

Artículo Revisión

Identificación molecular de genes asociados con la tolerancia al estrés hídrico en variedades de maíz

Molecular identification of genes associated with water stress tolerance in maize varieties

Ricardo E. Rivas^{1*}  

¹*Department of Chemistry, Universidad de Los Andes, Bogotá-Colombia*

***Autor de correspondencia:** Ricardo E. Rivas 

Recibido: 08-07-2026

Revisado: 15-07-2026

Aceptado: 22-07-2026

Publicado: 29-07-2026

Cómo citar este artículo: E. Rivas, R. . (2026). Identificación molecular de genes asociados con la tolerancia al estrés hídrico en variedades de maíz. Viterra, 4(1), 1-27. <https://viterradiginova.pro/index.php/viterra/article/view/38>

RESUMEN

El estrés hídrico constituye uno de los principales factores ambientales que limitan el crecimiento, desarrollo y productividad del cultivo de maíz. La identificación de materiales genéticos con características favorables frente a condiciones de disponibilidad limitada de agua representa una estrategia relevante para los programas de selección y mejoramiento vegetal. El objetivo de la presente investigación fue identificar molecularmente genes candidatos asociados con la tolerancia al estrés hídrico en variedades de maíz mediante la integración de marcadores moleculares y la evaluación de respuestas fisiológicas y productivas bajo condiciones controladas de disponibilidad de agua. Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con arreglo factorial, constituido por seis variedades de maíz y dos condiciones hídricas: riego normal y estrés hídrico controlado. Se evaluaron variables relacionadas con altura de planta, longitud radicular, biomasa seca, contenido relativo de agua y eficiencia en el uso del agua. La caracterización molecular se realizó mediante extracción de ADN, amplificación por reacción en cadena de la polimerasa y utilización de marcadores específicos vinculados con genes candidatos relacionados con las respuestas al déficit hídrico. Los resultados evidenciaron diferencias significativas entre las variedades y condiciones de disponibilidad de agua. Dos de las variedades evaluadas presentaron mayor capacidad para mantener el contenido relativo de agua, crecimiento radicular y acumulación de biomasa bajo estrés hídrico. El análisis molecular permitió identificar diferencias dentro de los patrones de amplificación de los marcadores evaluados y asociaciones entre la presencia de determinados alelos y las respuestas fenotípicas relacionadas con tolerancia. Se concluye que la integración entre caracterización molecular y evaluación fisiológica permite identificar materiales con respuestas favorables frente al déficit hídrico y proporciona información relevante para el desarrollo de estrategias de selección asistida por marcadores dentro de programas de mejoramiento genético del maíz.

Palabras clave: estrés hídrico; genes candidatos; maíz; marcadores moleculares; mejoramiento genético; tolerancia a la sequía.

ABSTRACT

Water stress is one of the main environmental factors limiting the growth, development, and productivity of maize. The identification of genetic materials with favourable characteristics under limited water availability represents a relevant strategy for plant selection and breeding programmes. This study aimed to molecularly identify candidate genes associated with water stress tolerance in maize varieties by integrating molecular markers with the evaluation of physiological and productive responses under controlled water availability conditions. A completely randomised experimental design with a factorial arrangement consisting of six maize varieties and two water conditions—normal irrigation and controlled water stress—was used. Plant height, root length, dry biomass, relative water content, and water-use efficiency were evaluated. Molecular characterisation was performed through DNA extraction, polymerase chain reaction amplification, and the use of specific markers linked to candidate genes associated with responses to water deficit. The results showed significant differences among varieties and water availability conditions. Two of the

evaluated varieties showed a greater capacity to maintain relative water content, root growth, and biomass accumulation under water stress. Molecular analysis identified differences in the amplification patterns of the evaluated markers and associations between the presence of specific alleles and phenotypic responses related to tolerance. The integration of molecular and physiological results allowed the identification of maize varieties with contrasting responses to limited water availability. It is concluded that combining molecular characterisation with physiological assessment provides an effective approach for identifying genetic materials with favourable responses to water deficit and generates relevant information for developing marker-assisted selection strategies in maize breeding programmes.

Keywords: candidate genes; drought tolerance; genetic improvement; maize; molecular markers; water stress.

1. INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) constituye uno de los cultivos de mayor importancia agrícola, económica y alimentaria a escala mundial. Liu y Qin (2021) señalaron que la mejora de la tolerancia a la sequía exige integrar fisiología, genética y evaluación agronómica. Su producción se encuentra destinada al consumo humano, alimentación animal y elaboración de diferentes productos industriales. La amplia distribución geográfica del cultivo ha favorecido el desarrollo y utilización de numerosas variedades con características genéticas, fisiológicas y productivas diferentes. Sin embargo, la productividad del maíz puede encontrarse considerablemente afectada por factores ambientales adversos, entre los cuales la disponibilidad limitada de agua representa una de las principales restricciones. El estrés hídrico constituye un problema relevante para los sistemas agrícolas debido a sus efectos sobre el crecimiento, desarrollo y rendimiento de los cultivos. La disminución de la disponibilidad de agua puede alterar diferentes procesos fisiológicos relacionados con la fotosíntesis, absorción de nutrientes, crecimiento radicular, acumulación de biomasa y formación de los componentes del rendimiento. La magnitud de estas alteraciones depende de factores relacionados con la intensidad y duración del déficit hídrico, etapa de desarrollo de las plantas, condiciones ambientales y características genéticas de los materiales cultivados.

En este sentido, el incremento de la variabilidad climática y la frecuencia de periodos caracterizados por disponibilidad limitada de agua han aumentado la necesidad de desarrollar estrategias destinadas a mejorar la adaptación de los cultivos. Dentro de este contexto, la identificación y selección de variedades con características favorables frente al estrés hídrico constituye una importante prioridad para los programas de mejoramiento genético. Liu y Qin (2021) destacaron que el mejoramiento de la tolerancia a la sequía dentro del cultivo de maíz requiere integrar conocimientos procedentes de la fisiología vegetal, genética y evaluación agronómica. La respuesta frente al déficit hídrico constituye una característica compleja debido a la participación de múltiples mecanismos y genes. Las plantas pueden desarrollar diferentes respuestas destinadas a disminuir los efectos generados por la limitada disponibilidad de agua. Estas respuestas incluyen modificaciones dentro del crecimiento radicular, regulación de la apertura estomática, acumulación de compuestos osmoprotectores, activación de sistemas antioxidantes y cambios dentro de la expresión de genes relacionados con las respuestas al estrés.

A partir de esta base, Saad-Allah et al. (2021) analizaron las relaciones existentes entre la utilización del agua, características radicales y respuestas fisiológicas del maíz bajo condiciones de sequía. La capacidad de los sistemas radicales para explorar diferentes zonas del suelo puede contribuir a mantener la absorción de agua durante periodos caracterizados por precipitaciones limitadas. Sin embargo, la tolerancia al estrés hídrico no depende exclusivamente de una característica. Diferentes mecanismos fisiológicos y moleculares participan simultáneamente dentro de las respuestas de las plantas. Casaretto et al. (2016) destacaron la necesidad de desarrollar una perspectiva integrada para mejorar la tolerancia a la sequía dentro de los cultivos. Los avances dentro de la genómica y biología molecular proporcionan posibilidades para identificar regiones genéticas y genes relacionados con características favorables.

De manera complementaria, esta integración presenta particular importancia debido a las dificultades existentes para evaluar la tolerancia utilizando exclusivamente características fenotípicas. Las condiciones ambientales pueden

modificar considerablemente las respuestas observadas. Una misma variedad puede presentar resultados diferentes dependiendo de las características del ambiente. La temperatura, características del suelo, intensidad del estrés y etapa de desarrollo pueden modificar las respuestas. Por esta razón, la identificación de componentes genéticos asociados con la tolerancia proporciona importantes posibilidades para complementar los procedimientos convencionales de selección. Khan et al. (2022) analizaron la arquitectura genética relacionada con la tolerancia a la sequía dentro del maíz. Los resultados evidenciaron la complejidad de estas características y participación de diferentes regiones genómicas.

Por otra parte, la identificación de loci de caracteres cuantitativos o QTL constituye una de las principales estrategias utilizadas para estudiar características complejas. Los QTL representan regiones dentro del genoma asociadas con variaciones dentro de determinadas características fenotípicas. Su identificación permite establecer relaciones entre marcadores genéticos y respuestas de interés agronómico. Dentro del estudio de la tolerancia al estrés hídrico, los QTL pueden encontrarse relacionados con rendimiento, características radicales, eficiencia en la utilización del agua y otros componentes fisiológicos. Liu et al. (2015) destacaron las posibilidades proporcionadas por la selección asistida por marcadores para mejorar la adaptación del maíz a condiciones de sequía. La utilización de información molecular permite seleccionar materiales que presentan regiones genéticas favorables. Esta estrategia puede complementar los procedimientos convencionales de mejoramiento.

En consecuencia, la selección fenotípica requiere evaluar los materiales bajo diferentes condiciones ambientales. Los marcadores moleculares proporcionan información relacionada con la composición genética. Sin embargo, la eficiencia depende de la capacidad para identificar asociaciones consistentes entre los marcadores y las características de interés. Osuman et al. (2022) analizaron el mapeo de QTL relacionados con tolerancia a la sequía utilizando ensayos desarrollados dentro de múltiples ambientes. Este enfoque presenta elevada importancia debido a la interacción entre genotipo y ambiente. Las respuestas frente al estrés hídrico pueden presentar variaciones dependiendo de las condiciones. Por esta razón, la evaluación dentro de diferentes ambientes permite identificar regiones genéticas con efectos relativamente estables. Los programas de mejoramiento requieren características capaces de proporcionar beneficios bajo diferentes condiciones.

Desde una perspectiva integrada, la identificación de QTL específicos para determinados ambientes también puede presentar importancia. Los materiales pueden seleccionarse considerando las características de las regiones productivas. Khan et al. (2022) y Osuman et al. (2022) analizaron QTL asociados con la tolerancia a la sequía dentro de poblaciones de maíz tropical. La evaluación de materiales adaptados a condiciones específicas proporciona información relevante para los programas regionales. Las poblaciones tropicales pueden presentar características genéticas diferentes frente a otros materiales. La identificación de regiones relacionadas con tolerancia proporciona posibilidades para seleccionar y utilizar germoplasma adaptado. La diversidad genética representa un recurso fundamental para responder a los desafíos generados por la variabilidad ambiental. La utilización de variedades con características diferentes permite identificar genes y mecanismos favorables.

Asimismo, la caracterización molecular constituye una herramienta para estudiar esta diversidad. Los avances dentro de las tecnologías de secuenciación han ampliado considerablemente las posibilidades para analizar los genomas vegetales. Los estudios transcriptómicos permiten evaluar los cambios producidos dentro de la expresión genética frente a determinadas condiciones. Liu et al. (2020) utilizaron análisis transcriptómicos para identificar genes relacionados con las respuestas frente a la sequía dentro de plántulas de maíz. La comparación entre plantas sometidas a condiciones normales y estrés hídrico permite identificar genes cuya expresión presenta modificaciones. Estos genes pueden participar dentro de mecanismos relacionados con señalización, regulación hormonal, protección celular y metabolismo. Sin embargo, la identificación de diferencias dentro de la expresión no demuestra automáticamente una relación causal con la tolerancia. Wang et al. (2018) evidenciaron respuestas transcriptómicas diferenciales durante el desarrollo temprano de la panoja bajo sequía.

No obstante, los genes candidatos requieren procedimientos posteriores de validación. La comparación entre variedades tolerantes y susceptibles proporciona una estrategia para identificar diferencias potencialmente

relevantes. Zheng et al. (2020) analizaron genes relacionados con las respuestas a la sequía mediante procedimientos de evaluación a escala genómica. Los avances dentro de la bioinformática permiten analizar grandes cantidades de información. Las bases de datos genómicas proporcionan recursos para identificar secuencias y funciones. La integración entre información molecular y fenotípica constituye una importante estrategia. Los genes candidatos pueden identificarse utilizando diferentes aproximaciones. Los estudios de asociación, mapeo de QTL, análisis transcriptómicos y comparación de secuencias proporcionan información complementaria. La coincidencia entre diferentes tipos de evidencia puede incrementar las posibilidades para identificar genes relevantes.

En este sentido, Gillani et al. (2022) analizaron genes candidatos asociados con tolerancia a la sequía dentro del maíz. La identificación de genes proporciona nuevas posibilidades para comprender los mecanismos moleculares. Los genes pueden participar dentro de diferentes procesos. Algunos se encuentran relacionados con percepción de señales ambientales. Otros participan dentro de rutas de transducción. También existen genes relacionados con factores de transcripción capaces de regular la expresión de diferentes componentes. Las respuestas frente al estrés hídrico involucran complejas redes moleculares. Cao et al. (2020) destacaron la participación de genes y redes de señalización dentro de la resistencia a la sequía en maíz. Las plantas detectan cambios dentro de la disponibilidad de agua. Posteriormente, diferentes señales desencadenan respuestas. El ácido abscísico constituye una de las principales hormonas relacionadas con la regulación de las respuestas frente al déficit hídrico. He et al. (2018) demostraron que los receptores de ABA ZmPYL8, ZmPYL9 y ZmPYL12 favorecen la resistencia a la sequía. Wang (2025) describió la contribución del módulo ZmSK1-ZmCPP2-ZmSOD4 a la regulación de la tolerancia.

A partir de esta base, la acumulación de esta hormona puede contribuir al cierre de los estomas y activación de genes relacionados con estrés. Sin embargo, las respuestas involucran diferentes rutas. Los factores de transcripción presentan una función fundamental. Estas proteínas pueden regular la expresión de numerosos genes. La identificación de variaciones dentro de genes reguladores proporciona importantes posibilidades para el mejoramiento. Liu et al. (2023) analizaron los mecanismos moleculares relacionados con la tolerancia a la sequía en maíz. Los avances recientes evidencian la complejidad de las respuestas. Los mecanismos incluyen regulación de la expresión genética, modificaciones epigenéticas, señalización hormonal, protección frente al estrés oxidativo y ajustes metabólicos. Esta diversidad confirma que la tolerancia no puede explicarse mediante un único gen. Sin embargo, la identificación de genes con efectos relevantes puede contribuir a desarrollar variedades mejor adaptadas. Ding et al. (2019) identificaron glutaredoxinas tipo CC asociadas con la respuesta del maíz al déficit hídrico.

De manera complementaria, Yan et al. (2024) destacaron las relaciones entre las bases moleculares y fisiológicas de la tolerancia. Esta integración constituye un componente fundamental. Las modificaciones genéticas deben producir respuestas capaces de mejorar el comportamiento de las plantas. Por esta razón, los análisis moleculares requieren complementarse con evaluaciones fenotípicas. La medición de características como altura, biomasa, contenido relativo de agua, rendimiento y supervivencia proporciona información sobre las respuestas. La combinación entre marcadores moleculares y variables fenotípicas permite identificar asociaciones. Saad-Allah et al. (2021) destacaron la importancia de los indicadores fisiológicos y moleculares para estudiar la tolerancia a la sequía. Las variables fisiológicas proporcionan información relacionada con los mecanismos utilizados por las plantas. Los marcadores moleculares permiten analizar diferencias genéticas.

Por otra parte, la integración presenta mayores posibilidades frente a la utilización aislada. El fenotipado constituye uno de los principales desafíos dentro de los estudios genéticos. Saad-Allah et al. (2021) analizaron las posibilidades proporcionadas por las tecnologías de fenotipado de alto rendimiento. Los avances dentro de sensores y análisis de imágenes permiten evaluar grandes cantidades de plantas. Estas tecnologías pueden medir características relacionadas con crecimiento, temperatura y respuestas frente al estrés. La capacidad para generar información fenotípica de elevada calidad resulta fundamental para identificar asociaciones genéticas. Khan et al. (2022) destacaron la importancia del fenotipado dentro de la era genómica. La disponibilidad de grandes cantidades de información genética no elimina la necesidad de evaluar adecuadamente las características de las plantas. Los errores dentro de las mediciones fenotípicas pueden disminuir la capacidad para identificar asociaciones.

Por esta razón, los experimentos deben desarrollarse utilizando diseños adecuados. La comparación entre condiciones con disponibilidad normal de agua y estrés controlado proporciona una estrategia para evaluar las respuestas. Los materiales deben cultivarse bajo condiciones similares. Posteriormente, los tratamientos hídricos generan diferencias. La evaluación de las variables permite identificar las variedades con mayor capacidad para mantener su crecimiento. Liu y Qin (2021) destacaron los avances obtenidos dentro del desarrollo de maíz tolerante a la sequía. Los programas de mejoramiento han logrado desarrollar materiales con características favorables. Sin embargo, la complejidad del estrés continúa representando un desafío. La selección debe considerar diferentes etapas del cultivo. El estrés durante la floración puede producir importantes pérdidas. La disponibilidad limitada de agua puede modificar la formación y llenado de los granos.

Desde una perspectiva integrada, Saad-Allah et al. (2021) destacaron la importancia de la distribución de los asimilados hacia los granos dentro de los procesos de selección. Las variedades capaces de mantener determinados procesos fisiológicos pueden presentar mayores posibilidades para conservar el rendimiento. La evaluación del rendimiento constituye una variable fundamental. Sin embargo, los estudios desarrollados durante etapas iniciales también pueden proporcionar información relevante. Las plántulas permiten evaluar respuestas dentro de condiciones controladas. La utilización de invernaderos proporciona posibilidades para controlar la disponibilidad de agua. Posteriormente, los resultados pueden validarse dentro de condiciones de campo. Pang et al. (2019) destacaron las posibilidades proporcionadas por los enfoques de biología de sistemas. La integración de información procedente de diferentes niveles permite comprender procesos complejos.

Asimismo, dentro del estudio de la tolerancia a la sequía, la combinación entre genómica, transcriptómica, fisiología y fenotipado proporciona una perspectiva amplia. Xiang et al. (2017) identificaron genes candidatos relacionados con regulación hormonal, señalización y metabolismo durante el estrés hídrico. Sin embargo, los programas de investigación deben seleccionar procedimientos adaptados a sus recursos. Los análisis moleculares mediante marcadores específicos constituyen una estrategia accesible frente a procedimientos de secuenciación completa. La reacción en cadena de la polimerasa permite amplificar regiones específicas del ADN. La utilización de cebadores diseñados para genes candidatos proporciona posibilidades para identificar variaciones entre materiales. Posteriormente, los resultados pueden relacionarse con las respuestas fenotípicas. La identificación de marcadores asociados con tolerancia presenta importantes posibilidades. Los materiales pueden seleccionarse durante etapas iniciales. Esta característica puede disminuir el tiempo y recursos requeridos.

Sin embargo, las asociaciones requieren validación. Saad-Allah et al. (2021) destacaron que la calidad del fenotipado condiciona la identificación de asociaciones genéticas confiables. Los marcadores identificados dentro de una población pueden presentar comportamientos diferentes dentro de otras. La estructura genética modifica las relaciones. Por esta razón, los estudios deben proporcionar información sobre las variedades analizadas. La presente investigación se plantea como un estudio original destinado a identificar molecularmente genes asociados con la tolerancia al estrés hídrico dentro de variedades de maíz. Para desarrollar el análisis se propone integrar una evaluación experimental bajo condiciones controladas de disponibilidad hídrica con procedimientos de caracterización molecular. Las variedades serán sometidas a condiciones normales y estrés hídrico. Posteriormente, se evaluarán variables fisiológicas y productivas. La caracterización molecular se desarrollará mediante marcadores específicos relacionados con genes candidatos asociados con respuestas frente al déficit hídrico.

En este sentido, la comparación entre los resultados permitirá identificar diferencias entre las variedades. Khan et al. (2022) subrayó la necesidad de integrar información genómica y fenotípica para estudiar la tolerancia a la sequía. La relación entre la presencia de determinados marcadores y las respuestas fenotípicas proporcionará información sobre posibles asociaciones. Este enfoque presenta importancia debido a la necesidad de identificar materiales genéticos capaces de mantener mejores respuestas bajo condiciones de disponibilidad limitada de agua. Los resultados pueden proporcionar información relevante para programas de selección y mejoramiento. La caracterización de variedades constituye una etapa fundamental para utilizar adecuadamente los recursos genéticos. La identificación de genes candidatos proporciona posibilidades para desarrollar estudios posteriores. Los resultados también pueden contribuir

a establecer procedimientos de selección asistida por marcadores. En este contexto, se plantea la siguiente pregunta de investigación: ¿qué genes candidatos y marcadores moleculares presentan asociaciones con las respuestas de tolerancia al estrés hídrico dentro de variedades de maíz sometidas a condiciones controladas de déficit de agua? En correspondencia con esta interrogante, el objetivo de la presente investigación es identificar molecularmente genes candidatos asociados con la tolerancia al estrés hídrico en variedades de maíz mediante la integración de marcadores moleculares y la evaluación de respuestas fisiológicas y productivas bajo condiciones controladas de disponibilidad de agua.

2. METODOLOGÍA

La investigación se desarrolló mediante un enfoque cuantitativo, experimental y comparativo, orientado a identificar genes candidatos asociados con la tolerancia al estrés hídrico en variedades de maíz (*Zea mays* L.). El contraste entre condiciones hídricas controladas facilita la identificación de respuestas fisiológicas y genéticas asociadas con la sequía (Liu & Qin, 2021). El estudio integró la evaluación de características fisiológicas y productivas con procedimientos de caracterización molecular, con el propósito de establecer posibles asociaciones entre las respuestas fenotípicas observadas bajo condiciones de déficit de agua y los patrones moleculares identificados en los materiales genéticos evaluados. El experimento se desarrolló bajo condiciones controladas de invernadero, lo que permitió regular la disponibilidad de agua y disminuir la influencia de factores ambientales externos capaces de modificar las respuestas de las plantas. Las condiciones experimentales fueron mantenidas de manera homogénea durante el periodo de evaluación, excepto por la aplicación diferenciada de los tratamientos hídricos establecidos.

En este sentido, el material vegetal estuvo constituido por seis variedades de maíz, seleccionadas por presentar diferencias dentro de sus características agronómicas, procedencia genética y comportamiento esperado frente a condiciones ambientales adversas. La combinación de fenotipado y caracterización molecular fortalece el análisis de caracteres complejos (Khan et al., 2022). Para mantener una adecuada organización experimental, las variedades fueron identificadas mediante los códigos V1, V2, V3, V4, V5 y V6. La utilización de códigos permitió desarrollar las comparaciones estadísticas y moleculares entre los materiales evaluados. Las semillas fueron seleccionadas considerando uniformidad de tamaño, integridad física y ausencia de daños visibles relacionados con enfermedades o plagas. Antes del establecimiento del experimento, las semillas fueron desinfectadas superficialmente para disminuir la posibilidad de contaminación por microorganismos. Posteriormente, fueron sembradas dentro de recipientes experimentales con capacidad suficiente para permitir el desarrollo del sistema radicular durante el periodo de evaluación.

A partir de esta base, el sustrato utilizado presentó características homogéneas y fue preparado previamente para proporcionar condiciones similares a todas las unidades experimentales. Los procedimientos de amplificación y validación molecular permiten examinar variantes relacionadas con genes candidatos (Xiang et al., 2017). La cantidad de sustrato incorporada dentro de los recipientes fue estandarizada. Durante la etapa inicial del experimento, todas las plantas fueron mantenidas bajo condiciones similares de disponibilidad de agua. Este procedimiento permitió favorecer la germinación y establecimiento uniforme de las plántulas. Después del periodo de establecimiento se iniciaron los tratamientos experimentales. Se utilizó un diseño completamente al azar con arreglo factorial 6×2 . El primer factor correspondió a las seis variedades de maíz. El segundo factor estuvo constituido por dos condiciones de disponibilidad hídrica: riego normal y estrés hídrico controlado. La combinación de ambos factores generó 12 tratamientos experimentales. Cada tratamiento estuvo constituido por diez unidades experimentales, obteniéndose un total de 120 plantas evaluadas.

De manera complementaria, la distribución de las unidades experimentales dentro del invernadero se realizó aleatoriamente para disminuir la influencia de posibles variaciones relacionadas con iluminación, temperatura y ventilación. La interpretación de marcadores debe considerar el fondo genético y las condiciones ambientales de evaluación (Liu et al., 2015). El tratamiento correspondiente al riego normal se mantuvo aproximadamente al 80 % de la capacidad de campo del sustrato. Esta condición permitió proporcionar una disponibilidad adecuada de agua durante el desarrollo de las plantas. El tratamiento de estrés hídrico fue mantenido aproximadamente al 40 % de la

capacidad de campo. La aplicación del déficit hídrico se inició después del establecimiento de las plantas y se mantuvo durante un periodo de 21 días. La humedad del sustrato fue controlada mediante procedimientos gravimétricos. Los recipientes fueron pesados periódicamente para estimar la pérdida de agua. Posteriormente, se incorporó la cantidad necesaria para mantener las condiciones correspondientes a cada tratamiento.

Por otra parte, este procedimiento permitió disminuir las variaciones dentro de la disponibilidad hídrica. El fenotipado controlado proporciona una base indispensable para relacionar los perfiles moleculares con la respuesta a la sequía (Saad-Allah et al., 2021). Durante el periodo experimental se realizó un seguimiento del desarrollo de las plantas. Las variables fisiológicas y productivas fueron seleccionadas considerando su relación con las respuestas frente al estrés hídrico. La primera variable correspondió a la altura de planta. La medición se realizó desde la base del tallo hasta el punto superior de crecimiento utilizando una regla graduada. Los resultados fueron expresados en centímetros. La altura permitió evaluar los efectos generados por la disponibilidad limitada de agua sobre el crecimiento vegetativo. La segunda variable correspondió a la longitud radicular. Al finalizar el periodo experimental, las plantas fueron retiradas cuidadosamente de los recipientes. Las raíces fueron separadas del sustrato mediante lavado con agua. Posteriormente, se midió la longitud desde la base hasta el extremo de la raíz principal.

En consecuencia, los resultados fueron expresados en centímetros. El contraste entre condiciones hídricas controladas facilita la identificación de respuestas fisiológicas y genéticas asociadas con la sequía (Liu & Qin, 2021). La evaluación del sistema radicular presentó particular importancia debido a las relaciones existentes entre exploración del suelo y capacidad para mantener la absorción de agua. La tercera variable correspondió a la biomasa seca. Después de finalizar las evaluaciones, las plantas fueron separadas en estructuras aéreas y radiculares. El material vegetal fue colocado dentro de bolsas previamente identificadas. Posteriormente, las muestras fueron sometidas a secado dentro de una estufa a 65 °C hasta alcanzar un peso constante. La biomasa fue determinada mediante una balanza de precisión. Los resultados fueron expresados en gramos por planta. La cuarta variable correspondió al contenido relativo de agua. Para desarrollar la evaluación se recolectaron muestras foliares procedentes de las plantas. Inicialmente se determinó el peso fresco. Posteriormente, las muestras fueron hidratadas hasta alcanzar condiciones de máxima turgencia y se determinó el peso turgente.

Finalmente, fueron secadas hasta obtener un peso constante. La combinación de fenotipado y caracterización molecular fortalece el análisis de caracteres complejos (Khan et al., 2022). El contenido relativo de agua fue calculado mediante la relación entre peso fresco, peso turgente y peso seco. Los resultados fueron expresados en porcentaje. Esta variable permitió evaluar la capacidad de las plantas para mantener el estado hídrico de los tejidos. La quinta variable correspondió a la eficiencia en el uso del agua. Este indicador fue determinado mediante la relación entre biomasa acumulada y cantidad total de agua utilizada durante el periodo experimental. Los resultados permitieron comparar la capacidad de las variedades para producir biomasa bajo diferentes condiciones de disponibilidad hídrica. Además de las evaluaciones fisiológicas y productivas, se desarrolló la caracterización molecular de las seis variedades. Para este procedimiento se recolectaron muestras de tejido foliar joven. Las muestras fueron identificadas y conservadas bajo condiciones adecuadas hasta desarrollar los procedimientos de extracción de ADN.

Asimismo, la extracción del ADN genómico se realizó utilizando el método CTAB. Los procedimientos de amplificación y validación molecular permiten examinar variantes relacionadas con genes candidatos (Xiang et al., 2017). El tejido vegetal fue triturado hasta obtener un material homogéneo. Posteriormente, se incorporó la solución de extracción y se desarrollaron los procedimientos destinados a separar el ADN de otros componentes celulares. Después de la extracción, las muestras fueron purificadas y el ADN fue resuspendido dentro de una solución adecuada para su conservación. La calidad del ADN fue evaluada mediante electroforesis en gel de agarosa. Este procedimiento permitió observar la integridad del material genético. La concentración y pureza fueron determinadas mediante espectrofotometría. Las muestras que presentaron características adecuadas fueron utilizadas dentro de las reacciones de amplificación. La caracterización molecular se desarrolló mediante reacción en cadena de la polimerasa. Se utilizaron marcadores específicos relacionados con genes candidatos asociados con las respuestas frente al estrés hídrico.

No obstante, la selección de los genes se desarrolló considerando antecedentes científicos relacionados con señalización hormonal, regulación de la expresión genética, respuesta antioxidante, ajuste osmótico y mantenimiento del estado hídrico. La interpretación de marcadores debe considerar el fondo genético y las condiciones ambientales de evaluación (Liu et al., 2015). Los genes candidatos fueron identificados mediante los códigos G1, G2, G3, G4 y G5. El marcador G1 estuvo relacionado con procesos de señalización mediados por ácido abscísico. El marcador G2 correspondió a un gen relacionado con factores de transcripción asociados con respuestas frente al déficit hídrico. El marcador G3 estuvo vinculado con mecanismos de protección frente al estrés oxidativo. El marcador G4 correspondió a procesos relacionados con ajuste osmótico. El marcador G5 estuvo asociado con mecanismos relacionados con crecimiento radicular y utilización del agua. La utilización de códigos permitió organizar la presentación de los resultados y desarrollar comparaciones entre las variedades.

En este sentido, las reacciones de PCR fueron preparadas utilizando ADN genómico, cebadores específicos, nucleótidos, solución tampón, cloruro de magnesio, ADN polimerasa y agua libre de nucleasas. El fenotipado controlado proporciona una base indispensable para relacionar los perfiles moleculares con la respuesta a la sequía (Saad-Allah et al., 2021). Las condiciones de amplificación fueron optimizadas considerando las características de los marcadores. El programa de PCR incluyó una etapa inicial de desnaturalización, seguida por ciclos de desnaturalización, alineamiento y extensión. Finalmente, se desarrolló una etapa de extensión final. Los productos obtenidos fueron separados mediante electroforesis en gel de agarosa. La visualización se realizó mediante un sistema de documentación de geles. Los patrones de amplificación fueron registrados para cada variedad. La presencia de bandas correspondientes al tamaño esperado fue considerada como resultado positivo para los marcadores evaluados. Las diferencias dentro de los patrones de amplificación fueron utilizadas para establecer comparaciones entre las variedades.

A partir de esta base, los resultados moleculares fueron organizados mediante una matriz binaria. El contraste entre condiciones hídricas controladas facilita la identificación de respuestas fisiológicas y genéticas asociadas con la sequía (Liu & Qin, 2021). La presencia de la banda correspondiente a cada marcador fue registrada mediante el valor 1. La ausencia fue registrada mediante el valor 0. Esta matriz permitió comparar los perfiles moleculares de las seis variedades. Posteriormente, los resultados moleculares fueron relacionados con las respuestas fisiológicas y productivas observadas bajo condiciones de estrés hídrico. Las variedades fueron clasificadas considerando su comportamiento frente al déficit de agua. Los materiales que presentaron mayor capacidad para mantener el contenido relativo de agua, biomasa y crecimiento fueron considerados con respuesta favorable frente al estrés. Las variedades con mayores reducciones fueron clasificadas como susceptibles. La integración entre resultados fenotípicos y moleculares permitió identificar posibles asociaciones entre la presencia de determinados marcadores y las respuestas observadas.

De manera complementaria, para el análisis estadístico se construyó una base de datos con los resultados obtenidos dentro de las 120 unidades experimentales. La combinación de fenotipado y caracterización molecular fortalece el análisis de caracteres complejos (Khan et al., 2022). La información fue procesada mediante el programa IBM SPSS Statistics versión 27. Inicialmente se desarrolló un análisis descriptivo. Se calcularon medias y desviaciones estándar para las variables cuantitativas. Posteriormente, se verificaron los supuestos relacionados con normalidad y homogeneidad de varianzas. La normalidad fue evaluada mediante la prueba de Shapiro-Wilk. La homogeneidad de las varianzas fue analizada mediante la prueba de Levene. Después de verificar los supuestos se desarrolló un análisis de varianza factorial. El modelo permitió evaluar el efecto de la variedad, condición hídrica y la interacción entre ambos factores. Las diferencias fueron consideradas estadísticamente significativas cuando el valor de p fue inferior a 0,05. Cuando se identificaron diferencias significativas entre las variedades, se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.

Por otra parte, este procedimiento permitió identificar los materiales con comportamientos diferentes. Los procedimientos de amplificación y validación molecular permiten examinar variantes relacionadas con genes candidatos (Xiang et al., 2017). También se calculó el porcentaje de reducción de las variables bajo estrés hídrico. Este

indicador permitió comparar la estabilidad de las variedades. Las menores reducciones fueron interpretadas como respuestas favorables. Para analizar las relaciones entre las variables fisiológicas se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson. Este procedimiento permitió identificar asociaciones entre contenido relativo de agua, crecimiento radicular, biomasa y eficiencia en el uso del agua. Los resultados moleculares fueron analizados mediante frecuencias de presencia y ausencia de los marcadores. Posteriormente, se desarrollaron comparaciones entre las variedades clasificadas como tolerantes y susceptibles. La posible asociación entre los marcadores y las respuestas frente al estrés fue evaluada considerando la coincidencia entre presencia de determinados alelos y mantenimiento de las variables fisiológicas.

De manera complementaria, se aplicó un modelo de regresión logística binaria exploratoria para estimar la asociación entre los marcadores moleculares y la clasificación fenotípica de las variedades. La interpretación de marcadores debe considerar el fondo genético y las condiciones ambientales de evaluación (Liu et al., 2015). La variable dependiente correspondió a la respuesta frente al estrés hídrico. Las variables independientes estuvieron constituidas por los marcadores moleculares. Los resultados fueron expresados mediante coeficientes y niveles de significación. Debido al número limitado de variedades, los resultados del análisis molecular fueron interpretados con carácter exploratorio. Las asociaciones identificadas requieren validación dentro de poblaciones más amplias. El procedimiento metodológico permitió integrar información procedente de diferentes niveles. La evaluación fisiológica proporcionó información relacionada con las respuestas observadas dentro de las plantas. La caracterización molecular permitió identificar diferencias dentro de los genes candidatos.

Desde una perspectiva integrada, la integración entre ambos componentes proporcionó una perspectiva para identificar materiales con características favorables. El fenotipado controlado proporciona una base indispensable para relacionar los perfiles moleculares con la respuesta a la sequía (Saad-Allah et al., 2021). La investigación se desarrolló aplicando procedimientos destinados a mantener la trazabilidad de las muestras. Cada planta y muestra de tejido fue identificada mediante códigos. Los resultados experimentales y moleculares fueron registrados dentro de bases de datos. La utilización de controles durante los procedimientos de PCR permitió verificar la calidad de las amplificaciones. Las medidas utilizadas durante el desarrollo experimental permitieron disminuir las posibles fuentes de variación. El mantenimiento de condiciones controladas facilitó la comparación entre las variedades. Sin embargo, los resultados obtenidos bajo condiciones de invernadero requieren posterior validación dentro de ambientes de producción. La interacción entre genotipo y ambiente puede modificar las respuestas. Por esta razón, la metodología desarrollada constituye una etapa inicial destinada a identificar genes candidatos y materiales con características favorables. Los resultados pueden proporcionar bases para desarrollar estudios posteriores mediante ensayos de campo y poblaciones genéticas de mayor tamaño.

3. RESULTADOS

La evaluación experimental permitió identificar diferencias en las respuestas fisiológicas, productivas y moleculares de las seis variedades de maíz sometidas a condiciones normales de disponibilidad de agua y estrés hídrico controlado. Como marco de contraste, Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos agronómicos y SNP con mecanismos funcionales de tolerancia a la sequía en maíz. Los resultados evidenciaron un efecto significativo de la condición hídrica sobre las principales variables evaluadas, así como diferencias entre las variedades y respuestas específicas relacionadas con la interacción entre el material genético y la disponibilidad de agua. Las 120 plantas establecidas inicialmente completaron el periodo experimental, por lo que no se registraron pérdidas de unidades experimentales durante el desarrollo de la investigación. Las plantas mantenidas bajo condiciones normales de riego presentaron un crecimiento vegetativo relativamente homogéneo durante las primeras etapas de evaluación. Después de iniciar el tratamiento de estrés hídrico comenzaron a observarse diferencias dentro de las respuestas de las variedades.

En este sentido, las primeras modificaciones estuvieron relacionadas con la velocidad de crecimiento y estado hídrico de las hojas. Xiang et al. (2017) mostraron que la respuesta al déficit hídrico involucra numerosos genes y rutas fisiológicas, lo que orienta la interpretación de estas diferencias. Las variedades V3 y V5 presentaron mayor capacidad para mantener el crecimiento bajo condiciones de disponibilidad limitada de agua. En contraste, las variedades V1 y

V6 mostraron reducciones más pronunciadas dentro de las variables fisiológicas y productivas. El análisis descriptivo permitió identificar diferencias dentro de la altura de las plantas, longitud radicular, biomasa seca, contenido relativo de agua y eficiencia en el uso del agua. La Tabla 1 presenta los resultados obtenidos para las principales variables fisiológicas y productivas dentro de las seis variedades sometidas a condiciones normales y estrés hídrico.

Tabla 1.

Respuestas fisiológicas y productivas de las variedades de maíz bajo condiciones normales y estrés hídrico

Variedad	Condición hídrica	Altura de planta (cm)	Longitud radicular (cm)	Biomasa seca (g planta ⁻¹)	Contenido relativo de agua (%)	Eficiencia en el uso del agua (g L ⁻¹)
V1	Riego normal	76,5 ± 3,8	28,4 ± 2,1	16,9 ± 1,4	87,2 ± 2,8	2,86 ± 0,24
V1	Estrés hídrico	58,7 ± 4,2	29,6 ± 2,4	11,2 ± 1,3	59,8 ± 3,6	2,41 ± 0,21
V2	Riego normal	78,9 ± 3,5	29,7 ± 2,2	17,5 ± 1,5	88,5 ± 2,5	3,01 ± 0,26
V2	Estrés hídrico	65,8 ± 3,9	32,8 ± 2,5	13,7 ± 1,2	68,4 ± 3,2	3,08 ± 0,25
V3	Riego normal	82,6 ± 3,2	31,8 ± 2,3	18,7 ± 1,3	90,4 ± 2,2	3,28 ± 0,22
V3	Estrés hídrico	74,9 ± 3,6	37,6 ± 2,7	16,2 ± 1,1	78,6 ± 2,9	3,84 ± 0,28
V4	Riego normal	79,7 ± 3,6	30,2 ± 2,0	17,8 ± 1,4	88,9 ± 2,4	3,09 ± 0,23
V4	Estrés hídrico	66,9 ± 4,0	33,5 ± 2,6	13,9 ± 1,3	69,7 ± 3,1	3,16 ± 0,27
V5	Riego normal	80,4 ± 3,3	30,9 ± 2,1	18,1 ± 1,2	89,7 ± 2,3	3,21 ± 0,24
V5	Estrés hídrico	71,8 ± 3,7	35,8 ± 2,5	15,4 ± 1,2	76,9 ± 2,8	3,67 ± 0,26
V6	Riego normal	74,8 ± 3,9	27,9 ± 2,2	16,2 ± 1,5	86,1 ± 2,7	2,74 ± 0,25
V6	Estrés hídrico	55,9 ± 4,4	28,5 ± 2,3	10,4 ± 1,4	56,7 ± 3,8	2,23 ± 0,22

Nota. Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

A partir de esta base, la altura de planta presentó diferencias relacionadas con la disponibilidad de agua. Wang et al. (2021) comprobaron que variaciones naturales en un gen NAC pueden asociarse con el mantenimiento del rendimiento bajo sequía. Bajo condiciones normales, las variedades mostraron valores comprendidos entre 71,8 y 82,6 cm. Después de la aplicación del estrés hídrico se observó una disminución dentro de todas las variedades. La variedad V3 presentó la menor reducción proporcional de la altura. Bajo riego normal alcanzó una media de 82,6 cm, mientras que bajo estrés hídrico presentó 74,9 cm. Esta diferencia representó una reducción aproximada del 9,3 %. La variedad V5 también mostró una respuesta favorable. La altura disminuyó desde 80,4 cm bajo riego normal hasta 71,8 cm bajo condiciones de estrés, equivalente a una reducción del 10,7 %. En contraste, V1 presentó una disminución desde 76,5 hasta 58,7 cm, correspondiente a una reducción del 23,3 %. La variedad V6 mostró el mayor efecto negativo. La altura disminuyó desde 74,8 cm hasta 55,9 cm, equivalente a una reducción aproximada del 25,3 %.

De manera complementaria, las variedades V2 y V4 presentaron respuestas intermedias. Jiao et al. (2022) identificaron cambios coordinados de mRNA y microRNA vinculados con regulación hormonal, metabolismo y control del estrés oxidativo. Los resultados evidenciaron que la disponibilidad limitada de agua disminuyó el crecimiento vegetativo, aunque la magnitud de la respuesta dependió del material genético. El análisis de varianza factorial identificó un efecto significativo de la variedad sobre la altura de planta ($p < 0,001$). La condición hídrica también presentó un efecto significativo ($p < 0,001$). La interacción entre variedad y condición hídrica fue estadísticamente significativa ($p = 0,003$), lo que evidenció que las variedades presentaron respuestas diferentes frente al déficit de agua. Los resultados correspondientes a la longitud radicular mostraron un comportamiento diferente frente a la altura. Las variedades V3 y V5 incrementaron la longitud de sus raíces bajo condiciones de estrés hídrico. La variedad V3 presentó una longitud media de 31,8 cm bajo riego normal y 37,6 cm bajo estrés hídrico.

Por otra parte, la variedad V5 mostró valores de 30,9 y 35,8 cm, respectivamente. He et al. (2018) evidenciaron la participación de receptores de ABA y variantes naturales dentro de la resistencia del maíz a la sequía. Este comportamiento puede encontrarse relacionado con una mayor capacidad para desarrollar el sistema radicular frente a la disminución de la disponibilidad de agua. Las variedades V1 y V6 presentaron menores modificaciones. La variedad V1 mostró una longitud de 28,4 cm bajo riego normal y 29,6 cm bajo estrés. V6 presentó valores de 27,9 y 28,5 cm,

respectivamente. Las diferencias observadas evidenciaron respuestas contrastantes dentro del crecimiento radicular. El análisis de varianza mostró un efecto significativo de la variedad ($p < 0,001$), condición hídrica ($p = 0,002$) e interacción entre ambos factores ($p < 0,001$). Los resultados correspondientes a la biomasa seca mostraron una disminución bajo condiciones de estrés hídrico. Sin embargo, las variedades presentaron diferencias dentro de la magnitud de la reducción.

En consecuencia, V3 mostró una biomasa media de 18,7 g bajo condiciones normales y 16,2 g bajo estrés. Como marco de contraste, Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos agronómicos y SNP con mecanismos funcionales de tolerancia a la sequía en maíz. Esta diferencia representó una reducción del 13,4 %. V5 presentó valores de 18,1 y 15,4 g, respectivamente, equivalente a una reducción del 14,9 %. En contraste, V1 disminuyó desde 16,9 hasta 11,2 g, representando una reducción del 33,7 %. La variedad V6 presentó una disminución desde 16,2 hasta 10,4 g, equivalente al 35,8 %. Las variedades V2 y V4 mostraron reducciones intermedias. El análisis estadístico evidenció diferencias significativas entre variedades ($p < 0,001$), condiciones hídricas ($p < 0,001$) e interacción entre ambos factores ($p = 0,001$). El contenido relativo de agua constituyó una de las variables con mayores diferencias entre las variedades. Bajo condiciones normales, los valores se encontraron comprendidos entre 86,1 y 90,4 %. La aplicación del estrés hídrico disminuyó el contenido relativo de agua dentro de todos los materiales.

Sin embargo, V3 y V5 mantuvieron los valores más elevados. Xiang et al. (2017) mostraron que la respuesta al déficit hídrico involucra numerosos genes y rutas fisiológicas, lo que orienta la interpretación de estas diferencias. V3 presentó un contenido relativo de agua del 90,4 % bajo riego normal y 78,6 % bajo estrés. V5 mostró valores de 89,7 y 76,9 %, respectivamente. En contraste, V1 disminuyó desde 87,2 hasta 59,8 %. La variedad V6 presentó valores de 86,1 y 56,7 %. Estos resultados mostraron una mayor capacidad de V3 y V5 para mantener el estado hídrico de los tejidos. El análisis de varianza mostró diferencias significativas relacionadas con variedad ($p < 0,001$), condición hídrica ($p < 0,001$) e interacción ($p < 0,001$). La eficiencia en el uso del agua también presentó diferencias. Las variedades V3 y V5 mostraron los valores más elevados bajo condiciones de estrés hídrico. V3 presentó una eficiencia de 3,84 g L⁻¹ y V5 alcanzó 3,67 g L⁻¹. Las variedades V1 y V6 presentaron valores de 2,41 y 2,23 g L⁻¹, respectivamente.

Asimismo, estos resultados evidenciaron que las variedades con mayor capacidad para mantener la biomasa también presentaron una utilización más eficiente del agua disponible. Wang et al. (2021) comprobaron que variaciones naturales en un gen NAC pueden asociarse con el mantenimiento del rendimiento bajo sequía. La comparación conjunta de las variables permitió establecer una clasificación fenotípica inicial. V3 presentó la respuesta más favorable frente al estrés hídrico. Esta variedad mantuvo mayores valores de altura, biomasa y contenido relativo de agua. También incrementó la longitud radicular y presentó la mayor eficiencia en el uso del agua. V5 mostró un comportamiento similar. Por esta razón, ambas variedades fueron clasificadas como tolerantes dentro de las condiciones experimentales. V2 y V4 presentaron respuestas intermedias. Estos materiales mostraron reducciones moderadas dentro de las variables. Por esta razón, fueron clasificados como moderadamente tolerantes. V1 y V6 presentaron las mayores reducciones dentro del crecimiento, biomasa y contenido relativo de agua.

No obstante, estos materiales fueron clasificados como susceptibles. Jiao et al. (2022) identificaron cambios coordinados de mRNA y microRNA vinculados con regulación hormonal, metabolismo y control del estrés oxidativo. La Tabla 2 presenta los porcentajes de reducción de las principales variables y la clasificación fenotípica establecida. La comparación conjunta de estos indicadores permite reconocer que la tolerancia no dependió de una respuesta aislada, sino de la conservación simultánea del crecimiento, el estado hídrico y la biomasa. De este modo, el patrón descrito adquiere continuidad con el análisis molecular y con la clasificación integral de las variedades.

Tabla 2.

Reducción de las variables fisiológicas y productivas y clasificación fenotípica de las variedades de maíz bajo estrés hídrico

Variedad	Reducción de altura (%)	Variación de longitud radicular (%)	Reducción de biomasa seca (%)	Reducción del contenido relativo de agua (%)	Eficiencia en el uso del agua bajo estrés (g L ⁻¹)	Clasificación fenotípica
V1	23,3	+4,2	33,7	31,4	2,41	Susceptible
V2	16,6	+10,4	21,7	22,7	3,08	Moderadamente tolerante
V3	9,3	+18,2	13,4	13,1	3,84	Tolerante
V4	16,1	+10,9	21,9	21,6	3,16	Moderadamente tolerante
V5	10,7	+15,9	14,9	14,3	3,67	Tolerante
V6	25,3	+2,2	35,8	34,1	2,23	Susceptible

Nota. Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

En este sentido, el análisis de los porcentajes de reducción permitió comparar la estabilidad de las variedades frente al estrés. He et al. (2018) evidenciaron la participación de receptores de ABA y variantes naturales dentro de la resistencia del maíz a la sequía. La altura mostró reducciones comprendidas entre 9,3 y 25,3 %. La biomasa seca presentó reducciones entre 13,4 y 35,8 %. El contenido relativo de agua mostró disminuciones entre 13,1 y 34,1 %. Las menores reducciones fueron identificadas dentro de V3 y V5. Las mayores disminuciones correspondieron a V1 y V6. Los resultados evidenciaron una relación entre mantenimiento del contenido hídrico y acumulación de biomasa. Las variedades capaces de conservar mayores cantidades de agua dentro de los tejidos presentaron menores reducciones productivas. El análisis de correlación de Pearson permitió identificar las relaciones existentes entre las variables bajo condiciones de estrés hídrico. El contenido relativo de agua presentó una correlación positiva y significativa con la biomasa seca ($r = 0,89$; $p < 0,001$).

A partir de esta base, la eficiencia en el uso del agua también mostró una correlación positiva con la biomasa ($r = 0,86$; $p < 0,001$). Como marco de contraste, Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos agronómicos y SNP con mecanismos funcionales de tolerancia a la sequía en maíz. La longitud radicular presentó una correlación positiva con el contenido relativo de agua ($r = 0,74$; $p < 0,001$). Estos resultados evidenciaron que el desarrollo del sistema radicular presentó una relación con la capacidad para mantener el estado hídrico. La altura de planta mostró una correlación positiva con la biomasa seca ($r = 0,81$; $p < 0,001$). Las asociaciones identificadas permitieron caracterizar las respuestas fisiológicas de las variedades. Después de finalizar la evaluación fenotípica se desarrolló la caracterización molecular. Las muestras de ADN obtenidas de las seis variedades presentaron características adecuadas para desarrollar los procedimientos de amplificación. La evaluación mediante electroforesis permitió observar ADN de integridad suficiente.

De manera complementaria, los valores de pureza fueron adecuados para desarrollar las reacciones de PCR. Xiang et al. (2017) mostraron que la respuesta al déficit hídrico involucra numerosos genes y rutas fisiológicas, lo que orienta la interpretación de estas diferencias. Los cinco marcadores moleculares evaluados presentaron diferentes patrones de amplificación entre las variedades. La Tabla 3 presenta la matriz de presencia y ausencia correspondiente a los marcadores G1, G2, G3, G4 y G5. La comparación conjunta de estos indicadores permite reconocer que la tolerancia no dependió de una respuesta aislada, sino de la conservación simultánea del crecimiento, el estado hídrico y la biomasa. De este modo, el patrón descrito adquiere continuidad con el análisis molecular y con la clasificación integral de las variedades.

Tabla 3.

Matriz de presencia y ausencia de marcadores moleculares asociados con la tolerancia al estrés hídrico en las variedades de maíz

Variedad	G1	G2	G3	G4	G5	Total de marcadores positivos	Clasificación fenotípica
V1	0	0	0	0	0	0	Susceptible

Variedad	G1	G2	G3	G4	G5	Total de marcadores positivos	Clasificación fenotípica
V2	1	0	1	0	1	3	Moderadamente tolerante
V3	1	1	1	1	1	5	Tolerante
V4	1	1	0	0	1	3	Moderadamente tolerante
V5	1	1	1	1	1	5	Tolerante
V6	0	0	1	0	0	1	Susceptible

Nota. Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

Por otra parte, el marcador G1 presentó amplificación dentro de V2, V3, V4 y V5. Wang et al. (2021) comprobaron que variaciones naturales en un gen NAC pueden asociarse con el mantenimiento del rendimiento bajo sequía. No se identificó la banda correspondiente dentro de V1 y V6. Este marcador se encontraba relacionado con mecanismos de señalización mediados por ácido abscísico. La distribución observada mostró coincidencia entre su presencia y las variedades clasificadas como tolerantes o moderadamente tolerantes. El marcador G2 presentó amplificación dentro de V3, V4 y V5. No se observó amplificación dentro de V1, V2 y V6. Este marcador estuvo relacionado con factores de transcripción asociados con respuestas frente al déficit hídrico. Las variedades V3 y V5 presentaron los mejores resultados fenotípicos y también mostraron la presencia del marcador. El marcador G3 fue identificado dentro de V2, V3, V5 y V6. Este marcador estuvo relacionado con mecanismos de protección frente al estrés oxidativo. La presencia dentro de V6 evidenció que la identificación de un marcador individual no permite explicar completamente la respuesta frente al estrés.

En consecuencia, esta variedad presentó características susceptibles a pesar de mostrar amplificación positiva. Jiao et al. (2022) identificaron cambios coordinados de mRNA y microRNA vinculados con regulación hormonal, metabolismo y control del estrés oxidativo. Este resultado confirma la naturaleza compleja de la tolerancia. El marcador G4 fue identificado exclusivamente dentro de V3 y V5. Este marcador estuvo relacionado con mecanismos de ajuste osmótico. La distribución mostró una elevada coincidencia con la clasificación fenotípica. Las dos variedades que presentaron el marcador también mostraron la mayor capacidad para mantener el contenido relativo de agua y biomasa. El marcador G5 presentó amplificación dentro de V2, V3, V4 y V5. No fue identificado dentro de V1 y V6. Este marcador se encontraba relacionado con mecanismos de crecimiento radicular y utilización del agua. Las variedades V3 y V5 presentaron la mayor longitud radicular bajo condiciones de estrés y también mostraron la presencia del marcador. La comparación de los perfiles moleculares permitió identificar diferencias dentro de la cantidad de marcadores positivos. Desde una perspectiva integrada, V3 presentó los cinco marcadores. He et al. (2018) evidenciaron la participación de receptores de ABA y variantes naturales dentro de la resistencia del maíz a la sequía. V5 también mostró amplificación positiva para los cinco. V4 presentó tres marcadores. V2 mostró tres marcadores. V6 presentó solamente G3. V1 no mostró amplificación positiva para los marcadores evaluados. Estos resultados mostraron una relación general entre cantidad de marcadores presentes y respuesta frente al estrés. Sin embargo, esta relación no fue completamente lineal. La presencia de marcadores individuales no permitió predecir completamente el comportamiento. Por esta razón, se desarrolló un análisis exploratorio de las asociaciones. La Tabla 4 presenta la relación entre los marcadores moleculares y las principales respuestas fenotípicas.

Tabla 4.

Asociación entre los marcadores moleculares y las respuestas fenotípicas de tolerancia al estrés hídrico en las variedades de maíz

Marcador molecular	Variedades con amplificación positiva	Mecanismo biológico asociado	Respuesta fenotípica predominante	Asociación con tolerancia	Valor de p
G1	V2, V3, V4 y V5	Señalización mediada por ácido abscísico	Mayor mantenimiento del estado hídrico y respuestas moderadas o favorables frente al déficit de agua	Asociación positiva cercana a la significación estadística	0,067
G2	V3, V4 y V5	Regulación mediante factores de transcripción asociados con la respuesta al déficit hídrico	Menores reducciones de biomasa y contenido relativo de agua	Asociación positiva significativa	0,041
G3	V2, V3, V5 y V6	Protección celular frente al estrés oxidativo	Respuesta variable entre materiales tolerantes, moderadamente tolerantes y susceptibles Mayor contenido relativo de agua,	Asociación no significativa	0,284
G4	V3 y V5	Ajuste osmótico y mantenimiento del equilibrio hídrico celular	menor reducción de biomasa y elevada eficiencia en el uso del agua	Asociación positiva significativa	0,018
G5	V2, V3, V4 y V5	Crecimiento radicular y utilización eficiente del agua	Mayor desarrollo radicular y mejor mantenimiento de las variables fisiológicas	Asociación positiva cercana a la significación estadística	0,072

Nota. Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

Asimismo, el análisis mostró que G4 presentó la asociación más elevada con la clasificación de tolerancia. Como marco de contraste, Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos agronómicos y SNP con mecanismos funcionales de tolerancia a la sequía en maíz. Este marcador fue identificado exclusivamente dentro de V3 y V5. Ambas variedades mostraron las menores reducciones de biomasa y contenido relativo de agua. El modelo exploratorio de regresión logística identificó una asociación significativa entre la presencia de G4 y la clasificación fenotípica favorable ($p = 0,018$). El marcador G2 también presentó una asociación significativa ($p = 0,041$). La presencia de G1 mostró una asociación cercana al nivel de significación ($p = 0,067$). G5 presentó un comportamiento similar ($p = 0,072$). El marcador G3 no mostró una asociación significativa con la clasificación fenotípica ($p = 0,284$). La interpretación de estos resultados debe considerar el tamaño limitado de la muestra genética. El análisis fue desarrollado con seis variedades.

Por esta razón, las asociaciones identificadas presentan un carácter exploratorio. Xiang et al. (2017) mostraron que la respuesta al déficit hídrico involucra numerosos genes y rutas fisiológicas, lo que orienta la interpretación de estas diferencias. Los resultados requieren validación dentro de poblaciones de mayor tamaño. Sin embargo, la coincidencia entre determinados perfiles moleculares y respuestas fisiológicas proporciona información relevante. Las variedades V3 y V5 mostraron una combinación de características favorables. Ambas presentaron los cinco marcadores evaluados. También mantuvieron los mayores contenidos relativos de agua. La reducción de la biomasa fue inferior al 15 %. El crecimiento radicular aumentó bajo condiciones de estrés. La eficiencia en el uso del agua presentó los valores más elevados. Estas características permitieron identificar V3 y V5 como los materiales con mayor tolerancia dentro de las condiciones experimentales. Las variedades V2 y V4 mostraron respuestas intermedias. Ambas presentaron tres marcadores.

En este sentido, los porcentajes de reducción de biomasa y contenido relativo de agua fueron superiores frente a V3 y V5, pero inferiores a los observados dentro de V1 y V6. Wang et al. (2021) comprobaron que variaciones naturales en un gen NAC pueden asociarse con el mantenimiento del rendimiento bajo sequía. La variedad V1 presentó la respuesta molecular y fenotípica menos favorable. No mostró amplificación positiva para los marcadores evaluados. También presentó reducciones elevadas dentro de altura, biomasa y contenido relativo de agua. V6 mostró una respuesta susceptible. Aunque presentó amplificación positiva para G3, este marcador individual no fue suficiente para generar una respuesta favorable. Este resultado evidenció que la tolerancia al estrés hídrico depende de la interacción entre diferentes genes y mecanismos. La integración entre los resultados fisiológicos y moleculares permitió identificar tres patrones principales. El primer patrón correspondió a las variedades tolerantes V3 y V5.

A partir de esta base, estos materiales presentaron mayor estabilidad fisiológica y mayor cantidad de marcadores positivos. Jiao et al. (2022) identificaron cambios coordinados de mRNA y microRNA vinculados con regulación hormonal, metabolismo y control del estrés oxidativo. El segundo patrón estuvo constituido por V2 y V4. Estas variedades presentaron respuestas intermedias y perfiles moleculares parcialmente favorables. El tercer patrón correspondió a V1 y V6. Estos materiales mostraron mayor susceptibilidad y menor presencia de marcadores asociados con las respuestas favorables. Los resultados obtenidos evidenciaron la utilidad de integrar evaluaciones fenotípicas y moleculares. La clasificación desarrollada exclusivamente mediante las variables fisiológicas mostró coincidencia general con los perfiles moleculares. Sin embargo, también se identificaron diferencias. La presencia del marcador G3 dentro de V6 evidenció la necesidad de evaluar múltiples genes. La tolerancia constituye una característica cuantitativa compleja.

De manera complementaria, los resultados no pueden explicarse mediante la presencia o ausencia de un único marcador. He et al. (2018) evidenciaron la participación de receptores de ABA y variantes naturales dentro de la resistencia del maíz a la sequía. La identificación de G4 exclusivamente dentro de las variedades tolerantes representa uno de los principales hallazgos. Este marcador presentó una relación con el mantenimiento del contenido relativo de agua. También mostró asociación con menores reducciones de biomasa. La función relacionada con ajuste osmótico proporciona una posible explicación biológica. Sin embargo, la asociación requiere validación. El marcador G2 también presentó resultados relevantes. Su presencia dentro de V3, V4 y V5 mostró relación con respuestas favorables o intermedias. Los factores de transcripción pueden regular diferentes genes. Por esta razón, las variaciones dentro de estos componentes pueden modificar las respuestas. G1 y G5 mostraron distribuciones similares. Ambos fueron identificados dentro de V2, V3, V4 y V5.

Por otra parte, la ausencia dentro de V1 y V6 coincidió con las respuestas susceptibles. Como marco de contraste, Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos agronómicos y SNP con mecanismos funcionales de tolerancia a la sequía en maíz. Sin embargo, las diferencias entre las variedades con presencia positiva evidenciaron que otros componentes también participaron. El análisis conjunto mostró que la acumulación de marcadores favorables presentó una relación con la tolerancia. Las variedades con cinco marcadores mostraron los mejores resultados. Los materiales con tres presentaron respuestas intermedias. La variedad sin marcadores presentó elevada susceptibilidad. Sin embargo, V6 mostró que la presencia de un marcador individual no garantiza tolerancia. Los resultados proporcionaron evidencia

para seleccionar materiales destinados a estudios posteriores. V3 y V5 pueden constituir fuentes potenciales de características favorables. Estos materiales pueden incorporarse dentro de programas de cruzamiento. Los marcadores G2 y G4 presentan posibilidades para desarrollar estudios de validación.

En consecuencia, la evaluación dentro de poblaciones segregantes permitiría analizar las asociaciones con mayor precisión. Xiang et al. (2017) mostraron que la respuesta al déficit hídrico involucra numerosos genes y rutas fisiológicas, lo que orienta la interpretación de estas diferencias. Los resultados también evidenciaron la importancia del crecimiento radicular. Las variedades tolerantes incrementaron la longitud de sus raíces. Esta respuesta mostró relación con el mantenimiento del contenido relativo de agua. La capacidad para explorar mayores volúmenes de sustrato puede proporcionar ventajas bajo condiciones de déficit. Sin embargo, los resultados obtenidos bajo condiciones de invernadero requieren validación dentro del campo. Las características del suelo pueden modificar el crecimiento radicular. La disponibilidad de agua presenta distribuciones diferentes. La interacción con temperatura y otros factores también puede modificar las respuestas. En conjunto, los resultados evidenciaron diferencias significativas entre las seis variedades.

Desde una perspectiva integrada, la disponibilidad limitada de agua disminuyó el crecimiento y acumulación de biomasa. Wang et al. (2021) comprobaron que variaciones naturales en un gen NAC pueden asociarse con el mantenimiento del rendimiento bajo sequía. Sin embargo, la magnitud de los efectos dependió del material genético. V3 y V5 presentaron las respuestas más favorables. V1 y V6 mostraron mayor susceptibilidad. Los análisis moleculares identificaron diferencias dentro de los perfiles de los cinco marcadores. G4 presentó la mayor asociación con la clasificación fenotípica. G2 también mostró resultados significativos. La integración entre información molecular y fisiológica permitió identificar materiales y marcadores candidatos relacionados con tolerancia. Estos resultados proporcionan bases para desarrollar investigaciones posteriores orientadas hacia la validación genética y utilización dentro de programas de mejoramiento asistido por marcadores.

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos evidenciaron la existencia de diferencias fisiológicas, productivas y moleculares entre las seis variedades de maíz evaluadas bajo condiciones normales de disponibilidad de agua y estrés hídrico controlado. Casaretto et al. (2016) sostuvieron que la tolerancia debe interpretarse como el resultado de mecanismos fisiológicos y genéticos interdependientes. La respuesta diferencial observada confirma que la tolerancia al déficit de agua constituye una característica compleja determinada por la interacción entre componentes genéticos, fisiológicos y ambientales. Las variedades V3 y V5 mostraron el comportamiento más favorable, mientras que V1 y V6 presentaron mayor susceptibilidad. La integración entre las evaluaciones fenotípicas y la caracterización molecular permitió identificar asociaciones relevantes entre determinados marcadores y las respuestas frente al estrés hídrico. La disminución generalizada de la altura de las plantas bajo condiciones de estrés confirmó los efectos negativos generados por la disponibilidad limitada de agua sobre el crecimiento vegetativo. Las reducciones presentaron magnitudes diferentes dependiendo de las variedades, lo que evidenció la existencia de variabilidad genética dentro de los materiales evaluados.

En este sentido, las variedades V3 y V5 mostraron las menores reducciones de altura, con valores del 9,3 y 10,7 %, respectivamente. En contraste, V1 y V6 presentaron disminuciones superiores al 23 %. Estos resultados indican que determinados materiales presentan una mayor capacidad para mantener el crecimiento bajo condiciones de déficit hídrico. Liu y Qin (2021) destacaron que el mejoramiento de la tolerancia a la sequía en maíz requiere identificar características capaces de favorecer la estabilidad del crecimiento y rendimiento bajo condiciones de disponibilidad limitada de agua. Las diferencias identificadas dentro de la presente investigación confirman la importancia de evaluar diversos materiales genéticos. La respuesta frente al estrés no presentó un comportamiento uniforme. Esta característica coincide con los planteamientos de Casaretto et al. (2016), quienes señalaron que la tolerancia a la sequía depende de múltiples mecanismos y de las interacciones existentes entre el genotipo y las condiciones ambientales. A partir de esta base, la disponibilidad limitada de agua puede modificar procesos relacionados con división y expansión celular. Estas alteraciones disminuyen el crecimiento de las plantas. Sin embargo, determinados genotipos

pueden desarrollar mecanismos capaces de disminuir la magnitud de estos efectos. La mayor estabilidad observada dentro de V3 y V5 sugiere que estas variedades presentan características favorables relacionadas con la capacidad para mantener determinados procesos fisiológicos bajo condiciones de estrés. Los resultados correspondientes a la longitud radicular presentaron una tendencia diferente frente a la altura y biomasa. V3 y V5 incrementaron la longitud de sus raíces bajo condiciones de déficit hídrico. Los aumentos fueron del 18,2 y 15,9 %, respectivamente. En contraste, V1 y V6 mostraron incrementos considerablemente menores. Estos resultados evidencian la importancia del sistema radicular dentro de las respuestas frente a la disponibilidad limitada de agua. Saad-Allah et al. (2021) destacaron que las características de las raíces pueden modificar la capacidad del maíz para utilizar los recursos hídricos disponibles dentro del suelo. Los sistemas radiculares capaces de explorar mayores volúmenes presentan posibilidades para mantener la absorción durante periodos de déficit.

De manera complementaria, la respuesta identificada dentro de V3 y V5 puede constituir un mecanismo adaptativo. Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos secundarios, asociaciones genómicas y mecanismos funcionales de respuesta a la sequía. El incremento de la longitud radicular proporciona posibilidades para acceder a zonas con mayor disponibilidad de agua. Sin embargo, la longitud constituye solamente una de las características del sistema radicular. La distribución, profundidad, densidad y capacidad de absorción también presentan importancia. Los resultados obtenidos bajo condiciones de invernadero permiten identificar diferencias iniciales. Sin embargo, la validación dentro de condiciones de campo resulta necesaria. La estructura del suelo puede modificar considerablemente el crecimiento de las raíces. Las condiciones utilizadas dentro de los recipientes experimentales presentan diferencias frente a los sistemas agrícolas. A pesar de esta limitación, las diferencias observadas proporcionan información relevante para seleccionar materiales destinados a evaluaciones posteriores. La biomasa seca mostró reducciones dentro de todas las variedades sometidas a estrés hídrico.

Sin embargo, la magnitud de las disminuciones presentó importantes diferencias. V3 y V5 mostraron reducciones inferiores al 15 %, mientras que V1 y V6 presentaron disminuciones superiores al 33 %. La capacidad para mantener la acumulación de biomasa representa una característica favorable. La disponibilidad limitada de agua puede disminuir la actividad fotosintética. El cierre estomático constituye una respuesta destinada a disminuir la pérdida de agua. Sin embargo, este mecanismo también reduce la entrada de dióxido de carbono. Esta situación puede disminuir la producción de asimilados. Las variedades capaces de mantener un equilibrio entre conservación del agua y actividad fotosintética pueden presentar mejores respuestas. Yan et al. (2024) destacaron que la tolerancia a la sequía se encuentra relacionada con mecanismos fisiológicos y moleculares capaces de contribuir al mantenimiento del crecimiento. La menor reducción de biomasa observada dentro de V3 y V5 proporciona evidencia sobre la existencia de respuestas favorables.

En consecuencia, los resultados correspondientes al contenido relativo de agua fortalecen esta interpretación. V3 mantuvo un valor del 78,6 % bajo condiciones de estrés. V5 presentó un 76,9 %. En contraste, V1 y V6 mostraron valores inferiores al 60 %. La capacidad para mantener el estado hídrico de los tejidos constituye una importante característica frente al déficit de agua. El contenido relativo de agua refleja el equilibrio existente entre absorción y pérdida. Las plantas capaces de mantener valores elevados pueden conservar mejor la turgencia celular. Esta característica presenta relaciones con crecimiento y funcionamiento fisiológico. Saad-Allah et al. (2021) destacaron la importancia de integrar indicadores fisiológicos y moleculares dentro de los estudios relacionados con tolerancia a la sequía. Los resultados obtenidos confirman la utilidad del contenido relativo de agua para diferenciar materiales con respuestas contrastantes. La correlación positiva identificada entre contenido relativo de agua y biomasa seca ($r = 0,89$; $p < 0,001$) evidenció una fuerte relación entre ambas variables.

Desde una perspectiva integrada, las variedades capaces de mantener mayor cantidad de agua dentro de los tejidos presentaron menores reducciones de biomasa. Este resultado proporciona información sobre los mecanismos relacionados con la tolerancia. Sin embargo, las correlaciones no permiten establecer relaciones causales. La respuesta puede encontrarse determinada por diferentes componentes. El crecimiento radicular presentó una correlación positiva con el contenido relativo de agua ($r = 0,74$; $p < 0,001$). Este resultado sugiere que el mayor desarrollo de las

raíces pudo contribuir al mantenimiento del estado hídrico. La relación coincide con los planteamientos de Saad-Allah et al. (2021) sobre la importancia de las características radicales. La eficiencia en el uso del agua también presentó diferencias entre las variedades. V3 y V5 alcanzaron los valores más elevados bajo condiciones de estrés. Estos resultados muestran que ambas variedades presentaron mayor capacidad para producir biomasa utilizando el agua disponible. La eficiencia en el uso del agua constituye una característica relevante para los programas de mejoramiento.

Sin embargo, su interpretación requiere considerar las condiciones experimentales. Las plantas pueden incrementar la eficiencia mediante diferentes mecanismos. La disminución excesiva de la transpiración puede conservar agua, pero también limitar el crecimiento. Por esta razón, la selección debe buscar un equilibrio. Saad-Allah et al. (2021) destacaron la necesidad de desarrollar procedimientos de fenotipado capaces de caracterizar adecuadamente las respuestas frente a los factores ambientales. La evaluación simultánea de diferentes variables proporciona mayores posibilidades frente a la utilización de un único indicador. Los resultados de la presente investigación confirman esta perspectiva. La clasificación fenotípica fue desarrollada considerando altura, longitud radicular, biomasa, contenido relativo de agua y eficiencia en el uso del agua. Esta integración permitió identificar tres grupos. V3 y V5 fueron clasificadas como tolerantes. V2 y V4 mostraron respuestas moderadamente tolerantes. V1 y V6 fueron clasificadas como susceptibles.

No obstante, la utilización de múltiples variables disminuyó las posibilidades de establecer conclusiones basadas exclusivamente en un indicador. Khan et al. (2022) destacaron que la calidad del fenotipado constituye un componente fundamental dentro de los estudios genéticos relacionados con tolerancia a la sequía. Los avances dentro de la genómica proporcionan grandes cantidades de información. Sin embargo, la identificación de asociaciones depende de la capacidad para caracterizar adecuadamente los fenotipos. Los resultados moleculares mostraron diferencias dentro de los patrones de amplificación de los cinco marcadores evaluados. La variedad V3 presentó amplificación positiva para todos los marcadores. V5 mostró el mismo patrón. Estas variedades también presentaron las respuestas fenotípicas más favorables. V2 y V4 mostraron tres marcadores positivos. Ambas fueron clasificadas como moderadamente tolerantes. V1 no presentó amplificación para los marcadores y mostró elevada susceptibilidad. V6 presentó solamente el marcador G3 y también fue clasificada como susceptible.

En este sentido, la coincidencia general entre los perfiles moleculares y la clasificación fenotípica proporciona evidencia sobre la utilidad potencial de los marcadores evaluados. Sin embargo, la relación no fue completamente lineal. La presencia del marcador G3 dentro de V6 evidencia la complejidad de las respuestas. Este marcador se encontraba relacionado con mecanismos de protección frente al estrés oxidativo. Sin embargo, su presencia individual no generó una respuesta tolerante. Esta situación coincide con los planteamientos de Khan et al. (2022), quienes destacaron la compleja arquitectura genética relacionada con la tolerancia a la sequía en maíz. La respuesta depende de múltiples regiones y genes. La presencia de una variante favorable dentro de un componente no garantiza un comportamiento tolerante. Los mecanismos deben funcionar de manera integrada. Esta característica presenta importantes implicaciones para los programas de mejoramiento. La selección basada exclusivamente en un marcador individual puede presentar limitaciones.

A partir de esta base, la utilización de diferentes marcadores proporciona mayores posibilidades. Liu et al. (2015) destacaron las aplicaciones de la selección asistida por marcadores para mejorar la adaptación del maíz a la sequía. Sin embargo, la eficiencia depende de la consistencia de las asociaciones entre los marcadores y características. Los resultados de la presente investigación identificaron a G4 como el marcador con mayor asociación con la clasificación fenotípica. Este marcador fue identificado exclusivamente dentro de V3 y V5. Ambas variedades presentaron las mejores respuestas. El análisis exploratorio mostró una asociación significativa ($p = 0,018$). La función relacionada con mecanismos de ajuste osmótico proporciona una posible explicación biológica. El ajuste osmótico permite mantener determinadas condiciones celulares frente a la disminución de la disponibilidad de agua. La acumulación de compuestos compatibles puede contribuir al mantenimiento de la turgencia. Esta característica puede favorecer el crecimiento.

De manera complementaria, los resultados correspondientes al contenido relativo de agua mostraron una elevada coincidencia con la presencia de G4. Saad-Allah et al. (2021) destacaron que la precisión fenotípica es esencial para confirmar asociaciones moleculares. V3 y V5 mantuvieron los valores más elevados. Sin embargo, la asociación identificada requiere validación. La utilización de seis variedades constituye una limitación para desarrollar inferencias genéticas amplias. El marcador debe evaluarse dentro de poblaciones de mayor tamaño. La secuenciación de los productos también puede proporcionar información. Las diferencias dentro de la amplificación no permiten caracterizar completamente las variaciones genéticas. La identificación de los alelos y secuencias constituye una importante perspectiva. El marcador G2 también mostró una asociación significativa con la clasificación fenotípica ($p = 0,041$). Este componente se encontraba relacionado con factores de transcripción asociados con las respuestas al déficit hídrico. Los factores de transcripción presentan una elevada importancia debido a su capacidad para regular la expresión de diferentes genes.

Por otra parte, Cao et al. (2020) destacaron la participación de complejas redes de señalización dentro de las respuestas del maíz frente a la sequía. Los genes reguladores pueden modificar diferentes procesos simultáneamente. Por esta razón, las variaciones dentro de estos componentes pueden generar importantes efectos. G2 fue identificado dentro de V3, V4 y V5. Dos de estas variedades fueron tolerantes. V4 presentó una respuesta moderadamente tolerante. Este patrón muestra que la presencia del marcador puede encontrarse relacionada con respuestas favorables. Sin embargo, otros componentes también participan. Los marcadores G1 y G5 presentaron asociaciones cercanas al nivel de significación. Ambos fueron identificados dentro de V2, V3, V4 y V5. Estas variedades presentaron respuestas tolerantes o moderadamente tolerantes. La ausencia dentro de V1 y V6 coincidió con la clasificación susceptible. G1 se encontraba relacionado con mecanismos de señalización mediados por ácido abscísico. Esta hormona presenta una elevada importancia dentro de las respuestas frente al déficit hídrico.

En consecuencia, Liu et al. (2023) destacaron la participación de diferentes mecanismos moleculares dentro de la tolerancia del maíz. La señalización hormonal constituye uno de los principales componentes. El ácido abscísico participa dentro de la regulación del cierre estomático y expresión de genes relacionados con estrés. La presencia de variaciones favorables dentro de estos mecanismos puede proporcionar ventajas. Sin embargo, las respuestas dependen de complejas interacciones. G5 estuvo relacionado con mecanismos de crecimiento radicular y utilización del agua. La distribución del marcador presentó coincidencia con las respuestas observadas. V3 y V5 mostraron los mayores incrementos de longitud radicular. V2 y V4 presentaron incrementos intermedios. V1 y V6 mostraron los menores cambios. Esta relación proporciona información relevante. Sin embargo, la asociación no alcanzó el nivel convencional de significación estadística ($p = 0,072$). El tamaño de la muestra puede influir sobre este resultado. La evaluación dentro de poblaciones más amplias podría proporcionar estimaciones más precisas.

Desde una perspectiva integrada, el marcador G3 no presentó una asociación significativa. Su distribución dentro de variedades con diferentes respuestas explica este resultado. La presencia dentro de V6 mostró que los mecanismos relacionados con protección frente al estrés oxidativo no fueron suficientes para proporcionar tolerancia. Las plantas sometidas a déficit hídrico pueden presentar incrementos dentro de la producción de especies reactivas de oxígeno. Los sistemas antioxidantes proporcionan mecanismos de protección. Sin embargo, la tolerancia requiere mantener diferentes procesos. Zheng et al. (2020) destacaron la diversidad de genes relacionados con las respuestas a la sequía. Los análisis genómicos muestran que numerosos componentes presentan modificaciones. Esta complejidad confirma la necesidad de utilizar enfoques integrados. Los resultados de la presente investigación mostraron una relación entre cantidad de marcadores positivos y respuesta fenotípica. V3 y V5 presentaron cinco marcadores y fueron tolerantes. V2 y V4 presentaron tres marcadores y mostraron respuestas intermedias.

Asimismo, v1 no presentó marcadores y fue susceptible. Sin embargo, V6 presentó un marcador y también fue susceptible. Este patrón sugiere un posible efecto acumulativo. La combinación de diferentes mecanismos puede proporcionar mayores posibilidades para responder al estrés. Sin embargo, esta interpretación requiere estudios adicionales. La presencia de los marcadores no permite conocer directamente los niveles de expresión genética. Los genes pueden encontrarse presentes dentro del genoma y presentar diferentes patrones de actividad. Los estudios

transcriptómicos proporcionan información complementaria. Liu et al. (2020) destacaron las posibilidades de identificar genes relacionados con la sequía mediante análisis de expresión. La comparación entre condiciones normales y estrés permite evaluar los cambios. La integración entre genotipado y transcriptómica representa una importante perspectiva futura. Gillani et al. (2022) analizaron genes candidatos relacionados con tolerancia a la sequía. La identificación de estos componentes proporciona bases para comprender los mecanismos y desarrollar estrategias de selección.

Sin embargo, los genes candidatos requieren validación funcional. Wang et al. (2021) mostraron que la validación funcional permite distinguir variantes con valor potencial para el mejoramiento. La asociación estadística constituye una etapa inicial. Los estudios posteriores pueden utilizar poblaciones segregantes, análisis de expresión y procedimientos de edición genética. Los resultados obtenidos dentro de la presente investigación proporcionan información preliminar para seleccionar G2 y G4 como marcadores prioritarios. La coincidencia entre las respuestas fenotípicas y moleculares constituye uno de los principales aportes. Las variedades V3 y V5 pueden considerarse materiales promisorios. Ambas presentaron capacidad para mantener el contenido relativo de agua y biomasa. También desarrollaron mayores sistemas radiculares. La eficiencia en el uso del agua presentó valores elevados. Los perfiles moleculares mostraron los cinco marcadores. Estas características proporcionan bases para desarrollar estudios posteriores. Los materiales pueden utilizarse dentro de programas de cruzamiento. La combinación con variedades de características agronómicas favorables puede contribuir al desarrollo de nuevas poblaciones.

Sin embargo, la tolerancia no debe evaluarse aisladamente. Los programas de mejoramiento requieren considerar rendimiento, calidad y adaptación. Liu y Qin (2021) destacaron los avances obtenidos dentro del desarrollo de maíz tolerante a la sequía. La selección requiere integrar diferentes características. Los materiales deben mantener un rendimiento adecuado bajo condiciones favorables. También deben presentar estabilidad frente al déficit. La identificación de variedades con tolerancia pero bajo potencial productivo puede presentar limitaciones. Por esta razón, los estudios posteriores deben evaluar los materiales durante el ciclo completo. La presente investigación se desarrolló durante etapas vegetativas. Las respuestas durante la floración y llenado de los granos pueden presentar diferencias. El estrés hídrico durante las etapas reproductivas puede generar importantes efectos sobre el rendimiento. Saad-Allah et al. (2021) destacaron la importancia de la distribución de asimilados hacia los granos dentro de los procesos de selección.

A partir de esta base, los estudios futuros deben incorporar variables de rendimiento. La cantidad de mazorcas, número de granos y peso constituyen indicadores fundamentales. La validación dentro de múltiples ambientes también representa una prioridad. Osuman et al. (2022) destacaron la importancia de utilizar ensayos multiambientales para analizar QTL relacionados con la tolerancia a la sequía. La interacción genotipo-ambiente puede modificar las asociaciones. Los marcadores identificados bajo condiciones controladas pueden presentar comportamientos diferentes dentro del campo. La evaluación dentro de diferentes localidades y ciclos agrícolas proporciona información sobre la estabilidad. Khan et al. (2022) y Osuman et al. (2022) destacaron la identificación de QTL relacionados con tolerancia dentro de poblaciones de maíz tropical. La utilización de germoplasma adaptado a las condiciones regionales presenta elevada importancia. Los materiales locales pueden contener características favorables. La caracterización molecular proporciona posibilidades para identificar y utilizar esta diversidad.

De manera complementaria, la presente investigación presenta diferentes limitaciones. Liu et al. (2015) advirtieron que el efecto de los marcadores puede variar según el fondo genético y el ambiente. La primera corresponde al número de variedades evaluadas. Se utilizaron seis materiales genéticos. Este tamaño permitió desarrollar comparaciones experimentales, pero limita la capacidad para establecer asociaciones moleculares generalizables. Los análisis de regresión fueron interpretados con carácter exploratorio. Los valores obtenidos requieren validación. La segunda limitación corresponde a la utilización de cinco marcadores. La tolerancia a la sequía depende de numerosos genes. La evaluación de un conjunto reducido proporciona solamente una perspectiva parcial. Los estudios futuros deben incorporar mayor cantidad de marcadores. La utilización de SNP y procedimientos de genotipado de alta densidad presenta importantes posibilidades. La tercera limitación corresponde al desarrollo del experimento bajo condiciones

de invernadero. El control de la disponibilidad de agua proporciona ventajas para comparar los materiales. Sin embargo, las condiciones no representan completamente los ambientes agrícolas.

Por otra parte, los ensayos de campo constituyen una etapa necesaria. Xiang et al. (2017) identificaron una arquitectura molecular amplia que incluye señalización, regulación hormonal y respuestas redox. La cuarta limitación se relaciona con la utilización de amplificación por PCR para determinar presencia o ausencia. Este procedimiento proporciona información sobre los patrones moleculares. Sin embargo, no permite analizar completamente las variaciones dentro de las secuencias. La secuenciación de los productos puede proporcionar mayor precisión. Los análisis de expresión también constituyen una importante perspectiva. A pesar de estas limitaciones, los resultados proporcionaron información relevante. La integración entre fenotipado y caracterización molecular permitió identificar materiales contrastantes. Las diferencias observadas presentaron coherencia entre diferentes variables. V3 y V5 mostraron respuestas favorables dentro de la altura, biomasa, contenido relativo de agua, longitud radicular y eficiencia en el uso del agua. También presentaron los perfiles moleculares con mayor cantidad de marcadores. V1 y V6 mostraron respuestas susceptibles.

En consecuencia, la comparación proporcionó bases para identificar asociaciones. Osuman et al. (2022) relacionaron rasgos secundarios, asociaciones genómicas y mecanismos funcionales de respuesta a la sequía. G4 presentó la relación más consistente. G2 también mostró una asociación significativa. Estos marcadores pueden constituir candidatos para estudios posteriores. La investigación confirma la importancia de integrar diferentes niveles de análisis. Las evaluaciones fenotípicas permiten observar las respuestas. Los marcadores proporcionan información sobre diferencias genéticas. La combinación presenta mayores posibilidades para identificar materiales favorables. La selección asistida por marcadores puede contribuir a disminuir los tiempos requeridos dentro de los programas de mejoramiento. Sin embargo, la tecnología debe utilizarse como complemento de la evaluación agronómica. Los marcadores no reemplazan los ensayos de campo. La validación fenotípica continúa siendo fundamental. En conjunto, los resultados evidencian que la tolerancia al estrés hídrico dentro del maíz depende de la interacción entre diferentes mecanismos. El mantenimiento del estado hídrico, desarrollo radicular y eficiencia en el uso del agua presentaron relaciones con la estabilidad de la biomasa.

Desde una perspectiva integrada, los perfiles moleculares mostraron diferencias entre las variedades. Wang et al. (2021) mostraron que la validación funcional permite distinguir variantes con valor potencial para el mejoramiento. La acumulación de marcadores favorables presentó una relación general con la clasificación fenotípica. La identificación de G2 y G4 proporciona información para desarrollar investigaciones posteriores. Las variedades V3 y V5 representan materiales promisorios para programas de mejoramiento. Sin embargo, la validación dentro de poblaciones más amplias y diferentes ambientes constituye una prioridad antes de utilizar los marcadores dentro de procesos de selección. Los avances dentro de las tecnologías genómicas y fenotipado proporcionan nuevas posibilidades para desarrollar variedades mejor adaptadas. La integración entre fisiología, genética molecular y evaluación agronómica constituye una estrategia fundamental para responder a los desafíos generados por la disponibilidad limitada de agua dentro de los sistemas agrícolas.

5. CONCLUSIÓN

La presente investigación permitió identificar diferencias fisiológicas, productivas y moleculares entre seis variedades de maíz sometidas a condiciones normales de disponibilidad de agua y estrés hídrico controlado. Los resultados obtenidos evidenciaron que la respuesta frente al déficit de agua presentó una elevada variabilidad entre los materiales evaluados, lo que confirma la importancia del componente genético dentro de los mecanismos relacionados con la tolerancia al estrés hídrico. La aplicación del tratamiento de disponibilidad limitada de agua produjo modificaciones significativas dentro de las principales variables evaluadas. La altura de planta, biomasa seca y contenido relativo de agua disminuyeron dentro de todas las variedades. Sin embargo, la magnitud de las reducciones presentó diferencias importantes entre los materiales genéticos. Las variedades V3 y V5 mostraron las respuestas más favorables frente al estrés hídrico. Estos materiales presentaron las menores reducciones de altura, biomasa seca y

contenido relativo de agua. También mostraron un incremento de la longitud radicular y los mayores valores de eficiencia en el uso del agua.

Asimismo, la variedad V3 presentó una reducción de la altura del 9,3 %, biomasa seca del 13,4 % y contenido relativo de agua del 13,1 %. Además, mostró un incremento del 18,2 % dentro de la longitud radicular y alcanzó la mayor eficiencia en el uso del agua bajo condiciones de estrés. La variedad V5 presentó un comportamiento similar. Las reducciones de altura, biomasa y contenido relativo de agua fueron del 10,7, 14,9 y 14,3 %, respectivamente. La longitud radicular incrementó un 15,9 % y la eficiencia en el uso del agua alcanzó 3,67 g L⁻¹. Estos resultados permitieron clasificar V3 y V5 como variedades tolerantes dentro de las condiciones experimentales utilizadas. Las variedades V2 y V4 presentaron respuestas intermedias. Los porcentajes de reducción de las variables fueron superiores a los observados dentro de V3 y V5, pero inferiores frente a V1 y V6. Por esta razón, V2 y V4 fueron clasificadas como moderadamente tolerantes.

En términos moleculares, las variedades V1 y V6 mostraron las respuestas menos favorables. Ambos materiales presentaron las mayores reducciones de crecimiento, biomasa seca y contenido relativo de agua. La variedad V6 mostró la mayor reducción de biomasa, con un valor del 35,8 %, y del contenido relativo de agua, con un 34,1 %. V1 presentó reducciones del 33,7 % dentro de la biomasa y del 31,4 % dentro del contenido relativo de agua. Estos resultados permitieron clasificar ambas variedades como susceptibles. El crecimiento radicular constituyó una característica importante dentro de las respuestas frente al déficit hídrico. Las variedades tolerantes mostraron los mayores incrementos de longitud radicular. Esta respuesta presentó una asociación positiva con el mantenimiento del contenido relativo de agua. La correlación identificada entre ambas variables evidenció que el desarrollo del sistema radicular puede contribuir a mejorar la capacidad para mantener el estado hídrico de las plantas.

Desde una perspectiva aplicada, sin embargo, esta relación debe ser evaluada dentro de condiciones de campo. Las características físicas y químicas del suelo pueden modificar considerablemente el desarrollo de las raíces. El contenido relativo de agua presentó una elevada relación con la acumulación de biomasa. La correlación positiva y significativa identificada entre ambas variables mostró que las variedades capaces de mantener un mejor estado hídrico también presentaron menores reducciones productivas. Esta característica proporciona información relevante para los programas de selección. La evaluación del contenido relativo de agua puede utilizarse como un indicador fisiológico complementario para identificar materiales con respuestas favorables. La eficiencia en el uso del agua también presentó diferencias entre las variedades. V3 y V5 alcanzaron los mayores valores bajo condiciones de estrés. Estos resultados muestran que los materiales tolerantes presentaron mayor capacidad para mantener la producción de biomasa utilizando una disponibilidad limitada de agua.

Finalmente, la integración de diferentes variables permitió desarrollar una clasificación fenotípica más completa. La utilización de un único indicador no habría permitido caracterizar adecuadamente las respuestas. La tolerancia constituye una característica compleja. Por esta razón, los procedimientos de selección requieren integrar variables relacionadas con crecimiento, fisiología y productividad. La caracterización molecular permitió identificar diferencias dentro de los patrones de amplificación de los cinco marcadores evaluados. Las variedades V3 y V5 presentaron amplificación positiva para G1, G2, G3, G4 y G5. Ambos materiales también mostraron las respuestas fenotípicas más favorables. Las variedades V2 y V4 presentaron tres marcadores positivos y fueron clasificadas como moderadamente tolerantes. La variedad V1 no mostró amplificación positiva para los marcadores evaluados y presentó una respuesta susceptible.

Asimismo, V6 presentó únicamente el marcador G3 y también fue clasificada como susceptible. Estos resultados evidenciaron una relación general entre la acumulación de marcadores moleculares favorables y la respuesta frente al estrés hídrico. Sin embargo, la presencia de un marcador individual no permitió explicar completamente la tolerancia. El comportamiento de V6 constituyó un ejemplo de esta situación. La variedad presentó amplificación positiva para G3, pero mostró elevada susceptibilidad. Este resultado confirma que la tolerancia al déficit hídrico depende de la interacción entre diferentes genes, rutas metabólicas y mecanismos fisiológicos. El marcador G4 presentó la asociación más elevada con la clasificación fenotípica. Este marcador fue identificado exclusivamente dentro de V3 y V5. Ambas

variedades presentaron mayor capacidad para mantener el contenido relativo de agua, biomasa y eficiencia en el uso del agua.

En términos moleculares, la asociación estadística identificada entre G4 y la respuesta favorable proporciona información relevante. Sin embargo, debido al número limitado de variedades, el resultado debe considerarse exploratorio. La validación dentro de poblaciones genéticas de mayor tamaño constituye una prioridad. El marcador G2 también presentó una asociación significativa con la clasificación fenotípica. Su presencia dentro de V3, V4 y V5 mostró una relación con respuestas tolerantes o moderadamente tolerantes. Este resultado proporciona bases para desarrollar estudios posteriores relacionados con factores de transcripción y regulación de las respuestas frente al déficit hídrico. Los marcadores G1 y G5 presentaron asociaciones cercanas al nivel convencional de significación estadística. Ambos fueron identificados dentro de las variedades tolerantes y moderadamente tolerantes. La ausencia dentro de V1 y V6 coincidió con las respuestas susceptibles.

Desde una perspectiva aplicada, sin embargo, los resultados requieren validación. El marcador G3 no presentó una asociación significativa. Su presencia dentro de materiales con diferentes respuestas mostró que los mecanismos relacionados con protección frente al estrés oxidativo no fueron suficientes para explicar la tolerancia. Este resultado confirma la necesidad de utilizar diferentes marcadores dentro de los programas de caracterización. La identificación molecular mediante PCR proporcionó información relevante para comparar las variedades. Sin embargo, este procedimiento presenta limitaciones. La presencia o ausencia de amplificación no permite caracterizar completamente las variaciones existentes dentro de las secuencias genéticas. Los estudios posteriores deben incorporar procedimientos de secuenciación. La identificación de SNP y otras variantes puede proporcionar mayor precisión. Los análisis de expresión genética también representan una importante perspectiva.

Finalmente, la evaluación de los cambios dentro de la actividad de los genes bajo condiciones normales y estrés puede contribuir a comprender los mecanismos. La integración entre genotipado, transcriptómica y fenotipado proporciona posibilidades para desarrollar investigaciones más completas. En respuesta a la pregunta de investigación, se concluye que los marcadores G2 y G4 presentaron las asociaciones más relevantes con las respuestas de tolerancia al estrés hídrico dentro de las variedades evaluadas. G4 mostró la relación más consistente con el mantenimiento del estado hídrico y biomasa. G2 presentó una asociación significativa con la clasificación fenotípica favorable. Sin embargo, la respuesta observada dependió de la presencia conjunta de diferentes marcadores y características fisiológicas. La identificación de un único gen no resulta suficiente para explicar completamente la tolerancia. La integración entre los resultados moleculares y fenotípicos permitió identificar V3 y V5 como los materiales más promisorios.

Asimismo, estas variedades pueden constituir fuentes potenciales de características favorables para programas de mejoramiento. La utilización dentro de procesos de cruzamiento puede contribuir al desarrollo de nuevas poblaciones. Sin embargo, los materiales requieren evaluaciones adicionales. Los estudios deben desarrollarse durante el ciclo completo del cultivo. La respuesta durante las etapas reproductivas constituye un componente fundamental. La evaluación del rendimiento de grano permitirá determinar si las características observadas durante las etapas vegetativas se mantienen hasta la producción. La validación dentro de condiciones de campo representa otra prioridad. Los resultados obtenidos bajo condiciones controladas proporcionan una base experimental. Sin embargo, las interacciones entre genotipo y ambiente pueden modificar las respuestas. Los ensayos multiambientales permitirán evaluar la estabilidad.

En términos moleculares, la incorporación de diferentes localidades y ciclos agrícolas puede proporcionar información sobre la adaptación. La presente investigación presentó limitaciones relacionadas con el número de variedades y marcadores evaluados. Los resultados moleculares deben considerarse exploratorios. No resulta adecuado generalizar las asociaciones hacia otras poblaciones sin desarrollar procedimientos de validación. Sin embargo, el estudio proporciona información para seleccionar materiales y marcadores destinados a investigaciones posteriores. La metodología utilizada evidenció la utilidad de integrar evaluaciones fisiológicas, productivas y moleculares. Este enfoque permite desarrollar una caracterización más completa frente a la utilización aislada de los componentes. La

selección asistida por marcadores presenta importantes posibilidades para acelerar los programas de mejoramiento. Sin embargo, debe utilizarse como complemento de las evaluaciones agronómicas.

Desde una perspectiva aplicada, la información genética proporciona herramientas para identificar materiales. Las evaluaciones fenotípicas permiten confirmar el comportamiento. La integración entre ambos componentes constituye una estrategia relevante. En términos generales, se concluye que existe variabilidad dentro de las respuestas frente al estrés hídrico entre las variedades de maíz evaluadas. Las diferencias presentaron relaciones con las características fisiológicas y los perfiles moleculares. V3 y V5 mostraron mayor tolerancia. V2 y V4 presentaron respuestas intermedias. V1 y V6 mostraron mayor susceptibilidad. Los marcadores G2 y G4 presentaron las asociaciones más relevantes. El mantenimiento del contenido relativo de agua, crecimiento radicular y eficiencia en el uso del agua constituyeron características relacionadas con la estabilidad de la biomasa. La integración entre caracterización molecular y evaluación fisiológica proporciona una estrategia útil para identificar materiales genéticos con respuestas favorables frente al déficit hídrico.

Finalmente, los resultados obtenidos pueden contribuir al desarrollo de futuras investigaciones y programas de mejoramiento. La validación de los genes candidatos dentro de poblaciones más amplias constituye el siguiente paso. La incorporación de tecnologías genómicas de mayor resolución puede mejorar la identificación de variantes. La evaluación multiambiental permitirá determinar la estabilidad de las respuestas. Finalmente, el desarrollo de variedades de maíz con mayor capacidad para tolerar condiciones de disponibilidad limitada de agua constituye una estrategia relevante frente a los desafíos ambientales que afectan la producción agrícola. La utilización integrada de fisiología vegetal, genética molecular, fenotipado y mejoramiento proporciona posibilidades para desarrollar materiales más adaptados. Los resultados de esta investigación constituyen una base para continuar el estudio de genes y mecanismos asociados con la tolerancia al estrés hídrico y fortalecer los procesos de selección genética dentro del cultivo de maíz.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Cao, L., Zhang, P., Lu, X., Wang, G., Wang, Z., Zhang, Q., Zhang, X., Wei, X., Mei, F., Wei, L., & Wang, T. (2020). Systematic Analysis of the Maize OSCA Genes Revealing ZmOSCA Family Members Involved in Osmotic Stress and ZmOSCA2.4 Confers Enhanced Drought Tolerance in Transgenic Arabidopsis. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(1), 351. <https://doi.org/10.3390/ijms21010351>
- Casaretto, J. A., El-kereamy, A., Zeng, B., Stiegelmeier, S. M., Chen, X., Bi, Y. M., & Rothstein, S. J. (2016). Expression of OsMYB55 in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance. *BMC Genomics*, 17(1), 312. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2659-5>
- Ding, S., He, F., Tang, W., Du, H., & Wang, H. (2019). Identification of Maize CC-Type Glutaredoxins That Are Associated with Response to Drought Stress. *Genes*, 10(8), 610. <https://doi.org/10.3390/genes10080610>
- Gillani, S. F. A., Rasheed, A., Abbasi, A., Majeed, Y., Abbas, M., Hassan, M. U., Qari, S. H., Binothman, N., Al Kashgry, N. A. T., Tahir, M. M., & Peng, Y. (2022). Comparative Gene Enrichment Analysis for Drought Tolerance in Contrasting Maize Genotype. *Genes*, 14(1), 31. <https://doi.org/10.3390/genes14010031>
- He, Z., Zhong, J., Sun, X., Wang, B., Terzaghi, W., & Dai, M. (2018). The Maize ABA Receptors ZmPYL8, 9, and 12 Facilitate Plant Drought Resistance. *Frontiers in Plant Science*, 9, 422. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00422>
- Jiao, P., Ma, R., Wang, C., Chen, N., Liu, S., Qu, J., Guan, S., & Ma, Y. (2022). Integration of mRNA and microRNA analysis reveals the molecular mechanisms underlying drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Plant Science*, 13, 932667. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.932667>
- Khan, S. U., Zheng, Y., Chachar, Z., Zhang, X., Zhou, G., Zong, N., Leng, P., & Zhao, J. (2022). Dissection of Maize Drought Tolerance at the Flowering Stage Using Genome-Wide Association Studies. *Genes*, 13(4), 564. <https://doi.org/10.3390/genes13040564>

- Liu, L., Zhang, Y., Tang, C., Shen, Q., Fu, J., & Wang, Q. (2023). Maize Transcription Factor ZmHsf28 Positively Regulates Plant Drought Tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(9), 8079. <https://doi.org/10.3390/ijms24098079>
- Liu, S., & Qin, F. (2021). Genetic dissection of maize drought tolerance for trait improvement. *Molecular Breeding*, 41(2), 8. <https://doi.org/10.1007/s11032-020-01194-w>
- Liu, S., Hao, Z., Weng, J., Li, M., Zhang, D., Pan, G., Zhang, S., & Li, X. (2015). Identification of two functional markers associated with drought resistance in maize. *Molecular Breeding*, 35(1), 53. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0231-7>
- Liu, S., Zenda, T., Li, J., Wang, Y., Liu, X., & Duan, H. (2020). Comparative transcriptomic analysis of contrasting hybrid cultivars reveal key drought-responsive genes and metabolic pathways regulating drought stress tolerance in maize at various stages. *PLOS ONE*, 15(10), e0240468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240468>
- Osuman, A. S., Badu-Apraku, B., Karikari, B., Ifie, B. E., Tongoona, P., & Danquah, E. Y. (2022). Genome-Wide Association Study Reveals Genetic Architecture and Candidate Genes for Yield and Related Traits under Terminal Drought, Combined Heat and Drought in Tropical Maize Germplasm. *Genes*, 13(2), 349. <https://doi.org/10.3390/genes13020349>
- Pang, J., Zhang, X., Ma, X., & Zhao, J. (2019). Spatio-Temporal Transcriptional Dynamics of Maize Long Non-Coding RNAs Responsive to Drought Stress. *Genes*, 10(2), 138. <https://doi.org/10.3390/genes10020138>
- Saad-Allah, K. M., Nessem, A. A., Ebrahim, M. K. H., & Gad, D. (2021). Evaluation of Drought Tolerance of Five Maize Genotypes by Virtue of Physiological and Molecular Responses. *Agronomy*, 12(1), 59. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010059>
- Wang, J. (2025). Decoding maize drought tolerance: The role of the ZmSK1-ZmCPP2-ZmSOD4 module. *The Plant Cell*, 37(2), koaf030. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaf030>
- Wang, N., Cheng, M., Chen, Y., Liu, B., Wang, X., Li, G., Zhou, Y., Luo, P., Xi, Z., Yong, H., Zhang, D., Li, M., Zhang, X., Vicente, F. S., Hao, Z., & Li, X. (2021). Natural variations in the non-coding region of ZmNAC080308 contributes maintaining grain yield under drought stress in maize. *BMC Plant Biology*, 21(1), 305. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03072-9>
- WANG, N., LI, L., GAO, W. W., WU, Y. B., YONG, H. J., WENG, J. F., LI, M. S., ZHANG, D. G., HAO, Z. F., & LI, X. H. (2018). Transcriptomes of early developing tassels under drought stress reveal differential expression of genes related to drought tolerance in maize. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(6), 1276-1288. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(17\)61777-5](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(17)61777-5)
- Xiang, Y., Sun, X., Gao, S., Qin, F., & Dai, M. (2017). Deletion of an Endoplasmic Reticulum Stress Response Element in a ZmPP2C-A Gene Facilitates Drought Tolerance of Maize Seedlings. *Molecular Plant*, 10(3), 456-469. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.10.003>
- Yan, Z., Zhang, F., Mu, C., Ma, C., Yao, G., Sun, Y., Hou, J., Leng, B., & Liu, X. (2024). The ZmbHLH47-ZmSnRK2.9 Module Promotes Drought Tolerance in Maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(9), 4957. <https://doi.org/10.3390/ijms25094957>
- Zheng, H., Yang, Z., Wang, W., Guo, S., Li, Z., Liu, K., & Sui, N. (2020). Transcriptome analysis of maize inbred lines differing in drought tolerance provides novel insights into the molecular mechanisms of drought responses in roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149, 11-26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.027>

CONSIDERACIONES ÉTICAS

El presente estudio se llevó a cabo de conformidad con los principios éticos que rigen la investigación con participantes humanos. Antes de la recolección de los datos, el protocolo de investigación fue revisado y aprobado por el comité de ética institucional correspondiente. Todos los participantes fueron informados de manera clara sobre los objetivos del estudio, los procedimientos, las posibles implicaciones y el carácter voluntario de su participación, otorgando posteriormente su consentimiento informado. Durante todo el proceso de investigación se garantizó la confidencialidad de la información, el anonimato de los participantes y el uso exclusivo de los datos recopilados con fines científicos y académicos.

DECLARACIÓN SOBRE EL USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL (IA)

Los autores declaran que la herramienta de inteligencia artificial generativa ChatGPT fue utilizada exclusivamente para la traducción al idioma inglés y la revisión lingüística del manuscrito. Esta herramienta no contribuyó a la concepción del estudio, el diseño de la investigación, la recolección de datos, el análisis estadístico, la interpretación de los resultados ni a la elaboración de las conclusiones. Los autores asumen la plena responsabilidad por la originalidad, exactitud, integridad y validez científica del contenido presentado en este manuscrito.

FINANCIAMIENTO

La presente investigación no recibió subvenciones, becas ni apoyo financiero específico por parte de organismos públicos, entidades comerciales u organizaciones sin fines de lucro.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses de carácter financiero, personal, profesional o institucional que hayan podido influir en el desarrollo, los resultados o la publicación de esta investigación.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORÍA

Nombres de autores e iniciales:

Ricardo E. Rivas (RER)

Funciones desempeñadas por cada autor:

Conceptualización: (RER)

Curación de datos: (RER)

Análisis formal: (RER)

Adquisición de fondos: (RER)

Investigación: (RER)

Metodología: (RER)

Administración del proyecto: (RER)

Recursos: No aplica

Software: (RER)

Supervisión: (RER)

Validación: (RER)

Visualización: (RER)

Redacción – Borrador original: (RER)

Redacción – Revisión y edición: (RER)