescencia de la clorofila α , en adelante denominada simplemente fluorescencia, se ha establecido como uno de los indicadores más efectivos para comprender la fisiología de las plantas, especialmente en situaciones de estrés (Dan *et al.*, 2015). Cuando un fotón con una longitud de onda específica incide en una molécula de clorofila a , puede desencadenar uno de tres efectos: participar en la fotosíntesis, liberar su energía como calor o ser reemitido como luz con una longitud de onda mayor a la original, lo que se conoce como fluorescencia (Maxwell y Johnson, 2000). La medición de la fluorescencia se utiliza para evaluar el rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ PSII) y la fotoinhibición de la fotosíntesis (Ríos y Araya, 2002). La eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m) se emplea principalmente para determinar si un tejido fotosintético está experimentando algún tipo de estrés (Roácek *et al.*, 2008). En este contexto, cuando los valores de F_v/F_m no caen por debajo de 0.75, la planta es capaz de reemitir la luz de manera efectiva, evitando la fotoinhibición y, por lo tanto, preservando su supervivencia (Ríos y Araya, 2002).

La evaluación de la fluorescencia de la clorofila es posible mediante un método no destructivo y permite el diagnóstico de la eficiencia de los procesos fotosintéticos; esto fue descrito y publicado por Kautsky y Hirsch (1931). La fluorescencia de la clorofila ha sido cuantificada para medir y explicar los eventos fotosintéticos y los efectos de los factores medioambientales en la capacidad de la fotosíntesis (Lichtenthaler y Rinderle, 1988, Krause y Somersalo, 1989). Uno de ellos es el flujo de electrones a través del PSII que, independientemente de las condiciones en las que esté el tejido, es indicativo de la tasa general de fotosíntesis y permite estimar el rendimiento fotosintético, casi instantáneamente, en condiciones en las que otros métodos fallarían, de una manera. El daño del PSII a menudo es la primera manifestación de estrés en una hoja. Aunque la medición de la fluorescencia es una técnica poderosa, también tiene limitantes. Su medición es fácil, pero debe tenerse el equipo (fluorómetro) adecuado, los experimentos deben tener el diseño correcto y el investigador debe estar adiestrado para interpretar los resultados. La actividad fotosintética a través de la emisión de la fluorescencia de la clorofila a , debe saber distinguirse entre la liberación de la energía absorbida por procesos

fotoquímicos (coeficiente de extinción fotoquímico qP) y los no fotoquímicos (qN); así, la caída fotoquímica representa la proporción de energía de excitación atrapada por los centros de reacción abiertos y que han sido usada para el transporte de electrones. La proporción de energía absorbida, la que está usándose para impulsar el proceso fotoquímico, está relacionada con el rendimiento del fotosistema II y también es susceptible de medir. Es decir, esta es una medida de la eficiencia del transporte electrónico lineal, denominada tasa de transporte de electrones (ETR). Otro parámetro evaluable es el decaimiento alternativo no fotoquímico (NPQ); este representa la proporción de energía disipada térmicamente. Φ PSII y qP pueden estar interrelacionados por un tercer parámetro, F_v/F_m (Genty *et al.*, 1989). Esta es una medida de la eficiencia intrínseca (o máxima) del PSII (es decir, la eficiencia cuántica si todos los centros del PSII estuvieran abiertos). Entonces, mientras que Φ PSII se relaciona con la eficiencia lograda, qP y F_v/F_m brindan información sobre los procesos subyacentes que alteran la eficiencia fotoquímica. Los cambios en qP se deben al cierre de los centros de reacción, por saturación luminosa de la fotosíntesis. Los cambios en F_v/F_m se deben a cambios en la eficiencia del apagado no fotoquímico. F_v/F_m de tejidos adaptados a la oscuridad reflejan la eficiencia cuántica potencial de PSII y se utilizan como un indicador sensible del rendimiento fotosintético de la planta, los valores de alrededor de 0.83 son óptimos, ya que son los de la mayoría de las especies de plantas (Björkman y Demmig, 1987; Johnson *et al.*, 1993). Valores inferiores a este número se observarán cuando las plantas fueron expuesta a condiciones generadoras de estrés, que generan fotoinhibición.

Squire (1990) señaló que el maíz, debido a su cultivo en una variedad de entornos, está expuesto a cambios repentinos de temperatura que pueden tener un impacto negativo en la planta. Paulsen (1994) documentó una disminución en la fotosíntesis en el maíz cuando las temperaturas ambientales superan los 40 °C, y este efecto se atribuye principalmente al daño en las membranas. Este daño conduce a la pérdida de electrolitos y desequilibrio en las relaciones de agua, así como a la fotoinhibición. También resulta en la acumulación de azúcares, prolina, especies reactivas de oxígeno (ROS) y malondialdehído (MDA) en las hojas.

En lo que respecta al frijol, las investigaciones han indicado que los cultivares tienen tasas fotosintéticas más bajas en comparación con sus parientes silvestres (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 1997; García *et al.*, 1997). Además, los rasgos relacionados con la fotosíntesis varían entre las poblaciones silvestres de frijol de diferentes orígenes. Por ejemplo, se ha observado que las poblaciones silvestres mexicanas tienen tasas fotosintéticas más altas en comparación con las de otras regiones de América (Lynch *et al.*, 1992).

El estrés por calor durante las etapas de crecimiento vegetativo afecta negativamente las funciones de intercambio de gases. Los estomas, que son pequeños poros en la superficie de las hojas, controlan la entrada de CO₂ necesario para la fotosíntesis y la salida de agua a través de la transpiración (Young *et al.*, 2004). El control eficaz de los estomas es fundamental para que las plantas optimicen la eficiencia del uso del agua durante los períodos de actividad fotosintética y prevenir la desecación durante los episodios de deficiencia de agua (Robinson, 1994). Prácticamente todo el CO₂ fijado por las plantas terrestres, y la mayor parte del agua evaporada por ellas, pasa a través de los poros estomáticos en las hojas y otras superficies. La forma en que los estomas responden al ambiente y controlan la fotosíntesis y la transpiración es, por lo tanto, determinante para el crecimiento de las plantas y el consumo del H₂O. Además, estos procesos de intercambio de gases afectan el carbono global y los ciclos hidrológicos y, por lo tanto, la retroalimentación sobre el clima; así, son fundamentales para evaluar los efectos del calentamiento global y el cambio climático.

La evidencia experimental indica que el aumento de la concentración atmosférica de dióxido de carbono causará disminución de la conductancia estomática (gs); lo que ha conducido a intentos de derivar un "valor típico" para la reducción de la conductancia estomática (Δg_s). Sin embargo, este valor varía ampliamente en los estudios. La revisión de Medlyn *et al.* (2001) indica una media Δg_s de 21 % (IC 95 % de 5 a 33 %) para las especies de árboles. La regulación del intercambio de gases es un mecanismo que las plantas emplean para reducir el posible daño, y lo logran aumentando la tasa de transpiración, lo que a su vez ayuda a enfriar las hojas a través de la evaporación de vapor de agua. Además, a lo largo de su proceso evolutivo, las plantas han desarrollado ciertas

características morfológicas que les permiten realizar este intercambio de gases con una mínima pérdida de agua. Estas características incluyen tener una cutícula impermeable, la presencia de tricomas, y la capacidad de responder rápidamente a condiciones ambientales adversas, como la reducción del agua en el suelo y cambios en la temperatura circundante. Los principales procesos que influyen en el crecimiento vegetal son los que incluyen el intercambio de gases con la atmósfera, como fotosíntesis, respiración y liberación de vapor de agua (Taiz y Zeiger, 2006). El intercambio de gases tiene lugar en los estomas, cuya capacidad para permitir el paso de gases se regula mediante modificaciones en la presión de las células circundantes, y esta regulación reconoce distintos factores ambientales, como la intensidad lumínica, la humedad y los niveles de CO_2 (Assmann y Gershenson, 1991). Así, cuando se aumenta la concentración de CO_2 , también se incrementa la velocidad de absorción neta hasta llegar a un punto de saturación que varía según la especie. Entender esta variabilidad nos proporciona información valiosa sobre el proceso de fotosíntesis. Esto incluye tres aspectos clave: 1) el punto en el que la absorción y liberación de CO_2 están en equilibrio, conocido como el punto de equilibrio de CO_2 (Γ), donde la velocidad neta de absorción (A) es cero; 2) el punto de saturación máxima de CO_2 (P_S), donde A alcanza su valor máximo; y 3) la eficiencia con la que la enzima Rubisco captura el CO_2 , llamada velocidad de captura enzimática del CO_2 . Estos indicadores son fundamentales para clasificar las plantas según su proceso fotosintético, como C_3 o C_4 . (Farquhar y Sharkey, 1982; Taiz y Zeiger, 2006).

No obstante, es importante destacar que la producción de nueva biomasa (a través de la fotosíntesis) y el gasto de agua (mediante la transpiración) ocurren simultáneamente y comparten la misma vía: los estomas presentes en las hojas. En otras palabras, cuando los estomas están más abiertos, permiten que entre más dióxido de carbono (CO_2), pero también resulta en una mayor pérdida de agua. Una tasa de fotosíntesis baja, a pesar de una concentración elevada de CO_2 en las cercanías (C_i), sugiere indirectamente que la actividad enzimática encargada de la asimilación de CO_2 puede estar disminuida. Los estomas se abren en respuesta a la disminución de C_i , que es causada por la fotosíntesis en el tejido mesófilo de la hoja. Este proceso no parece estar directamente vinculado a la cantidad de CO_2 en la superficie de la hoja o en su entorno externo. En cambio, parece depender de la concentración en los espacios intercelulares de la hoja. La concentración

de C_i se ve afectada por la cantidad de CO_2 que fluye a través del poro estomático y es influenciada por la concentración de CO_2 en el ambiente circundante, la tasa neta de asimilación y la conductancia estomática (g_s). Si C_i disminuye debido a un aumento en la fotosíntesis neta (P_n), g_s se ajusta en respuesta a estos cambios en C_i , y en este caso, g_s se incrementa de manera proporcional a P_n . Sin embargo, es importante destacar que la respuesta del mecanismo estomático tiende a ser impredecible, y se han observado diferencias tanto dentro como entre grupos de plantas y entre diferentes variantes de una misma especie (Wayers y Meidner, 1990). Además, esta respuesta estomática está fuertemente influenciada por las condiciones fisiológicas específicas de las plantas evaluadas.

Las razas locales de maíz en cada sitio han sido seleccionadas por pequeños agricultores, lo que favorece a los fenotipos que destacan en cada milpa (Camacho-Villa *et al.*, 2005; Ureta *et al.*, 2020). Particularmente, algunas variedades locales de maíz se han adaptado para crecer en milpas de regiones áridas y semiáridas, donde la precipitación anual es inferior a 250 mm y 250 a 500 mm respectivamente (Lane y Nichols, 1995). Otros cultivos de la milpa seguramente muestran adaptaciones similares. Por lo anterior, entre los especialistas existe interés de identificar los factores que favorecen la tolerancia al estrés por calor de estas variedades locales. La investigación para reconocer esta tolerancia puede incluir aspectos fisiológicos, como a fluorescencia de la clorofila y el intercambio de gases en las plantas de la milpa, entre otros. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue analizar el efecto de la variación microclimática, por incremento de la temperatura ambiente, en la fisiología del maíz, frijol y calabaza bajo el sistema milpa y evaluar la tolerancia y adaptación de las plantas al, ante el escenario de aumento de temperatura que se pronostica ocurrirá debido al cambio climático. La hipótesis es que el calentamiento inducido disminuye la eficiencia de la fotosíntesis por alteraciones en los procesos fotosintéticos la actividad fotorespiratoria en niveles variables dependientes de la variedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de experimento

El estudio se desarrolló en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, en Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, México, ejido Palma de la Cruz, a 14.5 km de la carretera No. 57, San Luis Potosí - Matehuala (LN 22 ° 14 '10", LO 100 ° 53 '10 " y 1835 m de altitud).

El diseño experimental del estudio fue factorial de $2 \times 3 \times 3$; en el que los factores y niveles fueron: ambiente, con temperatura ambiente sin modificar (testigo) y modificada con calentamiento inducido (CI), clima de origen o zonas agroecológica de los genotipos, con tres niveles (*Altiplano*, con clima cálido y seco, *Media*, con clima templado y *Huasteca* con clima cálido y húmedo) y genotipo con tres niveles (cereal, cucurbitácea y leguminosa correspondientes a maíz, calabaza y frijol).

El CI, por incremento de la temperatura ambiente, se generó dentro de cámaras con techo abierto (OTC por sus siglas en inglés), de acuerdo con el diseño propuesto por Marion *et al.* (1997) y modificó por Diédhiou (2022). Las OTC consistieron en estructuras hexagonales con perímetro de 12 m por lado y altura de 3 m. Cada OTC fue recubierta con un material plástico transparente. El calentamiento dentro de estas OTC es pasivo y equivale al aumento de temperatura en condiciones naturales en campo. En contraste, las parcelas testigo se mantuvieron sin ninguna estructura adicional.

El suelo de las parcelas experimentales fue de tipo xerosol háplico, con textura media, caracterizado por su contenido bajo de sales y pH alcalino (pH = 8.04). El suelo presentaba contenido moderadamente bajo de materia orgánica, nivel alto de P disponible, aporte considerable de K y suministro moderado de N inorgánico. Previo a la siembra el terreno se aró con tractor y se aplicó riego hasta saturar el suelo el día previo a la siembra. La siembra fue manual, colocando cuatro semillas por sitio (hoyo con profundidad de 7 cm), con separación de 20 cm entre hoyos y 80 cm entre surcos.

Evaluaciones de fluorescencia de la clorofila e intercambio de gases

La fluorescencia de la clorofila, fotosíntesis y sus parámetros se determinaron con un fluorómetro equipado con cámara foliar y conectado a un sistema de medición de intercambio de gases portátil (LI-6400XT; LI-COR Bioscience Inc., Lincoln, NE, EE. UU.). Las evaluaciones correspondieron a dos etapas de desarrollo de la milpa, una a los 45 días después de la siembra y los otros 75 días después de la siembra, cuando los cultivos estaban en etapa vegetativa y reproductiva, respectivamente. Las mediciones se realizaron en hojas completamente expandidas de cada planta y se midieron 10 plantas de maíz, ocho de frijol y ocho de calabaza para cada tratamiento. Los parámetros de fluorescencia de la clorofila, de acuerdo con lo descrito por Maxwell y Johnson (2000), fueron eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (F_v/F_m), evaluada a intervalos predeterminados, fluorescencia mínima (F_o) y máxima (F_m), en los tejidos foliares adaptados a oscuridad, seguidas de un destello de luz saturante, modulada, débil, de 0.2 s. Esta fue luz actínica a $1600 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Le siguió la aplicación de un pulso de luz saturante, durante 0.8 s, para registrar F_m . La luz actínica se apagó y se aplicó luz, en el intervalo rojo lejano, para determinar F_o . Las variables calculadas fueron la proporción de centros de reacción PSII abiertos y el rendimiento cuántico de PSII (Φ_{PSII}), decaimiento o disipación alternativa no fotoquímica (NPQ), coeficiente de extinción o disipación no fotoquímica (q_N) que incluye mecanismos como la disipación de calor y la tasa de transporte de electrones (ETR). Con la siguiente ecuación se calcularon los parámetros de qP , proporción de PSII abierto y Φ_{PSII} (Ramazan *et al.* (2021) y Vargas-Ortiz *et al.*, 2021):

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{F_m - F_o}{F_m}$$
$$qP = \frac{F_m - F_s}{F_m - F_o}$$
$$\Phi_{PSII} = \frac{F_m - F_s}{F_m}$$

Dónde:

F_v/F_m : Eficiencia máxima del fotosistema II (PSII)

F_o: Fluorescencia inicial o basal de la clorofila *a* (en la oscuridad), F mínima (señal de fluorescencia (cero sustraído))

F'_o: Fluorescencia basal de la clorofila *a* (después de la transición luz-oscuridad) F mínima adaptada a la luz

F_m: Fluorescencia máxima de la clorofila *a*, adaptada a la oscuridad

F'_m: fluorescencia máxima de la clorofila *a*, adaptada a la luz

F_s: Fluorescencia aparente de la clorofila *a* en la fluorescencia de estado estacionario adaptada a la luz

PPF2: Densidad de flujo de fotones fotosintéticos, α denota la absorbancia de la hoja y β es la partición de los cuantos absorbidos entre los fotosistemas I y II. El supuesto es que el último era 0.5, por lo que la distribución la energía de excitación es similar entre dos fotosistemas, mientras que el supuesto para el primero fue 0.86 (Tosens *et al.*, 2012).

Parámetros de intercambio de gases

Las mediciones de intercambio de gases fueron: Tasa Fotosintética de Asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; **A**), Conductancia Estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; **G_s**), Tasa de Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$; **E**) y Eficiencia Intrínseca del Uso del Agua ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; **EUA_i**) dada por la relación entre la tasa fotosintética y la transpiración (Cho *et al.*, 2019; Estévez-Geffriaud *et al.*, 2020). Estas variables se midieron de 10:00 a 14:00 h. Antes de las mediciones de luz, se ajustó la densidad de flujo de fotones (PPFD), cerca de las plantas, con el sensor PPFD del LI-6400XT ubicado en la cámara. Una vez que se registraron niveles estables, el nivel de PPFD fue programado y mantenido por la cámara foliar LI-6400XT de acuerdo con las mediciones. Del ejercicio anterior se estimó el valor de PAR de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en parcelas testigo y $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en parcelas con CI para maíz; en el caso de frijol y calabaza, cultivos localizados bajo el dosel de la milpa, los valores PAR fueron $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estos niveles de PAR los generó con luz actínica por el mismo equipo durante las mediciones.

Los parámetros fotosintéticos se obtuvieron directamente, excepto EUA_i, del sistema de fotosíntesis portátil LI 6400XT, el que se calculó con lo descrito en el manual

de instrucciones del LI-6400XT (LI-6400 T Instruction Manual, v6, LI-COR Bioscience, Inc.)

Microambiente

La temperatura del aire (T^a) y la humedad relativa (HR) mínima, media y máxima, dentro y fuera de las OTC se midieron con registradores de datos HOBO U23 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA). Los registros se obtuvieron en tres parcelas OTC y tres de testigo y a 15 y 150 cm del suelo en cada parcela: las alturas se denominaron P1 y P2 respectivamente. La T y HR se registraron cada hora y los promedios se obtuvieron por día y correspondieron al periodo del 10 de junio al 10 de octubre de 2022. Las unidades de calor acumuladas por día se calcularon con el método residual clásico, que utiliza la siguiente expresión propuesta por Ruiz *et al.* (2002)

$$\text{Unidades de calor acumuladas diarias} = \text{TMDA} - T_b$$

Dónde:

TMDA: Temperatura media diaria del aire

T_b: Temperatura base 10 °C para maíz (P2) y 8.3 °C para frijol y calabaza (P1) (Hou *et al.*, 2014; Diédhiou *et al.*, 2022)

Los grados día acumulados (GDA) en P1, en las parcelas con CI fueron 532 unidades mayor que en testigo. En P2 la diferencia de CI sobre testigo fue de 951 GDA.

En general, la HR mínima, media y máxima (HR Min, HR Med y HR Max) y la temperatura mínima, media y máxima (T^a Min, T^a Med y T^a Max) fueron mayores dentro de OTC respecto a las parcelas testigo (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Condiciones microclimáticas, a 15 cm del suelo (P1) y a 150 cm del suelo (P2) en las parcelas testigo y dentro de cámaras OTC durante el desarrollo de maíz, frijol y calabaza en sistema milpa.

Variable	Cámara OTC		Testigo	
	P1	P2	P1	P2
Humedad relativa mínima (%)	43±1.1	38±1	29±0.8	27±0.8
Humedad relativa media (%)	65±0.6	67±0.6	55±0.5	56±0.4
Humedad relativa máxima (%)	87±0.3	96±0.3	82±0.5	86±0.2
Temperatura mínima (°C)	15±0.1	17±0.2	12±0.1	13±0.2
Temperatura media (°C)	25±0.2	28±0.3	20±0.2	21±0.2
Temperatura máxima (°C)	34±0.4	33±0.4	30±0.3	29±0.3

Análisis estadístico

Las variables abióticas se examinaron mediante ANDEVA de medidas repetidas. Se examinó la normalidad de los datos antes de analizarlos y cuando no se cumplió el supuesto se empleó la transformación necesaria para corregirlos. Los datos de fluorescencia de la clorofila e intercambio de gases y sus parámetros se estudiaron mediante el procedimiento GLM del programa Statistical Analysis System (SAS, 2003) de acuerdo con un modelo factorial. Los datos que se muestran son las medias y el error estándar. Los gráficos se crearon en Excel 2021.

RESULTADOS

Efecto del CI en los parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas en etapa vegetativa durante 45 días después de la siembra de la milpa

Las interacciones T×G en el maíz y la calabaza fueron significativas en ETR. En maíz, CI *Altiplano* fue el más afectado, con 35 % menos respecto a las demás combinaciones (Figura 3.1 a). En la calabaza, CI *Media* contrastó con su testigo *Media*, ya que el primero fue 30 % menor respecto al segundo y CI *Huasteca* fue 40 % menor que su testigo (Figura 3.1 b). Φ PSII en maíz de CI *Media* fue 37 % inferior que su testigo y en CI *Huasteca* disminuyó 30 % en comparación su testigo (Figura 3.1 c). También en la calabaza el Φ PSII de CI *Huasteca* contrastó con su testigo, ya que fue 21 % menor (Figura 3.1 d). En frijol la eficiencia fotoquímica máxima representada por el índice Fv/Fm de CI *Media* y CI *Huasteca* fue 12.5 % menor que su respectivos testigos (Figura 3.1 e). En calabaza el valor de NPQ más afectado fue el de la parcela CI *Huasteca* con 28 % menos que su testigo y 13 % inferior al resto (Figura 3.1 f).

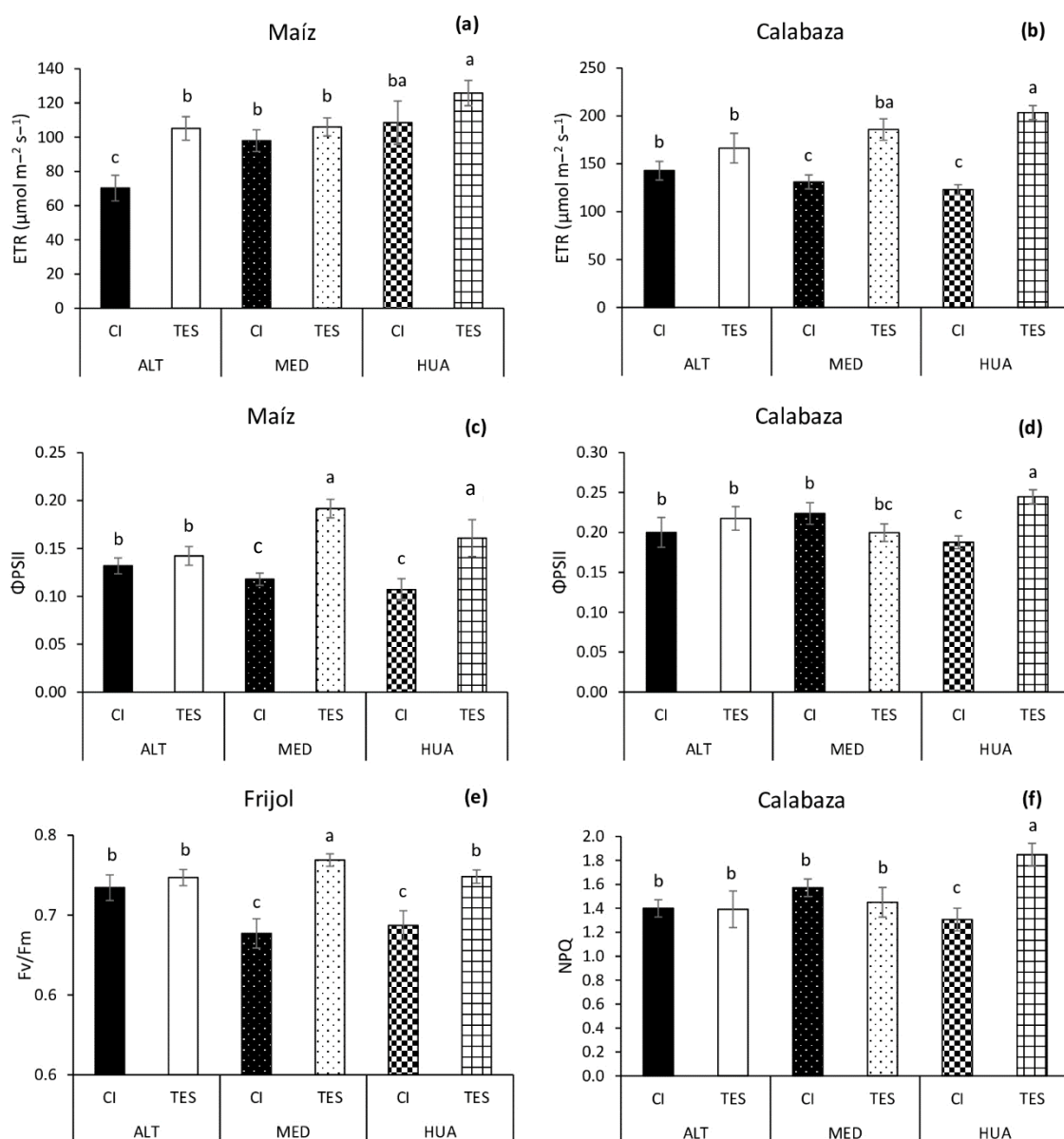


Figura 3.1. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de fluorescencia de la clorofila en las plantas de la milpa en etapa vegetativa. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo); ETR: Tasa de transporte de electrones; ΦPSII : Rendimiento cuántico del fotosistema II; Fv/Fm: Eficiencia máxima del fotosistema II; NPQ: Disipación no fotoquímica. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$); $n = 10$ en maíz, $n = 8$ en frijol y calabaza

Las variables con significancia por efecto simple en el factor tratamiento fueron: ETR, la que disminuyó 23% en frijol y 29% en calabaza por efecto del CI. Fv/Fm en los tres cultivos, con disminución de 1.4, 5 y 4 % en maíz, frijol y calabaza respectivamente por efecto de CI. El CI también afectó negativamente el Φ PSII en maíz ya que decayó 13 %, qN en frijol con disminución de 2 % el qP en calabaza que decayó 14 % (Cuadro 3.2).

Entre las variables dependientes del genotipo, Fv/Fm fue 4 % mayor en calabaza *Media* respecto a *Altiplano* y *Huasteca*. El Φ PSII en maíz *Huasteca* fue 33 % superior al de *Altiplano* y *Media*. Al contrario, el Φ PSII en frijol *Media* fue el menor y su qP en *Huasteca* fue 21 % superior al de *Altiplano* y *Media* (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas de milpa en desarrollo, 45 días después de la siembra. ETR: tasa de transporte de electrones; Fv/Fm: eficiencia máxima del fotosistema II; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; qN: disipación no fotoquímica; qP: disipación fotoquímica; NPQ: disipación alternativa no fotoquímica. Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). n=10 en maíz, n=8 en frijol y calabaza

Cultivo	ETR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			Fv/Fm		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	100±13a	104±3a		0.74±0.005a	0.73±0.005b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	88±10b	102±2ba	112±5a	0.73±0.009a	0.74±0.006a	0.74±0.003a
Frijol	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	90±5b	117±6a		0.72±0.01b	0.76±0.005a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	105±7ba	90±8b	114±6a	0.75±0.003a	0.73±0.02a	0.73±0.01a
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	132±5b	185±9a		0.75±0.005a	0.72±0.005b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	155±1a	160±16a	163±23a	0.72±0.006b	0.75±0.008a	0.72±0.006b
ΦPSII				qN		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.13±0.006b	0.15±0.02a		0.85±0.01a	0.87±0.005a	
	Genotipo			Genotipo		

	<i>Altiplano</i> 0.12±0.010b	<i>Media</i> 0.13±0.012ba	<i>Huasteca</i> 0.16±0.017a	<i>Altiplano</i> 0.86±0.01a	<i>Media</i> 0.86±0.01a	<i>Huasteca</i> 0.84±0.01a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Frijol	0.13±0.01a	0.14±0.01a		0.82±0.005b	0.84±0.005a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.14±0.01ba	0.12±0.01b	0.15±0.01a	0.82±0.01a	0.84±0.01a	0.82±0.01a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Calabaza	0.20±0.01a	0.22±0.01a		0.76±0.01a	0.74±0.01a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.20±0.01a	0.21±0.009a	0.21±0.008a	0.73±0.01a	0.76±0.01a	0.77±0.01a
	qP			NPQ		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Maíz	0.52±0.03a	0.50±0.01a		1.80±0.05a	1.84±0.05a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.48±0.02a	0.50±0.01a	0.53±0.02a	1.7±0.07a	2±0.06a	1.8±0.06a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Frijol	0.33±0.01a	0.38±0.01a		2.0±0.04a	2±0.06a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.35±0.02ba	0.32±0.02b	0.40±0.01a	2±0.04a	2±0.07a	2±0.06a
	Tratamiento			Tratamiento		

Calabaza						
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.43±0.003b	0.50±0.02a		1.4±0.06a	1.5±0.1a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.44±0.004a	0.46±0.02a	0.50±0.03a	155±7a	158±16a	160±23a

Efecto del CI en los parámetros de intercambio de gases de plantas en etapa vegetativa, 45 días después de la siembra en milpa

La interacción significativa T×G fue significativa únicamente en maíz; en este cultivo A en CI *Altiplano* presentó los valores menores ($31 \pm 2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y no hubo diferencias significativas respecto a su testigo *Altiplano*, CI *Media*, CI *Huasteca* y testigo *Huasteca*. Los resultados más altos de A se identificaron en testigo *Media* con 36 ± 2 (Figura 3.2)

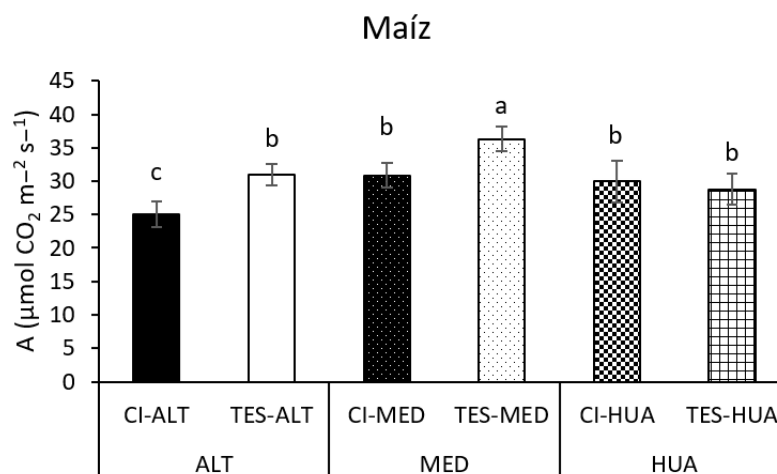


Figura 3.2. Efecto del calentamiento inducido (CI) en la tasa de asimilación neta de CO₂ (A; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $\pm$ EE de maíz con 45 días de desarrollo. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz, n = 8 en frijol y calabaza.

Efectos simples significativos del factor tratamiento indicaron que el CI en calabaza disminuyó la A en 15 % respecto a su testigo; pero el CI aumentó 54 % la Gs en maíz; aumentó 48, 65 y 50 % la E de maíz, frijol y calabaza respectivamente; y aumentó 50 % la EUAi en maíz y 70 % en frijol (Cuadro 3.3)

Los resultados indicaron significancias por efectos simples entre los genotipos: en Gs el genotipo *Huasteca* incrementó 62.5 % respecto a *Altiplano* y *Media*; en E los

genotipos *Altiplano* y *Media* exhibieron disminución de 37 % comparados con *Huasteca*; en la EUAi el genotipo *Huasteca* aumentó 72 % respecto a *Altiplano* y *Media* (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de intercambio de gases en plantas de milpa en etapa vegetativa, 45 días después de la siembra. A: Tasa fotosintética de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Gs: Conductancia estomática mol (H₂O m⁻² s⁻¹); E: Tasa de transpiración (mmol H₂O m⁻²s⁻¹); EUAi: Eficiencia intrínseca del uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Valores seguidos con letras diferentes en los factores de cada cultivo indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de media de Tukey ($p < 0.05$). n = 10 en maíz, n = 8 en frijol y calabaza

Cultivo	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)			Gs (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	30±0.2a	31±3a		0.17±0.01a	0.11±0.01b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	28±2b	34±1.5a	30±0.3ba	0.14±0.01a	0.15±0.01a	0.13±0.01a
Frijol	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	20±1a	20±1a		0.20±0.01a	0.17±0.02a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	18±1a	20±1a	21±1a	0.16±0.02b	0.15±0.01b	0.25±0.02a
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	23±1.15b	27±1.10a		0.33±0.02a	0.28±0.03a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	25±1.5a	25±1a	24±1a	0.32±0.05a	0.31±0.02a	0.28±0.02a
E (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)				EUAi (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	7±0.4a	5±0.35b		212±2a	140±1b	
	Genotipo			Genotipo		

	<i>Altiplano</i> 5±0.5a	<i>Media</i> 6±0.5a	<i>Huasteca</i> 6±0.5a	<i>Altiplano</i> 155±2a	<i>Media</i> 190±1a	<i>Huasteca</i> 180±3a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Frijol	8±0.6a	5±0.4b		160±2a	95±1b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	5±0.6b	6±0.6b	9±0.8a	90±15b	117±13b	177±21a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
Calabaza	12±0.5a	8±0.6b		284±22a	227±22a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	9±0.1a	11±0.8a	11±0.8a	223±25a	270±28a	274±28a

Efecto del CI en los parámetros de fluorescencia de la clorofila en plantas en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra en milpa

Los efectos significativos de TxG indicaron que en el Φ PSII en maíz (Figura 3.3 a) CI *Altiplano* fue 36 % inferior respecto al testigo *Altiplano* y CI *Media* fue 64 % inferior que testigo *Media*; además, CI *Media* presentó los valores menores, la diferencia con *Huasteca* no fue significativa, pero si fueron menores que los testigos *Altiplano* y *Media*. En la calabaza se observó que Φ PSII en CI *Media* disminuyó 37 % respecto a testigo *Media* y además fue el más afectado de todos (Figura 3.3 b). En maíz CI *Altiplano* y CI *Media* qN dos tercios menor comparado con sus respectivos testigos (Figura 3.3 c). Además, en frijol qN de CI *Altiplano*, fue 11% inferior respecto a su testigo (Figura 3.3 d). En maíz CI no afectó significativamente ETR en *Altiplano* respecto a su testigo; en contraste, en CI *Media* la ETR disminuyó más del doble respecto a su testigo y mostró el valor menor de todos los tratamientos. Además, también en maíz, pero *Huasteca* ETR fue cerca de la mitad respecto a su testigo y ETR en este testigo *Huasteca* fue el mayor de los seis tratamientos (Figura 3.3 e). En maíz *Media* y *Huasteca* el CI afectó qP respecto a sus testigos la caída de este parámetro representó entre 25 y más de 50 %; en *Altiplano* el efecto fue menor. (Figura 3.3 f)

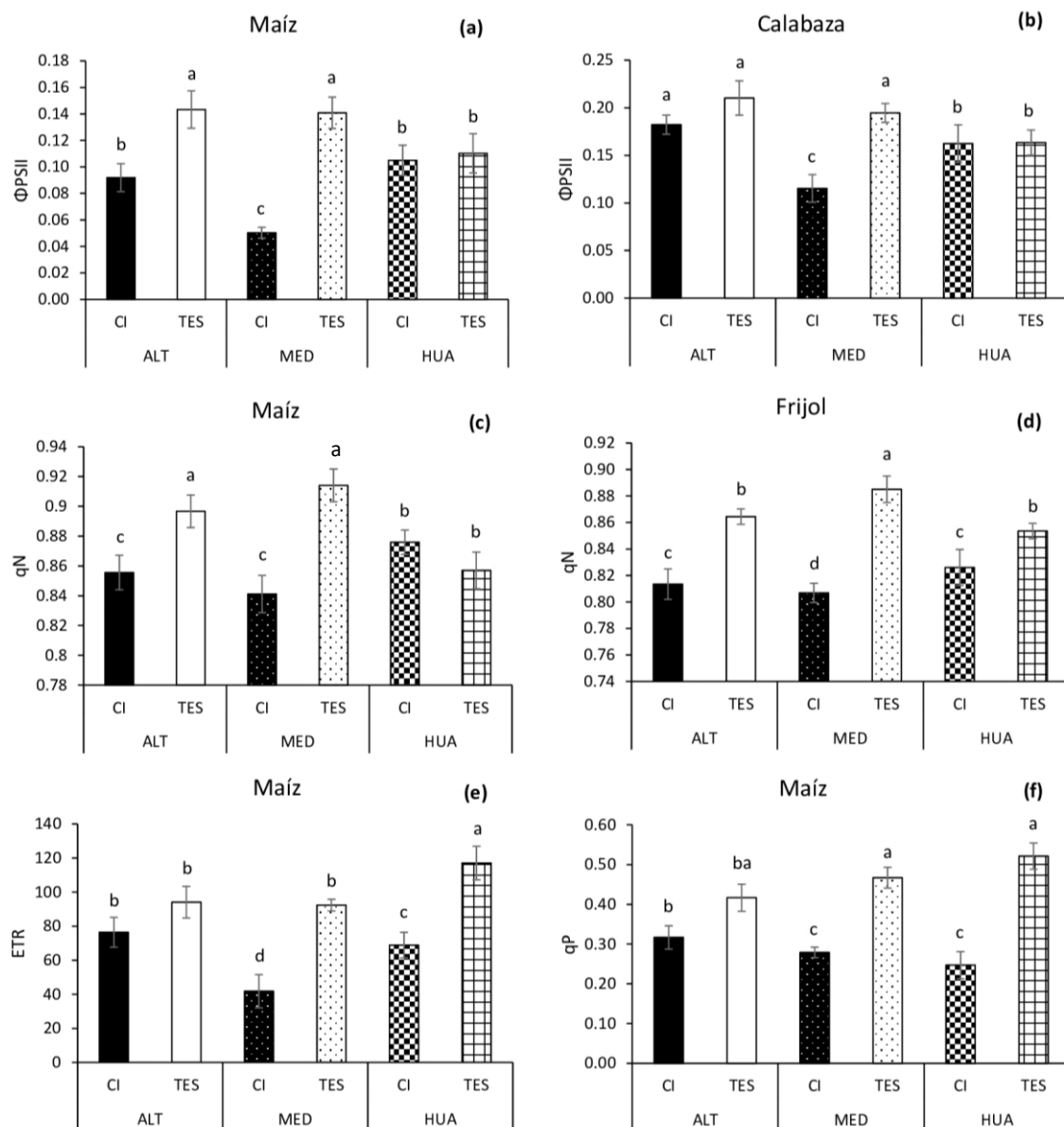


Figura 3.3. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de la fluorescencia de la clorofila en las plantas de la milpa en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo; Φ PSII: Rendimiento cuántico del fotosistema II; qN: Extinción no fotoquímica; ETR: Tasa de transporte de electrones; qP: Extinción fotoquímica. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); $n = 10$ maíz, $n = 8$ frijol y calabaza

El CI disminuyó en promedio 6 % la Fv/Fm en maíz y 4 % en frijol; además, en frijol disminuyó en promedio 22 % el Φ PSII y 20 % en calabaza. . Tambien el CI redujo la qN en maíz, frijol y calabaza, en promedio 3, 6 y 5 %, respectivamente. Otra variable afectada en frijol por el CI fue la NPQ, que disminuyó en promedio 12 % (Cuadro 3.4).

El análisis de los efectos simples mostró que las variables analizadas fueron afectadas significativamente por el genotipo (Cuadro 3.4). En maíz y frijol, ETR en el genotipo *Media* fue significativamente inferior que en los genotipos *Altiplano* y *Huasteca*. Al contrario, la Fv/Fm fue 7 y 6 % mayor en el genotipo *Media* en maíz y calabaza respecto a los otros dos genotipos. Frijol del genotipo *Huasteca* presentó el valor menor de Φ PSII, representó 36 % menos que en *Altiplano* y *Media*. Además, Φ PSII de Calabaza *Altiplano* fue el mayor con 0.19 ± 0.01 a diferencia de 0.16 ± 0.03 de *Media* y de 0.15 ± 0.02 *Huasteca*. qP en maíz fue 32 % menor en *Altiplano* comparada con los otros dos genotipos.

Cuadro 3.4. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de la fluorescencia de la clorofila, en las plantas de la *milpa* en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. ETR: tasa de transporte de electrones; Fv/Fm: eficiencia máxima del fotosistema II; Φ PSII: rendimiento cuántico del fotosistema II; qN: disipación no fotoquímica; qP: disipación fotoquímica; NPQ: disipación alternativa no fotoquímica. T: tratamiento; G: genotipo; Valores seguidos de las letras a, b y c indican diferencias significativas dentro de cultivo según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 maíz, n = 8 frijol y calabaza

Cultivo	ETR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			Fv/Fm		
	Tratamiento			Tratamiento		
Maíz	CI	Testigo		CI	Testigo	
	84 $\pm$ 2a	73 $\pm$ 2a		0.70 $\pm$ 0.01b	0.74 $\pm$ 0.01a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	85 $\pm$ 0.5a	57 $\pm$ 1b	93 $\pm$ 1a	0.70 $\pm$ 0.02b	0.75 $\pm$ 0.01a	0.71 $\pm$ 0.01b
Frijol	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	68 $\pm$ 4a	78 $\pm$ 5a		0.75 $\pm$ 0.01b	0.78 $\pm$ 0.004a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	81 $\pm$ 4a	54 $\pm$ 4b	82 $\pm$ 6a	0.75 $\pm$ 0.01b	0.78 $\pm$ 0.004a	0.76 $\pm$ 0.01ba
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	124 $\pm$ 7a	127 $\pm$ 13a		0.77 $\pm$ 0.01a	0.75 $\pm$ 0.01a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	145 $\pm$ 4a	112 $\pm$ 1b	120 $\pm$ 8ba	0.75 $\pm$ 0.01b	0.79 $\pm$ 0.005a	0.74 $\pm$ 0.01b
Φ PSII				qN		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.09 $\pm$ 0.01b	0.13 $\pm$ 0.01a		0.85 $\pm$ 0.01b	0.88 $\pm$ 0.01a	

	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.11±0.01a	0.09±0.02a	0.10±0.001a	0.87±0.01a	0.87±0.02a	0.86±0.005a
	Tratamiento			Tratamiento		
Frijol	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.10±0.01a	0.09±0.01a		0.81±0.004b	0.86±0.01a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
Calabaza	0.11±0.01a	0.11±0.01a	0.07±0.01b	0.83±0.01a	0.84±0.02a	0.83±0.007a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.15±0.01b	0.19±0.01a		0.77±0.01a	0.80±0.01b	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.19±0.01a	0.16±0.03ba	0.15±0.02b	0.78±0.01a	0.79±0.01a	0.80±0.015a
	qP			NPQ		
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.38±0.03a	0.40±0.05a		2±0.06a	2±0.07a	
	Genotipo			Genotipo		
Maíz	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.30±0.01b	0.45±0.03a	0.44±0.01a	2±0.08a	2±0.08a	1.8±0.07a
	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	
	0.25±0.02a	0.30±0.02a		2±0.05b	2.2±0.04a	
	Genotipo			Genotipo		
Frijol	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	0.30±0.02a	0.30±0.03a	0.23±0.03a	2±0.06a	2±0.06a	2±0.07a
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Testigo		CI	Testigo	

0.41±0.02a	0.39±0.02a		1.6±0.05a	1.8±0.08a	
	Genotipo			Genotipo	
<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
0.45±0.02a	0.39±0.02ba	0.34±0.03b	1.6±0.06a	1.7±0.07a	1.8±0.1a

Efecto del calentamiento inducido en los parámetros de intercambio de gases de plantas, en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra en milpa

La A en maíz de *Altiplano* decayó 50 % respecto a su testigo, por efecto de CI y aunque el efecto fue menor en *Media* y *Huasteca* contraste con testigo *Huasteca*, las diferencias también fueron significativas. (Figura 3.4).

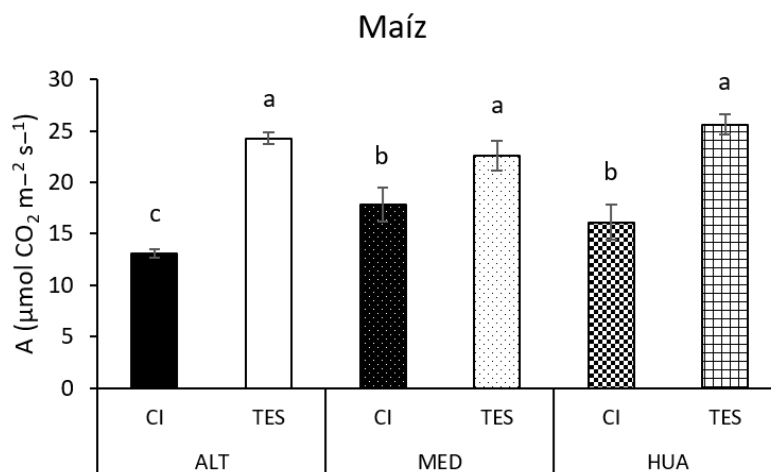


Figura 3.4. Efecto del calentamiento inducido (CI) en la tasa de asimilación neta de CO₂ (A) en maíz, en milpa, en la etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. TES: Testigo; ALT: *Altiplano* (clima cálido-seco); MED: *Media* (clima templado); HUA: *Huasteca* (clima cálido y húmedo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); $n = 10$.

El CI afectó negativamente la A promedio de los cultivos, en maíz la reducción fue 35 % respecto al promedio de sus testigos; el efecto fue mayor en el frijol y la calabaza, con disminución de 42 % y 38 %, respectivamente. El CI afectó la Gs únicamente en frijol, con una disminución de 53 % respecto al promedio de los testigos. Asimismo, el CI afectó la EUAi de los tres cultivos, ya que, en promedio decayó 46 % en maíz, mientras que el frijol y la calabaza la caída fue de 67 y 54 % (Cuadro 3.5)

El genotipo tuvo efecto en A en frijol y calabaza; en ambos casos *Media* fue signodocarivamene menor respecto a *Altiplano* y *Huasteca*. Únicamente en maíz tuvo

efecto significativo en Gs; en este caso *Huasteca* fue el doble respecto a *Media* y *Huasteca* presentó valores intermedios. Calabaza fue la única que reaccionó significativamente al factor genotipo en la variable E, en la que *Media* fue tres veces mayor que *Altiplano* y *Huasteca*. La EUAi en maíz no se afectó por el genotipo; pero en frijol y calabaza *Media* fue dos veces mayor que en *Altiplano* y *Huasteca*. (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Efecto del calentamiento inducido (CI) $\pm$ EE en parámetros de intercambio de gases en las plantas de milpa en etapa reproductiva, 75 días después de la siembra. A: Tasa fotosintética de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Gs: Conductancia estomática mol (H₂O m⁻² s⁻¹); E: Tasa de transpiración (mmol H₂O m⁻²s⁻¹); EUAi: Eficiencia intrínseca del uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). Valores seguidos de letras diferentes indican diferencias significativas en cda variable por cultivos según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$); n = 10 en maíz y n = 8 en frijol y calabaza.

Cultivo	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			Gs ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Control		CI	Control	
	16±1b	24±0.7a		0.30±0.05a	0.55±0.1a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	19±3a	20±1a	21±4a	0.40±0.06ba	0.20±0.02b	0.70±0.2a
Frijol	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Control		CI	Control	
	12±0.1b	21±0.1a		0.26±0.04b	0.35±0.07a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	18±1a	14±2b	18±1ba	0.30±0.05a	0.20±0.05a	0.30±0.10a
Calabaza	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Control		CI	Control	
	13±0.8b	20±1a		0.60±0.2a	0.50±0.1a	
	Genotipo			Genotipo		
	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>	<i>Altiplano</i>	<i>Media</i>	<i>Huasteca</i>
	18±0.1a	12±1b	19.41±1.50a	0.50±0.08a	0.30±0.05a	0.80±0.3a
E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)				EUAi ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)		
Maíz	Tratamiento			Tratamiento		
	CI	Control		CI	Control	
	5.4±0.5a	6.4±0.4a		84.06±8b	160±14a	

	<i>Altiplano</i> 5±0.5a	Genotipo <i>Media</i> 7±0.6a	<i>Huasteca</i> 5.32±0.61a	<i>Altiplano</i> 109±14a	Genotipo <i>Media</i> 139±16a	<i>Huasteca</i> 112±15a
	Tratamiento CI 2.5±0.4a			Tratamiento CI 33±6b		
Frijol		Control 3±1a			Control 100±16a	
	<i>Altiplano</i> 4±0.4a	Genotipo <i>Media</i> 3±0.5a	<i>Huasteca</i> 2±0.42a	<i>Altiplano</i> 65±7ba	Genotipo <i>Media</i> 101±25a	<i>Huasteca</i> 33±8b
	Tratamiento CI 4±0.1a			Tratamiento CI 48±12b		
Calabaza		Control 5±0.9a			Control 104±15a	
	<i>Altiplano</i> 3±0.3b	Genotipo <i>Media</i> 8±1.4a	<i>Huasteca</i> 2±0.4b	<i>Altiplano</i> 57±8b	Genotipo <i>Media</i> 120±23a	<i>Huasteca</i> 51±14b

DISCUSIÓN

El CI altera los parámetros de la fotosíntesis en los cultivos de la milpa; los efectos varían y dependen del cultivo y genotipo. Además, también se observan diferencia en los efectos en dependencia del estado o etapa de desarrollo de las plantas. Un caso fue el efecto negativo del CI en ETR de calabaza de *Media* y *Huasteca* en desarrollo previo a la etapa reproductiva (Figuras 3.1 b), mientras que en la etapa reproductiva el efecto negativo se registró únicamente en *Media*.

ETR en maíz disminuyó en *Altiplano* en la primera etapa de crecimiento (Figura 3.1 a) y en la etapa reproductiva el efecto mayor fue en *Media* (Figura 3.3 e). Salvucci y Brandner (2004) documentaron la inhibición directa de las actividades fotosintéticas en maíz con T^a superiores a 30 °C. La inhibición de las actividades fotosintéticas por estrés calórico moderado (*i.e.*, 30 a 40 °C) generalmente se atribuye a tasas reducidas de regeneración de RuBisCO causadas por la intromisión parcial del transporte de electrones y, específicamente, por la inactivación del sistema de fotólisis del agua, en el fotosistema II.

En maíz y calabaza el Φ PSII disminuyó por efecto del CI en ambas etapas de desarrollo, y los genotipos más afectados fueron *Media* y *Huasteca* en la etapa previa a la reproductiva (Figura 3.1c y d) y *Media* en la etapa reproductiva (Figura 3.3 a y b). Sinsawat *et al.* (2004) observaron que el resultado de la temperatura en Φ PSII en hojas de maíz dependió de la aclimatación previa; ya que, la disminución de Φ PSII fue mayor en hojas de plantas cultivadas y adaptadas a 25 °C y expuestas a 35 °C o más, por el contrario, las hojas cultivadas a alta temperatura (45°C) fueron notablemente más tolerantes al estrés por calor. Los genotipos de *Media* (clima templado) y *Huasteca* (clima cálido y húmedo), corresponden a lugares donde las T^a medias son de 18.5 °C y 22.5 °C cada una (Diédhiou *et al.*, 2021); por lo que, probablemente los genotipos afectados no parecían adaptados a temperaturas altas y a las condiciones del ambiente en las OTC. Sinsawat *et al.* (2004) también documentaron que a partir de 45 °C las plantas de maíz cultivadas a 25 °C se recuperaron parcialmente y su NPQ no aumentó en comparación con otros tratamientos adaptados a 35 °C o 40 °C. Esto permite sugerir daño irreversible adicional, cuando las plantas están expuestas a temperaturas elevadas, sin estar aclimatadas a esas temperaturas,

los que producirse alteraciones en los complejos proteicos del fotosistema II (PSII) y en los pigmentos fotosintéticos. Estos y otros daños en los cloroplastos pueden interferir con la capacidad para desvanecer el exceso de energía por medio del NPQ. El estrés por calentamiento además puede provocar un desequilibrio en la obtención de especies reactivas de oxígeno (ROS), el que alterar la capacidad antioxidante de la planta y la regulación del NPQ.

Los valores de F_v/F_m disminuyeron debido a CI en frijol en la etapa vegetativa, en *Media* y *Huasteca* (Figura 3.1 e) y, por efecto simple, en maíz en ambas etapas de crecimiento (Cuadro 3.2 y 3.4), así como en calabaza en la etapa reproductiva (Cuadro 3.4). El estrés por calentamiento reduce sustancialmente la relación F_v/F_m de la fluorescencia, es decir la eficiencia fotoquímica máxima, lo que, a la vez, conduce a una menor actividad fotosintética (Mohamed y Tarpley 2010). El estrés por calentamiento (38 °C) en soya redujo los pigmentos fotosintéticos, la relación F_v/F_m y G_s , lo que llevó a una disminución en la producción final (Tan *et al.* 2011). En el presente estudio CI afectó q_N en maíz y frijol, con énfasis en la etapa reproductiva (Cuadro 3.4); este efecto concuerda con lo descrito por Diédhiou *et al.* (2022) en las plantas de la milpa bajo calentamiento inducido. Este efecto indica que se generó un estado de alta energía en las plantas y puede estar relacionado con un mayor contenido de zeaxantina debido al estrés (Khamis *et al.* 1990, Verhoeven *et al.* 1997).

El CI alteró el q_P en maíz reaccionó; en esta variable también fueron *Media* y *Huasteca* los más afectados (Figura 3.3 f) y en la calabaza por efecto simple en la etapa vegetativa q_P también se la afectó el CI (Cuadro 3.3). Zlatev *et al.* (2004) documentaron disminución de q_P en genotipos de frijol expuestos a estrés por sequía. Velikova *et al.* (1999) observaron la disminución significativa en F_v/F_m y q_P en plantas de frijol después de lluvia ácida simulada. La disminución de q_P en las plantas puede indicar que la regulación negativa del transporte de electrones del PSII por el aumento de q_N no fue suficiente para igualar la reducción de la demanda de electrones para la síntesis de ATP y NADPH.

El estudio reveló disminución de A en maíz en ambas etapas de desarrollo, en la primera CI *Altiplano* fue el más afectado (Figura 3.2) y en la segunda los tres genotipos

sometidos a CI disminuyeron esta variable (Figura 3.4). Además, A también se inhibió parcialmente por efecto simple; en este caso el CI afectó el cultivo de calabaza en la etapa vegetativa (Cuadro 3.3) y a los tres cultivos en la etapa reproductiva (Cuadro 3.4). Las plantas de maíz cultivadas en invernadero crecen óptimamente con temperatura del aire de 34°C; por extensión, esta es la temperatura óptima para las actividades fotosintéticas; temperaturas superiores a 38°C provocan disminución drástica de las tasas fotosintéticas debido al cierre estomático (Crafts y Salvucci 2002, Kim *et al.* 2007).

Gs en maíz se la afectó el CI en las plantas en etapa vegetativa (Cuadro 3.3); al contrario, Gs en frijol en la etapa reproductiva resultó afectada por el CI (Cuadro 3.5), y en calabaza esta variable no mostró alteración. Pérez *et al.* (2020) revelaron que la Gs de plantas de maíz en monocultivo decayó con la temperatura mayor del aire en contraste con el policultivo maíz + frijol y maíz + frijol + calabaza. Estos resultados muestran la variabilidad de respuestas entre los cultivos, simples o asociados. Además, Marias *et al.* (2027) documentaron que la Gs disminuyó por efecto del estrés por calor en hojas en crecimiento y que se mantuvo sin cambio en hojas maduras; un efecto similar en maíz se observó en el presente estudio. Gs fue mayor en maíz y frijol en los dos períodos en el genotipo correspondiente a clima cálido y húmedo (*Huasteca*) (Cuadro 3.3 y 3.5)

La E aumentó en el escenario de CI en los tres cultivos durante la etapa vegetativa (Cuadro 3.3). El aumento de temperatura en las plantas incrementa la demanda de agua para la transpiración. Sin embargo, en la etapa reproductiva (Cuadro 3.5) las plantas de la milpa no respondieron al CI, lo que está relacionado con la rebaja de la Gs. El aumento de T^a disminuye la cantidad de vapor de agua en el aire y aumenta el déficit de presión de vapor, con lo que las plantas pudieron tener respuestas adaptativas, que se manifiestan en el cierre parcial de los estomas en contextos de alta temperatura y les permite conservar el agua.

La EUAi se vio afectada por CI en los tres cultivos en la etapa reproductiva (Cuadro 3.5) a pesar de que en la fase vegetativa el maíz y el frijol se mejoró por efecto del calor (Cuadro 3.3). Por efecto del genotipo, frijol *Huasteca* tuvo los valores mayores en la etapa vegetativa, pero en la etapa reproductiva esto se invirtió y tuvo los valores menores. Battisti y Naylor (2009) observaron que las especies tropicales (equivalente a

Huasteca) son particularmente vulnerables al estrés por calor, debido a la mayor carga de radiación, la ampliación en la intensidad y frecuencia de las olas de calentamiento pronosticadas para los trópicos (Corlett, 2011). De acuerdo con Gleason *et al.* (2017), un aumento en la tasa de transpiración en maíz cultivado en invernadero representa una disminución en el potencial hídrico.

CONCLUSIONES

El CI altera los parámetros de la fotosíntesis en los cultivos de la milpa; los efectos varían y dependen del cultivo, etapa de crecimiento-desarrollo y genotipo. El CI altera los patrones de fluorescencia de la clorofila, en la etapa de vegetativa, a los 45 días después de la siembra; de ellos los más afectados son ETR y Φ PSII en maíz y calabaza y NPQ en calabaza, además de Fv/Fm en frijol. Los tratamientos más sensibles al CI fueron CI *Altiplano*, CI *Media* y CI *Huasteca*. En la etapa reproductiva, a los 75 días después de la siembra, el CI también afecta Φ PSII, qN, ETR y qP en maíz, Φ PSII en calabaza y qN en frijol. En ambas etapas fenológica el CI afecta los parámetros de fluorescencia de la clorofila; esto indica que el aumento de temperatura ambiente en la milpa genera estrés en las plantas, independientemente del cultivo, y que el nivel de estrés depende del genotipo. Por lo que, no existe un patrón único de tolerancia al calor entre los cultivos en sistema milpa.

El CI también afecta los parámetros de intercambio de gases en ambas etapas fenológicas de los tres cultivos. En maíz se afectan A (tasa fotosintética de asimilación de CO₂) y Gs. Otras variables del intercambio de gases y fotosintéticas, se alteran en la etapa vegetativa, es el caso de E en los tres cultivos. En contraste EUAi en maíz y calabaza se incrementan debido al CI. Algunos de los efectos del CI en la etapa reproductiva difieren de los de la etapa vegetativa; incluso algunos de esos parámetros son favorecidos por el CI. Lo que indica que, la milpa se ven beneficiadas por el CI en la primera etapa de crecimiento, que parece no generar estrés; sin embargo, la etapa reproductiva en la milpa es más sensible al CI.

Las plantas de la milpa responden parcialmente diferente al CI; lo que se interpreta como adaptaciones o ajustes metabólicos específicos para enfrentar el estrés por calor. Las interacciones entre los tratamientos y los genotipos resaltan la importancia de la variabilidad genética, la que muestra la complejidad de las respuestas adaptativas en un contexto de cambio climático.

LITERATURA CITADA

- Aragón, G. J. L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., y Flores, J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*, 32(1), 92-99. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12120>
- Assmann, S. M., y Gershenson, A. (1991). The kinetics of stomatal responses to VPD in *Vicia faba*: electrophysiological and water relations models. *Plant, Cell & Environment*, 14(5), 455-465. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01515.x>
- Battisti, D. S., y Rosamond L. N. (2009). Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science* 323.5911: 240-244. DOI: [10.1126/science.1164363](https://doi.org/10.1126/science.1164363)
- Berrocal-Ibarra., Ortiz-Cereceres, J. y Peña-Valdivia, C. B. (2002). Yield components, harvest index and leaf area efficiency of a sample of a wild population and a domesticated variant of the common bean *Phaseolus vulgaris*. *South African Journal of Botany*, 68(2), 205-211. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30421-X](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30421-X)
- Björkman, O., y Demmig, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00402983>
- Cadena-Iñiguez, J., Ruiz-Posadas, L. M., Trejo-López, C., Sánchez-García, P., y Aguirre-Medina, J. F. (2001). Regulación del intercambio de gases y relaciones hídricas en chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz). *Revista Chapingo serie horticultura*, 7(1), 21-35.
- Cho, S., Ser-Oddamba, B., Batkhuu, N. O., y Seok Kim, H. (2019). Comparison of water use efficiency and biomass production in 10-year-old *Populus sibirica* and *Ulmus pumila* plantations in Lun soum, Mongolia. *Forest Science and Technology*, 15(3), 147-158. DOI: <https://doi.org/10.1080/21580103.2019.1634646>

- Corlett, R. T. (2011). Impacts of warming on tropical lowland rainforests." *Trends in ecology & evolution* 26.11: 606-613. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.015>
- Crafts-Brandner, S. J., y Salvucci, M. E. (2002). Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant physiology*, 129(4), 1773-1780. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.002170>
- Dan, W., LI, Guo, R., Zhou, B. Y., Ming, Z., Cao, C. G., Meng, Q. F. y Ming, Z. H. (2020). Innovation of the double-maize cropping system based on cultivar growing degree days for adapting to changing weather conditions in the North China Plain. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(12), 2997-3012. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63213-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63213-0)
- Diédhiou, I., Ramírez-Tobias, H. M., Fortanelli-Martinez, J., y Flores-Ramírez, R. (2022). Maize intercropping in the traditional “Milpa” system. Physiological, morphological, and agronomical parameters under induced warming: Evidence of related effect of climate change in San Luis Potosí (Mexico). *Life*, 12(10), 1589. DOI: <https://doi.org/10.3390/life12101589>
- Dusenge, M. E., Duarte, A. G., y Way, D. A. (2019). Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221(1), 32-49. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15283>
- Estévez-Geffriaud, V., Vicente, R., Vergara-Díaz, O., Narváez Reinaldo, J. J., y Trillas, M. I. (2020). Application of *Trichoderma asperellum* T34 on maize (*Zea mays*) seeds protects against drought stress. *Planta*, 252, 1-12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03404-3>
- Farquhar, G. D., y Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- García, E. H., Peña-Valdivia, C. B., Aguirre, J. R., y Muruaga, J.S (1997). Morphological and Agronomic traits of a wild population and an improved cultivar of common

- bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of Botany*, 79(2), 207-213. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0329>
- Genty, B., Briantais, J. M., y Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1), 87-92. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Gleason, S. M., Wiggans, D. R., Bliss, C. A., Comas, L. H., Cooper, M., DeJonge, K. C. y Zhang, H. (2017). Coordinated decline in photosynthesis and hydraulic conductance during drought stress in *Zea mays*. *Flora*, 227, 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.017>
- Ho, L. C., Grange, R. I., y Shaw, A. F. (1989). Source/sink regulation. In: Transport of photoassimilates. (Eds DA Baker, JA Milburn) pp. 306–343.
- Hou, P., Liu, Y., Xie, R., Ming, B., Ma, D., Li, S., Mei, X. (2014). Temporal and spatial variation in accumulated temperature requirements of maize. *Field Crops Res.*, 158, 55–64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.021>
- Johnson, G. N., Young, A. J., Scholes, J. D., y Horton, P. (1993). The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell & Environment*, 16(6), 673-679. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00485.x>
- Juarez-López, J. F. (2002). Respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO₂: limitaciones estomáticas y bioquímicas de la fotosíntesis en *Quercus ilex* Subs. *ballota* y *Q. faginea*. Tesis de doctorado. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca. España.
- Kautsky, H., y Hirsch, A. (1931). New attempts to assimilate carbonic acid. *Naturwissenschaften*, 19, 96.
- Khamis, S., Lamaze, T., Lemoine, Y., y Foyer, C. (1990). Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation: relationships between electron transport and carbon assimilation. *Plant Physiology*, 94(3), 1436-1443. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.94.3.1436>

- Krause, G. H., y Somersalo, S. (1989). Fluorescence as a tool in photosynthesis research: application in studies of photoinhibition, cold acclimation and freezing stress. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 323(1216), 281-293. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.1989.0010>
- Kumar, A., Verma-Ramesh. P. S., Singh, A., Sharma, H. K., y Devi, G. (2020). Barley landraces: Ecological heritage for edaphic stress adaptations and sustainable production. *Environmental and Sustainability Indicators*, 6, 100035. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.indic.2020.100035>
- Lane, L. J., y Nichols, M. H. (1995). Semi-arid climates and terrain. *Encyclopedia of environmental science*.
- Lichtenthaler, H. K., y Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry*, 19(sup1), S29-S85. DOI: <https://doi.org/10.1080/15476510.1988.10401466>
- López-Palacios, C., Ramírez-Tobias, H. M., Flores, J., Gelviz-Gelvez, S. M., Rojas-Velázquez, A. N., y Saucedo-Acosta, C. P. (2022). Warming due to climate change alters physiological performance, biomass production and microenvironment of *Avena sativa*. *Brazilian Journal of Botany*, 45(3), 1139-1148. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00825-0>
- Lynch, J., González, A., Tohme, J. M., y García, J. A. (1992). Variation in characters related to leaf photosynthesis in wild bean populations. *Crop Science*, 32(3), 633-640. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200030012x>
- Marias, D. E., Meinzer, F. C., y Still, C. (2017). Impacts of leaf age and heat stress duration on photosynthetic gas exchange and foliar nonstructural carbohydrates in *Coffea arabica*. *Ecology and Evolution*, 7(4), 1297-1310. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.2681>
- Marion, G. M., Henry, G. H. R., Freckman, D. W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M. H., ... y Virginia, R. A. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature

- in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3(S1), 20-32. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x>
- Maxwell, K., y Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Medlyn, B. E., Barton, C. V. M., Broadmeadow, M., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., ..., y Jarvis, P. G. (2001). Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist*, 149(2), 247-264. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00028.x>
- Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., y Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas (Esp)*, (43), 63-84. DOI: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=17604304>
- Mohammed, A. R., y Tarpley, L. (2010). Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy*, 33(2), 117-123. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.11.006>
- Morison, J. I. (1987). Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. *Stomatal function*, 229, 252.
- Musil, C. F., Van Heerden, P. D. R., Cilliers, C. D., y Schmiedel, U. (2009). Mild experimental climate warming induces metabolic impairment and massive mortalities in southern African quartz field succulents. *Environmental and Experimental Botany*, 66(1), 79-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.11.008>
- Paulsen, G. M. (1994). High temperature responses of crop plants. pp. 365-389 En: Boote, K.J., J.M. Bennett, T.R. Sinclair y G.M. Paulsen (eds.). Physiology and determination of crop yield. *American Society of Agronomy*, Madison, WI. DOI: <https://doi.org/10.2134/1994.physiologyanddetermination.c25>

- Pérez-Hernández, R. G., Cach-Pérez, M. J., Aparicio-Fabre, R., Wal, H. V. D., y Rodríguez-Robles, U. (2021). Physiological and microclimatic effects of different agricultural management practices with maize. *Botanical Sciences*, 99(1), 132-148. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.2640>
- Ramazan, S., Bhat, H. A., Zargar, M. A., Ahmad, P., y John, R. (2021). Combined gas exchange characteristics, chlorophyll fluorescence and response curves as selection traits for temperature tolerance in maize genotypes. *Photosynthesis Research*, 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00829-z>
- Raschke, K. (1976). How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 273(927), 551-560. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.1976.0031>
- Ríos, L. C., y Araya, H. E. (2002). Cambios en los contenidos de clorofila, proteínas y niveles de fluorescencia de clorofila en plantas de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas en zonas áridas en diferentes condiciones de luminosidad. *Idesia (Chile)*, 20(2), 111-118. DOI:
- Robinson, J. M. (1994). Speculations on carbon dioxide starvation, Late Tertiary evolution of stomatal regulation and floristic modernization. *Plant, Cell & Environment*, 17(4), 345-354. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb00303.x>
- Roháček, K., Soukupová, J., y Barták, M. (2008). Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. *Plant Cell Compartments-Selected Topics. Research Signpost, Kerala, India*, 41, 104.
- Ruiz, J., Flores, H. Ramírez, J. y González, D. (2002) Cardinal temperatures and length of maturation cycle of maize hybrid H-311 under rain fed conditions. *Agrociencia* 36, 569–577.
- Salvucci M. E., Crafts-Brandner S. J. (2004). Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiol Plant*. 120(2):179–186. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.0173.x>

- Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P. y Fracheboud, Y. (2004). Efecto del estrés calórico sobre el aparato fotosintético en maíz (*Zea mays* L.) cultivado a temperatura controlada o alta. *Botánica Ambiental y Experimental*, 52 (2), 123-129. Disponible en: <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/58909>
- Squire, G. R. (1990). The physiology of tropical crop production. CAB. *International. Oxon*, 143-177. DOI: doi:10.1017/S0266467400006234
- Taiz, L., y Zeiger, E. (2006). Plant physiology., 4th edn. (Sinauer Associates Inc. Publishers: Sunderland, MA).
- Tan, W., wei Meng, Q., Brestic, M., Olsovska, K., y Yang, X. (2011). Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants. *Journal of Plant Physiology*, 168(17), 2063-2071. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.jplph./2011.06.009>
- Teixeira, M., Feijão, E., Catarino, L., Matos, A. R., Figueiredo, A., y Marques da Silva, J. (2021). Exploring local maize diversity for increased agricultural sustainability: New insights into drought stress response and recovery of Guinea-Bissau landraces. *Sustainability*, 13(10), 5441. DOI: <https://doi.org/10.3390/su13105441>
- Tollenaar, M. (1989). Response of dry matter accumulation in maize to temperature: I. Dry matter partitioning. *Crop Science*, 29(5), 1239-1246. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900050030x>
- Tosens, T., Niinemets, U., Vislap, V., Eichelmann, H., y Castro-Diez, P. (2012). Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant, Cell & Environment*, 35(5), 839-856. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02457.x>
- Ureta, C., González, E.J., Espinosa, A., Trueba, A., Piñeyro-Nelson, A., y Álvarez-Buylla, E. R. (2020). Rendimiento de maíz en México bajo cambio climático. *Sistemas Agrícolas*, 177, 102697.

- Vargas-Ortiz, E., Ramírez-Tobias, H. M., González-Escobar, J. L., Gutierrez-Garcia, A. K., Bojorquez-Velazquez, E., Espitia-Rangel, E., y de la Rosa, A. P. B. (2021). Biomass, chlorophyll fluorescence, and osmoregulation traits let differentiation of wild and cultivated *Amaranthus* under water stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 220, 112210. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2021.112210>
- Velikova, V., Tsonev, T., y Yordanov, I. (1999). Light and CO₂ responses of photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in bean plants after simulated acid rain. *Physiologia Plantarum*, 107(1), 77-83. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.100111.x>
- Verhoeven, A. S., Demmig-Adams, B., y Adams III, W. W. (1997). Enhanced employment of the xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiology*, 113(3), 817-824. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.3.817>
- Weyers J. D. B. & Meidner H. (1990). *Methods in stomatal research*. Longman Scientific & Technical ; Wiley.
- Young, L. W., Wilen, R. W., y Bonham-Smith, P. C. (2004). High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro-and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 485-495. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh038>
- Yousaf, M. I., Hussain, K., Hussain, S., Ghani, A., Shehzad, A., Mumtaz, A., ... y Bhatti, M. H. (2020). Seasonal influence, heat unit accumulation and heat use efficiency in relation to maize grain yield in Pakistan. *Maydica*, 64(3), 9.
- Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M., y Harper, J. F. (2010). Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, 61(7), 1959-1968. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq053>
- Zlatev, Z. S., y Yordanov, I. T. (2004). Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg. J. Plant Physiol*, 30(3-4), 3-18.

DISCUSIÓN GENERAL

Se comprobó que los GDA incrementaron por efecto del CI respecto al testigo. En P1 los GDA de las parcelas con CI fue 2300, mientras que en las testigo fue 1800. Por otro lado, en P2 el número de GDA en CI fue de 2400 y en el testigo fue de 1400 (Figura 1.7). El desarrollo de muchas de las especies de plantas y otros organismos es controlado principalmente por la temperatura ambiente (Bustamante *et al.* 2005). Los GDA proporcionan una forma indirecta de evaluar cómo crecen y se desarrollan las plantas e insectos. El concepto de "grados día acumulados" se originó a partir de observaciones que señalaban lo siguiente: 1) el crecimiento de las plantas se ve privado cuando la temperatura ambiente es inferior a un umbral mínimo (Neild y Smith, 1997); 2) la velocidad de desarrollo aumenta cuando la temperatura ambiente supera dicho umbral mínimo; 3) diversas variedades de maíz necesitan valores acumulados diferentes de Unidades Calor en términos de temperaturas. Por lo tanto, el aumento de GDA puede provocar una aceleración del desarrollo de los cultivos de la milpa, el maíz, el frijol y la calabaza. Respecto a la temperatura media en P1, se observó aumento de 4 °C en el grupo de parcelas con CI comparada con la de las testigo (Figura 1.5); la diferencia fue mayor en P2, ya que la temperatura media aumentó 7 °C debido al CI (Figura 1.6). La HR también aumentó en las parcelas con CI; en ambas posiciones el aumento fue de 20 % respecto a las testigo (Figuras 1.3 y 1.4). Estos resultados coinciden con las observaciones de diversos autores, como Solarte *et al.* (2022), Lasso *et al.* (2021), Zhou *et al.* (2019) y Wan *et al.* (2014); por lo que, confirmaron que las OTC incrementan las temperaturas del aire y del suelo en su interior. Además, los resultados están en el intervalo de aumento, de 1 a 4.8 °C, esperado para finales del siglo XXI (IPCC, 2014). En cuanto a los resultados de HR coinciden con los de Wan *et al.* (2014), los autores indicaron que la HR en OTC aumentaría en un 2% si la temperatura del aire aumentara. Así, el modelo experimental de OTC, modificado para plantas de porte alto utilizado en esta investigación, por un lado, generan condiciones experimentales de calentamiento que se asemejan a las condiciones de temperatura que se esperan sucedan debido al cambio climático y por el otro lado, pueden promover cambios funcionales en los cultivos que componen la milpa tradicional mesoamericana. Este modelo experimental es útil para conocer cómo el incremento de

temperatura debido al cambio climático afecta a los organismos, en el caso de esta investigación, a los cultivos que constituyen la milpa.

Los tres cultivos incrementaron su altura y tasa de crecimiento dentro de las OTC, comparadas con el testigo (Figuras 1.8 b y c y cuadro 1.2). Estos efectos concuerdan con los de Min *et al.* (2021); estos autores reportaron que la altura de las plantas de maíz fue mayor en las OTC, con mayor temperatura del aire, comparada con la de la parcela control. El aumento del crecimiento en las plantas en las OTC puede deberse al acortamiento del ciclo de vida de la planta debido al estrés por altas temperaturas (Miranda *et al.*, 2009). También, se documentó que la maduración de los frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) se aceleró con la elevación de la temperatura (Adams *et al.*, 2001). Además, las plantas de frijol de CI *Altiplano* incrementaron su altura y en calabaza las plantas de los tratamientos CI *Altiplano* y CI *Media* fueron las más altas. En relación con estas respuestas al CI, Teixeira *et al.* (2013) mediante evaluación espacial, con el Modelo de Zonas Agroecológicas Globales (GAEZ) de la FAO/IIASA, estimaron el riesgo de estrés por calor global en cuatro cultivos relevantes: trigo, maíz, arroz y soja, los resultados confirmaron el riesgo alto de daños al rendimiento en tierras continentales en latitudes altas, similar a *Altiplano*.

El CI también influyó en los periodos de floración masculina y femenina en maíz y calabaza, así como en los días a floración en frijol. En maíz en CI *Media* se registró un adelanto de aproximadamente 7 días en la floración masculina (Figura 1.8 a). En calabaza el CI afectó la sincronía de la floración, ya que adelantó 8 días la floración masculina; sin embargo, se identificó un retraso de 3 días en la floración femenina (Cuadro 1.2). Respecto la floración femenina en maíz, el CI ocasionó un retraso de 9 días, mientras que en frijol el retraso de la floración fue de 8 días (Cuadro 1.2). Wallace *et al.* (1991) reportaron que en frijol los días a la floración decrecieron de 85 a 43 cuando la temperatura aumentó de 13 a 24 °C. Las temperaturas superiores a 43 °C logran mayor floración masculina y aumentan la proporción de sexos, lo que provoca disminución en el rendimiento de la calabaza (Shehata *et al.*, 2019). Zarazúa *et al.* (2010) observaron que el periodo de la siembra a la floración (S-F) en maíz tiende a disminuir significativamente debido al estrés por calor. Los autores mencionados pronosticaron que, a finales del siglo XXI, con una

temperatura de 35°C, la etapa S-F se acortará a 51 días, esto es 21 días de reducción. Sin embargo, los efectos negativos se mantendrían si continúan utilizando los mismos genotipos; por lo que, estudios como el presente son indispensables para identificar los que expresen mayor tolerancia al incremento de la temperatura ambiente como fue *Media* en maíz en el presente estudio.

El CI disminuyó aproximadamente tres veces el rendimiento de los tres cultivos creciendo en asociación en la milpa; pero, los genotipos frijol y calabaza *Huasteca* mostraron mayor rendimiento (Figura 2.1 b y c), a pesar de que su altura fue la menor. Esto indica que el CI alteró los eventos de fuente y demanda, ya que la planta invirtió menos recursos en el crecimiento longitudinal. En regiones tropicales, la abundante radiación solar y las elevadas temperaturas suelen tener un impacto negativo en el desarrollo y la producción de los cultivos (Chavez *et al.*, 2017); sin embargo, en este contexto, es plausible que los genotipos adaptados a climas cálidos y húmedos hayan demostrado mayor tolerancia a las temperaturas elevadas. No obstante, el crecimiento vigoroso de los cultivos no necesariamente se traduce en un óptimo rendimiento en términos de producción.

La fluorescencia de la clorofila es un instrumento con el cual se puede obtener información de la fisiología y funcionamiento del aparato fotosintético; los parámetros de la fluorescencia permiten indagar sobre su alteración (Smillie y Hetherington, 1990). Los parámetros de fluorescencia de la clorofila permiten conocer la actividad del fotosistema II, que se encuentra en las membranas de los tilacoides y está íntimamente relacionado con el daño instantáneo en las plantas, causado por condiciones de estrés (Xu *et al.*, 2020). Los resultados de la fluorescencia de la clorofila en la etapa vegetativa, 45 días después de la siembra, indicaron que, maíz CI *Altiplano* tuvo la ETR menor de este cultivo (Figura 3.1 a), mientras que, en calabaza CI *Media* y CI *Huasteca* fueron los menores (Figura 3.1 b). El ΦPSII en maíz disminuyó 13 %, respecto a los testigos, en CI *Altiplano*, CI *Media* y CI *Huasteca* (Figura 3.1 c); en contraste la misma variable en calabaza CI *Huasteca* la caída fue la mayor (Figura 3.1 d). En frijol CI *Media* y CI *Huasteca* la eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m) mostró los valores menores (Figura 3.1 e) y en calabaza, CI *Huasteca* NPQ fue la menor (Figura 3.1 f). Los resultados evidencian que en varias

variables uno o varios cultivos de *Media* y *Huasteca* se afectan por el CI en la milpa; no obstante, debe considerarse que estas alteraciones corresponden a la fase vegetativa. Sinsawat *et al.* (2004) indicaron que la cinética de recuperación del estrés térmico mostró que la reducción en la actividad fotosintética en las hojas desarrolladas a 25°C y expuestas a 35°C se recuperó completamente después de 4 h; y la recuperación fue parcial después de 48 h tras la exposición a 40°C. En consecuencia, existe la posibilidad de que las hojas de maíz pertenecientes a CI *Huasteca* hayan experimentado una recuperación en etapas posteriores.

En el intercambio de gases la respuesta ante el CI fue la siguiente: únicamente hubo interacción T×G en maíz en A, en este caso CI *Altiplano* fue el menor. Las demás variables en los otros cultivos, incluyendo maíz, presentaron respuesta por efecto simple en tratamiento y genotipo. En calabaza A disminuyó. Gs en maíz, E en los tres cultivos y EUAi en maíz y frijol aumentaron sus valores. El CI benefició la mayoría de las variables (Cuadro 3.3). Es posible que debido a la etapa en la que se realizaron las mediciones (etapa de vegetativa a los 45 días después de la siembra) el CI no haya afectado el intercambio de gases de las plantas. Marias *et al.* (2017) señalaron que, según el modelo de balance energético de la hoja, el aumento en la temperatura de la hoja en respuesta a la reducción de Gs sería mayor en temperaturas más altas, por ejemplo, a 45 °C, en comparación con temperaturas más bajas, como 35 °C. Esto también sería más pronunciado en condiciones de plena luz solar en comparación con la luz solar parcial. Por lo que, es posible que al momento de realizar la medición no se tuvo la temperatura más alta. La respuesta por efecto simple al factor genotipo reveló que Gs, E y EUAi el genotipo *Huasteca* mostró valores mayores (Cuadro 3.3). Las especies tropicales son particularmente vulnerables al estrés por calor debido a la mayor carga de radiación, el aumento en la intensidad y frecuencia de las olas de calor esperadas en los trópicos (Corlett, 2011), así como a la distribución más estrecha de las temperaturas que típicamente se experimentan en comparación con las especies extratropicales (Battisti y Naylor, 2009). Sin embargo, debido a estas características probablemente los genotipos de *Huasteca* presenten mayor adaptación al aumento de temperatura que se espera ocurra por el cambio climático.

En la segunda medición, correspondiente a la etapa reproductiva, a los 75 días después de la siembra, se identificaron efectos significativos de las interacciones entre tratamiento y genotipo (T×G). Tanto en el maíz como en la calabaza, se observó que el Φ PSII en CI *Media* experimentó un impacto negativo más pronunciado (Figura 3.3 a y b). Además, tanto qN en el maíz como en el frijol mostraron una notoria susceptibilidad debido a CI *Media* (Figura 3.3 c y d). Asimismo, en el caso de la tasa de transporte de electrones (ETR) en el maíz, CI *Media* fue la más afectada (Figura 3.3 e). En relación con el parámetro qP en el maíz, las interacciones destacaron una mayor vulnerabilidad en el grupo CI *Media* y en CI *Huasteca* (Figura 3.3 f). Las demás variables Fv/Fm y NPQ solo presentaron respuestas por efectos simples (Cuadro 3.3). Es evidente que en esta etapa el genotipo más susceptible a daños en Φ PSII por CI fue el de *Media*, cabe recalcar que en maíz CI *Media* también se vio afectado en los días a floración masculina en maíz atrasando dicho proceso. Además, también en Φ PSII en calabaza, CI *Media* tuvo los valores más bajos. En ese mismo cultivo, en el mismo tratamiento (CI *Media*) se reportó la mayor altura, lo que significa que una planta muy alta no necesariamente es una planta sana, por el contrario, es probable que debido al estrés la planta haya invertido energía en acelerar su crecimiento. En todas las variables analizadas, se observó que CI *Media* promovió la mayor vulnerabilidad tanto en el maíz como en el frijol. Además, también en qP del maíz, CI *Huasteca* mostró una afectación similar a la de CI *Media*, lo que lleva a concluir que estos dos tratamientos fueron los más perjudicados en esta evaluación. No hay que descartar la relación del estrés fisiológico con las demás variables, dónde, por ejemplo, en maíz en *Media* presento menor grosor del tallo, longitud de la hoja y diámetro de mazorca, en frijol CI *Media* junto con CI *Altiplano* tuvieron los rendimientos más bajos, también en frijol CI *Media* fue de los que se beneficiaron por el CI y creció más. Pérez *et al.* (2014) indicaron que las plantas de rábano desarrollaron mecanismos de tipo morfológico, como la restricción del crecimiento y desarrollo, lo que resultó en una disminución del rendimiento para soportar la condición de estrés en algunos parámetros fisiológicos, tales como la conductancia estomática, el contenido de clorofila, la tasa respiratoria y la fluorescencia de la clorofila.

En el período de medición antes mencionado, se evidenció que en el intercambio de gases solo hubo una interacción significativa T×G, está se observó en la variable A de

maíz (Figura 3.4). En esta interacción, se observó que CI *Altiplano* mostró el valor menor. Bradford *et al.* (2017) concluyeron que el aumento de la temperatura, manteniendo suficiente humedad en el suelo, aumenta la idoneidad de la agricultura de secano en las regiones templadas semiáridas (similar a *Altiplano*) puede ser que en este caso la humedad haya sido insuficiente.

En los otros parámetros se observó respuesta por efecto simple en el tratamiento y el genotipo (Cuadro 3.5). Se destaca que los tres cultivos experimentaron una reducción significativa en la variable A debido al CI. Respecto a Gs, únicamente el frijol respondió al CI, mostrando descenso. Igualmente, el CI influyó en la variable EUAi en los tres cultivos. En esta etapa de desarrollo, las variables de intercambio de gases mencionadas fueron influenciadas por el CI. El impacto de la temperatura depende de la intensidad del estrés y también del momento en el ciclo de vida de la planta. Las olas de calor durante el desarrollo reproductivo pueden impactar drásticamente la capacidad fotosintética, por tanto, también la producción (Schoper *et al.*, 1987).

En relación con el factor genotipo, en la variable A del frijol, el genotipo *Media* demostró ser estadísticamente inferior a los otros dos. En Gs, sólo el maíz mostró significancia; en este cultivo, *Huasteca* fue el doble que *Media* y *Altiplano*. En calabaza, tanto en E como en EUAi, *Media* superó a los otros dos genotipos. También en el frijol, *Media* superó a los demás genotipos en EUAi. En este caso se puede ver que la respuesta es muy variada entre genotipos.

La hipótesis de esta investigación planteó que el aumento inducido de la temperatura impacta negativo en el crecimiento y desarrollo, las etapas fenológicas, el rendimiento y la fotosíntesis de los cultivos de la milpa y que hay genotipos que están mejor adaptados al calor. Esta aseveración supone que cada especie ha evolucionado en condiciones ambientales determinadas a las que se adaptó, y dentro de las cuales se podrían situar los límites de tolerancia respectivos (Smith y Smith, 2001). La hipótesis de este estudio se basa en la sensibilidad de los cultivos al aumento de temperatura; ya que, como organismos sésiles, las plantas están expuestas a una variedad de condiciones ambientales, algunas de las cuales causan estrés. Uno de los principales factores que generan estrés en las plantas en cultivo es el calor (Prasad *et al.*, 2017). Esta investigación

comprobó que dentro de OTC aumentaron las temperaturas y la HR; lo que causó cambios diversos en niveles variados; este fue el caso de la aceleración de la tasa de crecimiento y la mayor altura y alteraciones en los días a floración en los tres cultivos. En términos de rendimiento algunos autores definen un evento de alta temperatura como estrés por calor si resulta en reducciones de rendimiento grandes e irreversibles (Wahid *et al.*, 2007). Considerando los resultados de esta investigación, que mostraron disminución del rendimiento en los tres cultivos se confirma la hipótesis planteada. Además, con esta investigación se confirmó que el CI también disminuye algunas variables de fluorescencia de la clorofila e intercambio de gases y que el genotipo de *Media* se vio muy afectado. Por lo tanto, se confirman la hipótesis de que el CI tendría efectos negativos sobre los cultivos de la milpa, además de que surge la nueva hipótesis de que el CI promueve el crecimiento vertical de las plantas, sin embargo, afecta su rendimiento, además de que el estrés fisiológico está directamente relacionado con la morfología y rendimiento de los cultivos que componen la milpa.

CONCLUSIONES GENERALES

El método de incremento de temperatura del ambiente usado en el presente estudio fue eficiente para lograr aumento de temperatura inducido y de la HR. Por lo tanto, las plantas sometidas en los tratamientos con CI presentaron estrés por calor, el que se expresó en alteraciones en las variables de crecimiento, desarrollo y fenológicas, como mayores alturas, tasas de crecimiento y en el mayor de los casos retrasos en los días a floración masculina en los cultivos que formaron parte de las milpas. Además, hubo una disminución del rendimiento en maíz, frijol y calabaza y en las variables de rendimiento de maíz cuando se encontraron en CI. Los primeros resultados de crecimiento y desarrollo y rendimiento también mostraron los efectos en el genotipo donde *Media* y *Altiplano* se ven mayormente afectados. Lo que sugiere que en estas primeras variables *Huasteca* pudo mostrar más adaptación al CI.

En la función fotosintética de las plantas, los resultados mostraron afectaciones en las diferentes variables evaluadas, lo que sugiere que el estrés por calor tuvo un impacto negativo en el funcionamiento fisiológico de las plantas cultivadas en la milpa. Estas afectaciones se manifestaron en una disminución de la eficiencia fotosintética y cambios en el intercambio de gases. La evaluación del factor genotipo, representado por la procedencia climática de las plantas (*Altiplano*, *Media* y *Huasteca*), permitió identificar posibles respuestas diferenciales al estrés térmico entre los genotipos. Es posible que ciertos genotipos o variedades de maíz, calabaza y frijol sean más resistentes o tolerantes al estrés térmico que otros. En la fase de desarrollo a los 45 días después de la siembra, se observaron efectos adversos en ETR y Φ PSII y en NPQ en las tres plantas, con ciertas combinaciones de tratamientos y genotipos siendo las más afectadas, CI *Altiplano* y CI *Media* en maíz, CI *Huasteca* en la calabaza y CI *Media* en frijol. En términos de intercambio de gases, solo la variable de A mostró impactos significativos en la combinación T×G, siendo CI *Altiplano* el más afectado en maíz. Durante el segundo periodo de medición, que corresponde a la etapa reproductiva a los 75 días después de la siembra, se registraron impactos notables: en Φ PSII del maíz y la calabaza, el CI *Media* mostró influencia negativa; en qN del maíz y frijol, el CI *Media* resultó en efectos adversos; el ETR del maíz se vio afectado por el CI *Media*; y en términos de qP en el

mismo maíz, tanto el CI *Media* como el CI *Huasteca* mostraron impacto. En cuanto al intercambio de gases, únicamente la variable A del maíz experimentó alteración combinada, siendo el CI *Altiplano* el más perjudicado en maíz. Como aprecia que hay mucha variación en los resultados, dependiendo de la variable, del momento de medición y del cultivo, por lo tanto, en términos de fluorescencia de la clorofila no se puede concluir si un genotipo fue mejor que otro, sin embargo, si se puede concluir el CI fue un factor de estrés en las plantas.

Este estudio es base para investigaciones futuras; por ejemplo, parece necesario determinar cómo las plantas, particularmente las cultivadas, pueden aumentar su tolerancia al estrés térmico lo cual es un enfoque valioso en la investigación agrícola.

LITERATURA CITADA

- Adams, S. R., Cockshull, K. E., y Cave, C. R. J. (2001). Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany*, 88(5), 869-877. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1524>
- Battisti, D. S., y Rosamond, L. N. (2009) Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science* 323.5911: 240-244. DOI: 10.1126/science.11643
- Bayuelo-Jimenez, JS,* Pena-Valdivia, CB* & Rogelio Aguirre R, J. (1999). Yield components of samples of two wild Mexican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) populations grown under cultivation. *South African Journal of Plant and Soil*, 16(4), 197-203.
- Chaves-Barrantes, N. F., y Gutiérrez-Soto, M. V. (2017). Crop physiological responses to high temperature stress. II. Tolerance and agronomic treatment. *Agronomia Mesoamericana*, 28(1), 255-271. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/am.v28i1.21904>
- IPCC (2014). Climate change 2014: synthesis report. Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.). *Contribution Of Working Groups I, II And III To The Fifth Assessment Report Of The Intergovernmental Panel On Climate Change*. Geneva, Switzerland: IPCC.
- Lasso, E., Matheus-Arbeláez, P., Gallery, R. E., Garzón-López, C., Cruz, M., Leon-Garcia, I. V., ... y Curiel Yuste, J. (2021). Homeostatic response to three years of experimental warming suggests high intrinsic natural resistance in the páramos to warming in the short term. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 615006. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.615006>
- Marias, D. E., Meinzer, F. C., y Still, C. (2017). Impacts of leaf age and heat stress duration on photosynthetic gas exchange and foliar nonstructural carbohydrates in *Coffea arabica*. *Ecology and Evolution*, 7(4), 1297-1310. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.2681>

- Min, C. W., Khan, I., Kim, M. J., Yoon, I. K., Jung, J. S., y Lee, B. H. (2021). An Open Top Chamber for Forage Maize to Study the Effect of Elevated Temperature by Global Warming. *Journal of The Korean Society of Grassland and Forage Science*, 41(3), 183-188. DOI: <https://doi.org/10.5333/KGFS.2021.41.3.183>
- Miranda, D., Fischer, G., Carranza, C., Magnitskiy, S., Casierra, F., Piedrahíta, W., y Flórez, L. E. (2009). Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. *Bogotá: Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas*.
- Ojeda-Bustamante, W., Sifuentes I. E., y Unland W. H. (2006). Programación integral del riego en maíz en el norte de Sinaloa, México. URI: <http://hdl.handle.net/20.500.12013/1736>
- Peréz-Africano, K. L., y Sandoval-Pinzón, E. H. (2014). Comportamiento fisiológico de plantas de rábano (*Raphanus sativus* L.) sometidas a estrés por salinidad. *Conexión Agropecuaria JDC*, 4(2), 11-22. Recuperado a partir de <https://revista.jdc.edu.co/index.php/conexagro/article/view/206>
- Prasad, P. V., Bheemanahalli, R., y Jagadish, S. K. (2017). Field crops and the fear of heat stress—opportunities, challenges and future directions. *Field Crops Research*, 200, 114-121. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.024>
- Schooper, J. B., Lambert, R. J., Vasilas, B. L., y Westgate, M. E. (1987). Plant factors controlling seed set in maize: the influence of silk, pollen, and ear-leaf water status and tassel heat treatment at pollination. *Plant Physiology*, 83(1), 121-125. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.83.1.121>
- Shehata, M. N., y Abdelgawad, K. F. (2019). Potassium silicate and amino acids improve growth, flowering and productivity of summer squash under high temperature condition. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 19(2), 74-86. DOI: 10.5829/idosi.aejaes.2019.74.86
- Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P., y Fracheboud, Y. (2004). Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high

- temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 52(2), 123-129. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.01.010>
- Smillie, R. M., y Hetherington, S. E. (1990). Screening for stress tolerance by chlorophyll fluorescence. *Measurement Techniques in Plant Science*, 229-261.
- Smith, R. L., Smith T. M. (2001). Ecología. 4a edición. Pearson Educación. Madrid. España. 642 p.
- Solarte, M. E., Solarte-Erazo, Y., Ramírez-Cupacán, E., Enríquez-Paz, C., Melgarejo, L. M., Lasso, E., ... y Gulias, J. (2022). Photosynthetic Traits of Páramo Plants Subjected to Short-Term Warming in OTC Chambers. *Plants*, 11(22), 3110. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11223110>
- Teixeira, E. I., Fischer, G., Van Velthuisen, H., Walter, C., y Ewert, F. (2013). Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 170, 206-215. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.002>
- Wallace, D. H., Gniffke, P. A., Masaya, P. N., y Zobel, R. W. (1991). Photoperiod, temperature, and interaction effects on days and nodes required for flowering of bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116(3), 534-543. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.116.3.534>
- Wan, Y., You, S., Li, Y. E., Wang, B., Gao, Q., Qin, X., y Liu, S. (2014). Applied effect of improved open-top chamber on simulation in situ of elevating air temperature and CO₂ concentration in early rice field. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 30(5), 123-130. DOI: 10.3969/j.issn.1002-6819.2014.05.016
- Xu, Q., Ma, X., Lv, T., Bai, M., Wang, Z., y Niu, J. (2020). Effects of water stress on fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of drip irrigation in rice. *Water*, 12(1), 289. DOI: <https://doi.org/10.3390/w12010289>
- Zarazúa-Villaseñor, P., Ruiz-Corral, J. A., González-Eguiarte, D. R., Flores-López, H. E., y Ron-Parra, J. (2011). Impactos del cambio climático sobre la agroclimatología

del maíz en Ciénega de Chapala, Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias agrícolas*, 2(SPE2), 351-363.

Zhou, Y., Deng, J., Tai, Z., Jiang, L., Han, J., Meng, G., y Li, M. H. (2019). Leaf anatomy, morphology and photosynthesis of three tundra shrubs after 7-year experimental warming on Changbai Mountain. *Plants*, 8(8), 271. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants8080271>