



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS  
DE HIDALGO**



**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS Y FORESTALES**

**PROGRAMA DE MAESTRÍA EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA  
OPCIÓN TERMINAL AGRÍCOLA**

**TESIS:**

**Eficiencia en la adquisición de fósforo y su impacto en el crecimiento de  
maíz nativo (*zea mays l.*) en condiciones agro-ecológicas contrastantes de la  
Meseta P'urhépecha, Michoacán**

**Que presenta**

**Biol. Enrique Flores Torres**

**Como requisito para obtener el título de:  
agropecuaria**

**Directora de Tesis:**

**Maestro en producción**

**Dra. En Horticultura y Fisiología Vegetal: Jeannette Sofía Bayuelo Jiménez**

**Cuerpo Tutorial:**

**Dra. Jeannette Sofía Bayuelo Jiménez**

**Dra. María Luisa Boquera España**

**Dr. Luis López Pérez**

**Dr. Raúl Cárdenas Navarro**

**Dr. Ernesto Preciado Ortiz**

**Tarimbaro, Michoacán. Marzo 2016**



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS  
DE HIDALGO**



**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS Y FORESTALES**

**PROGRAMA DE MAESTRÍA EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA  
OPCIÓN TERMINAL AGRÍCOLA**

**TESIS:**

**Eficiencia en la Adquisición de Fósforo y su Impacto en el Crecimiento de  
Maíz Nativo (*Zea mays L.*) en Condiciones Agro-ecológicas Contrastantes de  
la Meseta P'urhépecha, Michoacán**

**Que presenta:**

**Biol. Enrique Flores Torres**

**Como requisito para obtener el título de: Maestro en producción  
agropecuaria**

**Directora de Tesis:**

**Dra. En Horticultura y Fisiología Vegetal: Jeannette Sofía Bayuelo Jiménez**

**Cuerpo Tutorial:**

**Dra. María Luisa Boquera España**

**Dr. Luis López Pérez**

**Dr. Raúl Cárdenas Navarro**

**Dr. Ernesto Preciado Ortiz**

**Tarimbaro, Michoacán. Marzo 2016**

## DEDICATORIA

***A Dios:** por darme la oportunidad de existir y darme la paciencia y fortaleza que fueron factores que me ayudaron a culminar con éxito este proceso de formación.*

***A mis padres: Zacarías Flores Ramírez y Ana Torres Cruz,** por su apoyo, consejos invaluable y comprensión incondicional, estando presentes en los momento más difíciles de mi vida y por haberme concedido el regalo más grande “la vida”.*

***A mi familia:** De una manera especial a mi esposa **Sarahi López Mendoza** por su cariño y apoyo brindado en todo momento, aún más en los momentos más difíciles en esta etapa de mi vida. A mi hija **Catherine Gisell**, por esos momentos en que una sonrisa templaba mi carácter y esperarme siempre con alegría.*

***A mis suegros: Fernando Y Luisa,** Por sus palabras de aliento y consejos en los momentos de desesperación, lo cual hicieron retomar el camino cuando me sentía que iba en el rumbo equivocado.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Proyecto FOMIX-Gobierno del Estado de Michoacán MICH-2012 No. 197142 (2013-2015) y la Coordinación de Investigación Científica de la UMSNH (6.11/2015), por el apoyo económico otorgado para realizar el presente estudio.

Agradezco al Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales de la UMSNH, por las facilidades otorgadas para la realización del presente proyecto dentro de las instalaciones del laboratorio de Nutrición Vegetal.

**A Neftalí López y familia:** Por su apoyo incondicional en los momentos difíciles y por la confianza brindada.

**A David Flores:** Por su apoyo y tiempo dedicado en diversas actividades en esta etapa de mi formación.

A mis amigos **Norma y Nayeli** por su tiempo y consejos durante el proceso de formación, así como las palabras de aliento y de una manera especial agradezco a **Nayda Luz** por todo su apoyo y alentarme siempre con la actitud positiva en todo momento.

A mis compañeros del Laboratorio de Nutrición vegetal del IIAF por apoyarme a lo largo de este proceso de aprendizaje: **Erandi, Yesica, Miguel y Elena**, les agradezco, porque fueron compañeros generosos y dispuestos a ayudar como pocos, que compartieron conocimientos y experiencias de tipo profesional y personal que fueron de gran valor.

Un especial agradecimiento a la **Dra. Jeanette Bayuelo** por su apoyo, confianza y paciencia en mi trabajo de investigación, ha sido un aporte importante en mi formación como profesionista y también le agradezco por haberme facilitado

los medios suficientes para terminar con éxito el desarrollo de mi trabajo de investigación.

Agradezco a los integrantes de mi comité sinodal; Dra. María Luisa España, Raúl Cárdenas Navarro, Dr. Ernesto Preciado Ortiz y al Dr. Luis López Pérez, por su valioso tiempo dedicado en la revisión de la tesis y por sus importantes aportaciones para mi formación como profesionista.

A los señores **Alfredo Jiménez y Nicolás ángel** por brindarme su apoyo y conocimientos, que fueron de gran importancia en el trabajo de campo que me dejaron valiosas experiencias.

Le agradezco a **Moni** por la orientación en todos los trámites administrativos que hicieron más ameno el transcurrir del tiempo para cumplir con los requerimientos en el proceso de formación.

***La presente investigación fue realizada con el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Proyecto FOMIX-Gobierno del Estado de Michoacán MICH-2012 No. 197142 (2013-2015) y la Coordinación de Investigación Científica de la UMSNH (6.11/2015). Se agradece la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). No de Becario 326620 (2014-2016).***

## CONTENIDO

	<b>ÍNDICE DE CUADROS</b>	I
	<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	III
	<b>RESUMEN</b>	IV
	<b>ABSTRAC</b>	V
1.	<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
2.	<b>ANTECEDENTES</b>	4
2.1	Origen de los suelos ácidos	4
2.2	Problemas de acidificación del suelo	4
2.2.1	Disponibilidad de fósforo en suelos ácidos y factores de retención	6
2.2.2	Disponibilidad de fósforo en el suelo	7
2.2.3	Función del fósforo en la planta	8
2.3	Eficiencia al uso de fósforo	9
2.4	Mecanismos de adquisición de fósforo en suelos ácidos	10
2.4.1	Fosfatasas	10
2.4.2	Variación en la relación alométrica	11
2.4.3	Exploración del fósforo en el suelo: modificación en la arquitectura radical	11
2.4.4	Asociaciones micorrícicas	13
2.4.5	Reducción de costos metabólicos	14
2.4.6	Pelos radicales	14
2.5	El maíz	16
2.5.1	Clasificación y características botánicas de <i>Zea mays</i> L.	16
2.5.2	Producción de maíz	17
2.5.3	Razas de maíz en Michoacán y su importancia agrícola	17
2.5.4	Requerimientos edafo-climáticos del cultivo de maíz	19
2.5.5	Ciclo de Madurez del maíz	19
2.5.6	Requerimientos nutricionales en maíz	20

2.5.7	Morfología del sistema radical de maíz ( <i>Zea mays L.</i> )	20
3.	<b>HIPÓTESIS</b>	22
4.	<b>OBJETIVO GENERAL</b>	22
4.1	<b>OBJETIVOS PARTICULARES</b>	22
5.	<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	23
5.1	Área de estudio	23
5.2	Propiedades del suelo	23
5.3	Fertilización y control de plagas	24
5.4	Material vegetal	24
5.5	Evaluación de la arquitectura radical	25
5.6	Estimación de la acumulación de materia seca de la planta	25
5.7	Análisis de la concentración y contenido de fósforo	26
5.8	Análisis estadístico	26
6.	<b>RESULTADOS</b>	28
6.1	Crecimiento vegetal: peso seco de raíz, vástago y espiga	28
6.2	Concentración y contenido de fósforo, EAF y EUF	28
6.3	Morfología y arquitectura vegetal	29
6.4	Grupos de eficiencia a fósforo	30
6.5	Grupos de eficiencia y respuesta a fósforo	31
6.6	Relación alométrica entre la raíz y el peso seco del vástago	32
6.7	Relaciones entre el crecimiento y la arquitectura radical	32
7	<b>DISCUSIÓN</b>	33
7.1	Variación genotípica de eficiencia y respuesta a fósforo	33
7.2	Relaciones alométricas entre la raíz y el vástago	34
7.3	Arquitectura radical y su relación con la eficiencia a fósforo	35
7.4	Diferencias fenológicas para incrementar la adquisición de fósforo	36
8	<b>CONCLUSIONES</b>	38
9.	<b>LITERATURA CITADA</b>	39
10.	<b>APÉNDICE</b>	73

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1</b>	Propiedades físicas y químicas de la capa superficial del suelo (0-20 cm) en los suelos de Charapan, Pichátaro, Erongaricuario y Charahuén, Michoacán México.	50
<b>Cuadro 2</b>	Clasificación de las variedades de maíz de la Meseta P'urhépecha, Michoacán, utilizadas en el estudio.	51
<b>Cuadro 3</b>	Cuadrado medio de error para los parámetros de crecimiento y arquitectura de la raíz de 27 variedades de maíz cultivadas en Charapan, Erongaricuario, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (baja P) y alta (alta P) dosis de fósforo.	52
<b>Cuadro 4</b>	Eficiencia en la adquisición y utilización de fósforo de los 27 genotipos de maíz, de acuerdo al grado de precocidad en las cuatro localidades de estudio con diferentes dosis de fertilización.	54
<b>Cuadro 5</b>	Número, longitud y ramificación de raíces nodales de acuerdo al grado de precocidad en las cuatro localidades de estudio.	55
<b>Cuadro 6</b>	Valores propios y proporción de la varianza total explicada por los componentes principales (CP) con base en la matriz de correlación aplicada a 28 características de crecimiento de 27 genotipos comunes de maíz, cultivados en cuatro localidades de la Meseta P'urhépecha.	56
<b>Cuadro 7</b>	Selección de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) de las localidades de Charapan (CA), Erongaricuario (ER), Pichátaro (PI), Charahuén (CHA) y experimentos combinados. Los genotipos se ordenaron de acuerdo al índice de eficiencia (IEF) de Charapan.	57
<b>Cuadro 8</b>	Número, longitud y ramificación de raíces nodales de acuerdo al grupo de eficiencia a fósforo en las diferentes localidades de estudio.	60
<b>Cuadro 9</b>	Media del peso seco total y eficiencia en la adquisición de fósforo en variedades de maíz cultivadas en un suelo deficiente de	61

fósforo con reducida (BP) y alta (AP) dosis de fertilización fosfatada. Los genotipos se ordenaron de acuerdo al índice de eficiencia (IEF) a fósforo del peso seco total acoplado con grupos de respuesta.

**Cuadro 10** Correlación entre las variables de arquitectura radical, peso seco total y contenido de fósforo de acuerdo a los diferentes grupos de eficiencia. 63

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b>	Distribución de suelos ácidos a nivel mundial.	5
<b>Figura 2</b>	Peso seco de la raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T).	64
<b>Figura 3</b>	Concentración de fósforo raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T).	65
<b>Figura 4</b>	Contenido de fósforo en raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T).	66
<b>Figura 5</b>	Clasificación combinada de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) de cada genotipo.	67
<b>Figura 6</b>	Peso seco de la raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida, moderada y alta eficiencia a fósforo de acuerdo al análisis de componentes principales de los 27 genotipos.	68
<b>Figura 7</b>	Concentración de fósforo raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida (I), moderada (ME) y alta eficiencia (E) a fósforo.	69
<b>Figura 8</b>	Contenido de fósforo raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida (I), moderada (ME) y alta eficiencia (E) a fósforo.	70
<b>Figura 9</b>	División de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) y de los valores estandarizados del peso seco total y la eficiencia en la adquisición de fosforo en AP.	71
<b>Figura 10</b>	Relación alométrica entre del peso seco de la raíz (escala logarítmica) y el peso seco del vástago, para los diferentes grupos de eficiencia a fósforo, (I, ME y E) y localidad en condiciones de alta (AP) y baja (BP) disponibilidad de fósforo.	72

## RESUMEN

La escasa disponibilidad de fósforo (P) en el suelo limita el crecimiento vegetal y la productividad agrícola, particularmente en los países en desarrollo donde el acceso a los fertilizantes es restringido. Los fertilizantes fosforados, derivados de roca fosfórica, se utilizan en sistemas agrícolas intensivos para superar la deficiencia del P en el suelo e incrementar el rendimiento de grano. Las reservas de roca fosfórica, sin embargo, son recursos no renovables y finitos; es por ello que para utilizar de forma sostenible y equilibrada los recursos de P para la agricultura, es necesario mejorar la eficiencia en su uso.

Se estudió la variabilidad genotípica de maíz de la Meseta P'urhépecha para eficiencia a P y las características radicales asociadas en etapa de floración. El experimento se realizó en campo, en condiciones de temporal, en las localidades de Charapan, Pichátaro, Erongarícuaro y Charahuén, Michoacán, utilizando fertilización fosfatada con una baja (BP, 25 kg ha<sup>-1</sup>) y alta disponibilidad (AP, 50 kg ha<sup>-1</sup>) de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>. Los genotipos de maíz difirieron en crecimiento vegetal, morfología radical y eficiencia a P, definida como el crecimiento sostenido en condiciones de baja disponibilidad de P. Los genotipos se agruparon en tres categorías de eficiencia con base en sus parámetros de crecimiento en BP y sus valores relativos al tratamiento de AP y en cuatro categorías de acuerdo al valor del índice de eficiencia a fósforo (IEF) en combinación con la respuesta en crecimiento en AP. En todas las localidades estudiadas, los genotipos eficientes, particularmente de maduración tardía, tuvieron una mayor producción de materia seca en la raíz y el vástago; una mayor asignación de materia seca a la raíz; raíces nodales de mayor número, longitud y ramificación de raíces laterales. El incremento en la longitud de raíces nodales y ramificación de las raíces laterales promovió un incremento del crecimiento vegetal en condiciones de baja disponibilidad de P. Estos resultados indican que, durante la etapa de floración, existe variabilidad genotípica para la eficiencia a P en el germoplasma de maíz de la Meseta P'urhépecha.

**Palabras clave:** *Zea mays* L., Andosol, crecimiento, eficiencia y respuesta a fósforo, suelos ácidos.

## ABSTRACT

The limited availability of phosphorus (P) in the soil limits plant growth and agricultural productivity, particularly in developing countries where access is restricted to fertilizer. Phosphate fertilizers, rock phosphate derivatives are used in intensive farming systems to overcome the deficiency of P in the soil and increase grain yield. Phosphate rock reserves, however, are non-renewable and finite resources; it is why to use sustainable and balanced P resources for agriculture, it is necessary to improve efficiency in the use of P.

Genotypic variability of maize for efficiency Plateau P'urhépecha P and radical characteristics associated in flowering stage was studied. The experiment was conducted in the field, under rainfed conditions in the towns of Charapan, Pichátaro, Erongarícuaro and Charahuen, Michoacan, using phosphorus fertilization with low (BP, 25 kg ha<sup>-1</sup>) and high availability (AP, 50 kg ha<sup>-1</sup>) of phosphorus (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> triple superphosphate). Corn genotypes differed in plant growth, root morphology and efficiency to P, defined as sustained growth in low availability of P. The genotypes were grouped into three categories based on their efficiency growth parameters and values BP concerning the treatment of AP and in four categories according to the index value of efficiency phosphorus (IEF) in combination with the growth response in AP. In all locations studied, efficient genotypes, particularly late maturing, had a higher dry matter production at the root and stem; increased allocation of dry matter to the root; more nodal roots of number, length and lateral root branching. The increase in the length of nodal roots and lateral roots branching promoted increased plant growth in low availability of P. These results indicate that during the flowering stage, genotypic variability exists for phosphorus efficiency germplasm corn P'urhépecha Plateau.

## 1. INTRODUCCIÓN

La escasa disponibilidad de fósforo (P) en el suelo limita el crecimiento vegetal y la productividad agrícola, particularmente en los países en desarrollo donde el acceso a los fertilizantes es restringido (Lynch, 2007). Los fertilizantes fosfatados, derivados principalmente de roca fosfórica, se utilizan en sistemas agrícolas intensivos para superar la deficiencia del P en el suelo e incrementar la producción mundial de alimentos y la soberanía alimentaria. Las reservas de roca fosfórica, sin embargo son recursos no renovables y finitos; por ello la preocupación de utilizar de forma sostenible y equilibrada los recursos de P para la agricultura y mejorar la eficiencia en la utilización de fertilizantes en los diferentes sistemas agrícolas (Van Kauwenbergh, 2010).

El Estado de Michoacán, particularmente la Subprovincia Neovolcánica P'urhépecha, constituye uno de los centros de mayor diversidad de maíz. En particular, las variedades nativas de la Meseta P'urhépecha están adaptadas a los ambientes de reducida fertilidad y poseen características que no son comunes en el germoplasma élite. En esta región, es común encontrar generaciones avanzadas de híbridos y sintéticos que han pasado por un proceso de adaptación, “criollización”, mediante el cual las variedades mejoradas están expuestas a la selección e hibridación con las variedades locales, a través del mejoramiento practicado por los agricultores. Las condiciones ambientales de esta región son adversas y los suelos son frágiles, de una menor capacidad productiva y un alto riesgo de degradación. En esta región es común que la reducida fertilidad del suelo limite la producción de maíz ( $< 1.5 \text{ kg ha}^{-1}$ ). Se estima que más del 20% de las tierras cultivables de esta región están afectadas por la acidez del suelo causada por la alta retención de fósforo.

La mayoría de los suelos encontrados en el Sistema Volcánico Transversal se derivan de materiales volcánicos (Aguilera, 1963) que cubren el 1.2% del territorio nacional (INEGI, 1999). Estos suelos, particularmente los de tipo Andosol,

representan un importante recurso para la agricultura de la región debido a su baja densidad aparente, alto contenido de materia orgánica, porosidad y capacidad de retención de agua que favorece el desarrollo de las raíces y el crecimiento (Nanzyo, 2002). A pesar de ello, la reducida disponibilidad de P ( $< 10 \text{ mg kg}^{-1}$  suelo) y su alta capacidad de retención ( $> 85\%$ ), debido a la alta composición mineral de óxidos de Fe y Al, es un factor limitante en la producción agrícola (Alcalá y *col.*, 2001). La sostenibilidad de los sistemas agrícolas de esta región requiere de enfoques innovadores que permitan utilizar las adaptaciones de las plantas para incrementar la eficiencia en la adquisición de P; desarrollar un germoplasma más eficiente en el uso P y sistemas de manejo de cultivos que aumenten su disponibilidad en el suelo y rendimiento. Los maíces nativos constituyen un valioso recurso genético para mejorar la eficiencia en la adquisición y/o utilización del P del suelo y/o del aplicado como fertilizante.

La configuración y distribución especial de las raíces en el suelo tiene un gran potencial en programas de mejoramiento genético para mejorar la eficiencia en la adquisición del P (EAF) en el suelo (Lynch, 2007). Los principales mecanismos involucrados en el incremento de la EAF incluyen un aumento de la relación raíz: vástago, el cambio en la arquitectura radical, el incremento de los pelos radicales, la asociación con hongos micorrícicos, el aumento en la expresión de los transportadores de alta afinidad, modificación en la rizósfera y la secreción de exudados orgánicos como fosfatasas, ácidos orgánicos (Ramaekers y *col.*, 2010; Richardson y *col.*, 2011) y ATP-asas en la membrana plasmática (Shen y *col.*, 2006).

En general, la investigación en este ámbito se ha realizado con variedades mejoradas derivadas de un reducido acervo de germoplasma y predominantemente adaptadas a una agricultura intensiva y ambientes óptimos (Kochian y *col.*, 2005). En contraste, las variedades tradicionales de maíz que se desarrollan en ambientes específicos o marginados con baja disponibilidad de nutrientes y representan una fuente importante de variación para la selección de variedades adaptadas a los agro-sistemas rurales (Newton y *col.*, 2010). En

particular, las variedades nativas de la Meseta P'urhépecha, Michoacán están adaptadas a los ambientes de reducida fertilidad y poseen características que no son comunes en el germoplasma élite (Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011).

En la selección de genotipos eficientes a P se han propuesto diferentes índices de eficiencia, como aquellos que incluyen el estudio de una sola característica de la planta o varias (Li y Gong, 2003). La selección de genotipos basados en un solo carácter de eficiencia puede involucrar la comparación directa del peso seco del vástago, el incremento de la relación raíz: vástago, la cantidad de P absorbido (Fageria y *col.*, 2008) o la arquitectura radical (Lynch, 2007). Otro criterio para evaluar la eficiencia a P y que considera la eficiencia en el uso del nutriente (adquisición y utilización de P) es aquel que estima el crecimiento o rendimiento relativo del cultivo obtenido en condiciones limitantes de P con respecto al crecimiento alcanzado en condiciones nutrimentales óptimas (Pan y *col.*, 2008; Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011). En este estudio, se adoptó este criterio para evaluar la variabilidad genotípica de maíz de la Meseta P'urhépecha para eficiencia a fósforo en diferentes condiciones agro-ecológicas, en etapa de floración.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1 Origen de suelos ácidos**

Los suelos ácidos se originan por la lixiviación natural de bases a causa de lluvias intensas y reemplazamiento por cationes como el  $H^+$ ,  $Mn^{2+}$  y  $Al^{3+}$  (Tamhane y *col.*, 1986). Asociado con la acidez, el origen del suelo del material ácido (granito), empleo de fertilizantes como sulfato y nitrato de amonio de reacción ácida, reemplazan los iones de calcio del complejo de intercambio por los iones amonio del sulfato. Otro factor que promueve la acidez en el suelo, es la descomposición de los residuos orgánicos por la acción microbológica y la nitrificación, los cuales forman ácidos que al liberarse buscan una base o  $CaCO_3$  libre o del complejo de intercambio (Tamhane y *col.*, 1986). La acidez del suelo también es el resultado de la acumulación excesiva de los iones hidrógeno ( $H^+$ ) sobre los iones oxidrilos ( $OH^-$ ) ya que los iones  $H^+$  se mantienen en asociación con el complejo coloidal de arcilla y materia orgánica (Campillo y Sadzawka, 2006). Aunado a lo anterior, aproximadamente 2 mil millones de hectáreas, a nivel mundial, se han deteriorado y/o transformado por las inadecuadas actividades agrícolas y ganaderas (Zapata y Roy, 2007). El incremento de la población humana y la continua degradación del suelo han promovido la búsqueda y expansión del área cultivable hacia suelos de menor fertilidad (Montaño y *col.*, 2001).

### **2.2 Problemas de acidificación del suelo**

La deficiencia de fósforo es el segundo factor limitante más importante de la producción en suelos ácidos y se estima que abarca 2 billones de hectáreas en el mundo (FAO, 2007). La acidificación de los suelos es un proceso dinámico que engloba la acción de factores edáficos, climáticos, biológicos y antropogénicos que se traducen en un incremento de la acidez natural del suelo (Campillo y Sadzawka, 2006). Se considera que los fenómenos naturales de declinación de la fertilidad y acidificación del suelo son acelerados con las prácticas agrícolas. La

agricultura intensiva, extractiva y sin reposición de bases, unido a la utilización masiva de fertilizantes de reacción ácida, ha agudizado y acelerado la manifestación de este fenómeno natural en los suelos (Campillo y Sadzawka, 2006).

Los suelos ácidos se encuentran mayormente en los trópicos y abarcan el 43% de la superficie total (3, 950 millones hectáreas) (Narro, 1999; Lafitte, 2001a). Estos suelos se caracterizan por presentar minerales en concentraciones tóxicas como el aluminio y manganeso, o bien deficiencias de fósforo, calcio y magnesio (Lafitte, 2001b). En la Figura 1 se muestran las principales regiones afectadas por la acidez del suelo, las cuales incluyen Asia con 28,682 km<sup>2</sup>, América con 20,541 km<sup>2</sup> y para África y Europa 11,545 km<sup>2</sup> y 6,806 km<sup>2</sup>, respectivamente. El fósforo fijado en los coloides del suelo (arcilla o humus) es una de las principales limitantes en la producción agrícola en suelos ácidos en el mundo. En general, Asia con 1,395 y América con 3,016 km<sup>2</sup> destacan por la superficie de suelos ácidos con la mayor cantidad de fósforo fijado y/o retenido en el suelo (FAO, 2007).

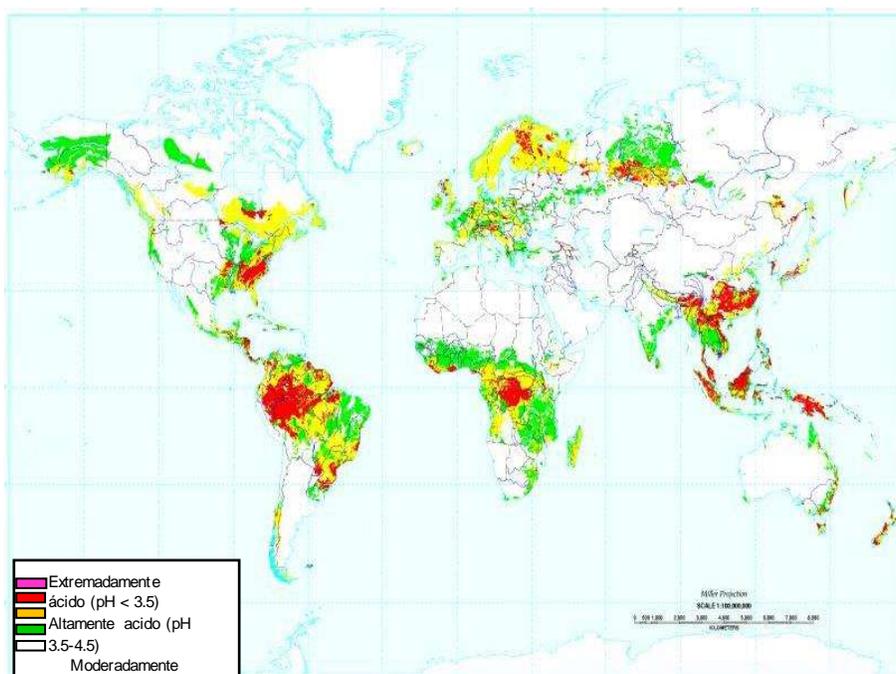


Figura 1. Distribución de suelos ácidos a nivel mundial.

La superficie total ocupada por suelos ácidos en México es de 13 millones 128, 300 ha, lo que representa el 6.7% del territorio nacional. Estos suelos se ubican principalmente en la zona intertropical, con abundante precipitación pluvial. Un total de 8 millones 373 ha (4.3%) de suelos ácidos corresponden a Andosoles, principalmente vítricos y se ubican en el eje Neovolcánico Transversal (Núñez, 1985; Alcalá y *col.*, 2001). Aproximadamente el 55% de las regiones productivas de maíz nacional se caracterizan por suelos deficientes de fósforo menores a 15 ppm, pH ácido (< 5.6) y alto contenido de  $Al^{3+}$  (> 35%), los cuales son críticos para el crecimiento de esta especie (Duque -Vargas y *col.*, 1994). Se estima que el 76% de los suelos tropicales de América Latina poseen niveles de P menores a 7 ppm; considerando que el cultivo de maíz requiere 15 ppm para su adecuado crecimiento vegetal (Narro, 1999).

### **2.2.1 Disponibilidad de fósforo en suelos ácidos y factores de retención**

El fósforo es uno de los tres elementos esenciales en la nutrición de las plantas y su deficiencia limita la productividad agrícola mundial (Simpson y *col.*, 2011). El fósforo en el suelo puede encontrarse en su forma orgánica e inorgánica, dependiendo de la naturaleza de los compuestos. En los primeros, uno o más hidrógenos dan origen a enlaces estéricos y el resto puede ser remplazado por cationes. Estos enlaces estéricos en el P orgánico, están clasificados en cinco clases de compuestos: fosfatos inositol (35%), fosfolípidos (1%), ácidos nucleicos, nucleótidos y carbohidratos fosfatados (5%-10%) y el porcentaje restante corresponde al 54% (Barker y Bryson, 2006; Mackey y Paytan, 2009; Rincón y Gutiérrez, 2012; George y Richardson, 2008). El 12.3% corresponde al P orgánico que está íntimamente relacionada con la fracción de humus y materia orgánica (Tisdale y *col.*, 1985).

El fósforo inorgánico corresponde al 87.7 % del P total presente en el suelo. La apatita es el grupo más abundante de P mineral que comprende la hidroxiapatita, fluoroapatita y cloroapatita (Mackey y Paytan, 2009; Shen y *col.*, 2011). El fósforo

forma compuestos débilmente solubles con cationes divalentes y monovalentes. El fósforo es absorbido por las plantas a partir de la solución suelo como aniones ortofosfato monovalente ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) y divalente ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ). El aporte de cada anión depende del pH de la solución del suelo (Tisdale y *col.*, 1985). A un pH cercano a la neutralidad (6-7), ambos aniones ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  y  $\text{HPO}_4^{2-}$ ) se encuentran en similar proporción del P total de la solución (Zapata y Roy, 2007).

La disponibilidad de P disminuye dependiendo del pH en el suelo, los óxidos de aluminio y de hierro, cantidad de arcilla y materia orgánica, temperatura y concentración de calcio en el suelo (Tisdale y *col.*, 1985). El pH del suelo juega un papel importante en la obtención de nutrimentos para las plantas. Se considera que un pH entre 6.5 y 7.5 es idóneo para la obtención de nutrimentos primarios (nitrógeno, fósforo y potasio) así como los secundarios (azufre, calcio y magnesio) en la mayoría de los cultivos (Tamhane y *col.*, 1986). Cualquier decremento en el pH (< a 6.5) provoca la retención de estos nutrimentos. En los suelos ácidos, es común que los procesos de adsorción (la adherencia del ion fosfato a la superficie de minerales de arcilla y óxidos de Fe y Al) limiten la movilidad y biodisponibilidad del fósforo en la solución del suelo (Mackey y Paytan, 2009; Shen y *col.*, 2011). Generalmente, la fuerte fijación de fosfato a óxidos de aluminio, hierro y calcio reducen la fertilidad del suelo (FAO, 2007). La aplicación de cal dolomítica [ $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ ] es un método para la remediación en suelos ácidos. Cuando se agrega cal al suelo húmedo, la solución del suelo se carga con iones de  $\text{Ca}^{2+}$  activos que cambian sus lugares con iones de  $\text{H}^+$  en el complejo de intercambio, aumentando la disponibilidad de los nutrimentos (Tamhane y *col.*, 1986).

### **2.2.2 Disponibilidad de fósforo en el suelo**

La concentración total de P en la mayoría de los suelos varía entre 100 a 1000 kg P  $\text{ha}^{-1}$  y va en decremento conforme aumenta la profundidad del suelo (Tisdale y *col.*, 1985; Simpson y *col.*, 2011). La disponibilidad de P en el suelo corresponde a una pequeña fracción del P total contenido en el mismo. Las raíces adquieren el P de la solución del suelo en forma de fosfato ( $\text{P}_i$ ), principalmente como  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$

(Vance y col., 2003). Sin embargo, la concentración en la solución del suelo, es menor a 10  $\mu\text{M}$  y el suministro de fosfato ( $\text{P}_i$ ) por difusión es limitado (Raghothama, 2005). La concentración de P requerida en la solución del suelo depende principalmente de la especie cultivada, del crecimiento y de los niveles de producción. Se ha indicado que la concentración de P en la solución del suelo es de 0.003 y 0.30% (Tisdale y col., 1985; Syers y col., 2008) y el P necesario para el crecimiento óptimo de la planta oscila entre 0.3-0.5% durante la etapa de crecimiento (Marschner, 1995).

### **2.2.3 Función del fósforo en la planta**

El fósforo es uno de los nutrientes esenciales requeridos para el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Marschner, 1995; Ryan y Rashid, 2007). Es característico encontrar el P en los siguientes porcentajes: ADN y ARN (0.044%), lípidos (0.03 %), en forma de ésteres (0.02 %) y (0.13 %) y como fósforo inorgánico (Sánchez, 2006). El fósforo es fundamental en la división celular ya que es un componente estructural de ácidos nucleicos (ADN y RNA), coenzimas, fosfolípidos y ácidos grasos (Cordell y White, 2014). El fósforo desempeña un papel importante en el aporte y transferencia de energía (AMP, ADP y ATP), respiración y fotosíntesis para la actividad metabólica celular. Su función y formación está directamente relacionada con el metabolismo energético de las células. La actividad de las ATP-asas interviene en la hidrólisis y transferencia de energía (Marschner, 1995; Mackey y Paytan y col., 2009). Por otro lado, el P agiliza la formación y crecimiento de las raíces, estimula la formación de los frutos y semillas durante las etapas reproductivas y es el regulador principal de los ciclos vitales de las plantas (Zapata y Roy, 2007).

Estudios realizados en cebada (*Hordeum vulgare* L.), yuca (*Manihot esculentum* Crantz), garbanzo (*Cicer arietinum* L.) y maíz (*Zea mays* L.) señalan que para un adecuado desarrollo en la planta, la composición estimada de P en el tejido vegetal debe oscilar de 0.2 a 0.3 %. Considerando como deficiencia de P rangos

menores a 0.15% (Sánchez, 2006). Las plantas con deficiencias de P presentan reducción de la expansión foliar, disminuyen la eficiencia fotosintética y respiratoria y las hojas generalmente presentan hojas de color verde oscuro (alta concentración de clorofila) y rojizo (aumento de la formación de antocianinas) (Marschner, 1993; Zapata y Roy, 2007). La deficiencia de P se manifiesta en la reducción en el crecimiento de las raíces nodales y aumento en la longitud de éstas. La deficiencia de P disminuye el flujo de agua, transporte de nutrientes y retrasa la madurez y producción de frutos y semillas (Zapata y Roy, 2007).

### **2.3 Eficiencia en el uso de fósforo**

La eficiencia en el uso de fósforo (EUF) se define como el crecimiento y/o rendimiento obtenido por unidad de nutriente del suelo o del fertilizante aplicado y es el producto de la eficiencia en la adquisición (EAF) P total en la planta por unidad de nutriente suministrado) y utilización de P (EUtF; el rendimiento del cultivo por unidad de P absorbido) (Wang y *col.*, 2010). Una mayor EUF puede obtenerse mediante estrategias que mejoren la exploración, adquisición y removilización del fósforo del suelo (Simpson y *col.*, 2011). Los principales mecanismos involucrados en el incremento de EAF incluyen un aumento de la relación raíz: vástago, el cambio en la arquitectura radical, el incremento de los pelos radicales, la asociación con hongos micorrícicos, el aumento en la expresión de los transportadores de alta afinidad, modificación en la rizósfera y la secreción de exudados orgánicos como fosfatasas y ácidos orgánicos (Ramaekers y *col.*, 2010; Richardson y *col.*, 2011).

Una mayor EUF puede obtenerse mediante estrategias que mejoren la solubilización del P de fuentes poco disponibles (lábil) mediante exudados de la raíz y la eficiencia en la utilización interna de P para incrementar el rendimiento por unidad P absorbido (Simpson y *col.*, 2011). La variación intra-específica en la EUtF es el resultado de la reducción de la concentración de  $P_i$  en las vacuolas, el incremento en la movilización de P de tejidos metabólicamente inactivos y la reducción de P de la semilla (Richardson y *col.*, 2011). Debido a la relativa

inmovilidad y heterogeneidad en la distribución del P en el suelo, las estrategias de cosecha y absorción de P de fuentes moderadamente lábiles son las más promisorias para incrementar la EUF (Lynch, 2007).

## **2.4 Mecanismos adaptativos de adquisición de fósforo en suelos ácidos**

Las plantas han desarrollado diferentes estrategias fisiológicas y morfológicas para adaptarse a la reducida disponibilidad de fósforo (P) (Vance y col., 2003). Dentro de las estrategias destaca la exudación de ácidos carboxílicos (citrato y malato) que liberan agentes quelantes para eliminar la toxicidad del aluminio soluble y favorecen la solubilidad de fosfatos de calcio. El incremento en la actividad de la fosfatasa ácida, resultado de la reacción enzimática de las fosfatasas, también cataliza la hidrólisis de ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Portilla y col., 1998., Lynch y Brown, 2008).

### **2.4.1 Fosfatasas**

Las fosfatasas son exudados de las raíces que catalizan la hidrólisis de ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Portilla y col., 1998). La actividad y producción de las fosfatasas liberadas en las zonas apicales de las raíces incrementan con la disminución del P-orgánico y favorecen la acumulación de la concentración de los aniones ortofosfato monovalente ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) y divalente ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) cuando el fósforo es limitante para el crecimiento vegetal (Cruz-Flores y col., 2007). Las fosfatasas en el suelo mantienen la capacidad hidrolítica sobre enlaces éster-fosfato de los compuestos orgánicos gracias a su estabilización con coloides minerales y complejos húmicos (Rao y col., 1996). La mayor actividad de las fosfatasas ácidas se encuentra en la capa superior del suelo y disminuye con la profundidad de las raíces (Rao y col., 1996). La fosfatasa ácida se encuentra involucrada en el transporte del P-inorgánico, en la conversión de las formas orgánicas a inorgánicas y en la adquisición de P desde la rizósfera (Cruz-Flores y col., 2007).

### **2.4.2 Variación en la relación alométrica**

En las plantas, el crecimiento del vástago está fuertemente ligado al desarrollo del sistema radical, ya que le proporciona los nutrientes necesarios para su adecuado crecimiento (Jeschke y col., 1997). Una respuesta común de las plantas ante una reducida disponibilidad de P es la de incrementar la asignación de biomasa a la raíz para mantener un continuo crecimiento (Nielsen y col., 2001; Lynch, 2007). El incremento de la relación raíz: vástago es de suma importancia para adquirir el P, pero también puede reducir las tasas de crecimiento mediante la desviación de carbono para la producción de tejidos fotosintéticos (Lynch, 2007). Estudios en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) demostraron que los genotipos eficientes al estrés de P incrementaron la biomasa radical con una menor tasa respiratoria contrario a lo ocurrido en los genotipos ineficientes (Nielsen y col., 2001). Las variedades nativas de maíz (*Zea mays* L.) de la Región P'urhépecha, desarrollan un sistema radical más eficiente para adquirir el P en condiciones limitantes de fertilidad en el suelo sin afectar el crecimiento aéreo de la planta (Bayuelo-Jiménez y col., 2011). Este mecanismo es de suma importancia en la supervivencia en la planta ya que se asocia con la habilidad de las raíces para explorar el suelo a un menor costo metabólico (Lynch y Ho, 2005; Zhu y col., 2005b; Lynch y Brown, 2008).

### **2.4.3 Exploración del fósforo en el suelo: modificación en la arquitectura radical**

El fósforo es relativamente inmóvil en el suelo y se mueve principalmente por difusión (Vance y col., 2003). La distribución y disponibilidad de fósforo es heterogénea en la mayoría de los suelos. En general, la disponibilidad de P es mayor en los horizontes superficiales y va disminuyendo con la profundidad debido a la heterogeneidad espacial del pH, la actividad microbiana y la temperatura. La movilización y absorción de fósforo por la raíz crea zonas de agotamiento de fósforo que varían considerablemente en escala de milímetros (Gahoonia y Nielsen, 2003; Gahoonia y Nielsen, 2004). Como resultado de este agotamiento, la

adquisición de P es dependiente de un crecimiento continuo de las raíces y de la exploración de nuevos dominios en el suelo en donde el P aún no ha sido agotado (Vance y col., 2003). Debido a que la capa superior del suelo es generalmente el estrato de mayor disponibilidad de P, la adaptación a la reducida disponibilidad de P en el suelo está asociada con la variación en la exploración del suelo a través de la modificación de la morfología y arquitectura radical (Gahoonia y Nielsen, 2003; Lynch y Brown, 2008).

Las características de la arquitectura radical asociadas con el incremento en la adquisición de P en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) y maíz (*Zea mays* L.) (Zhu y Lynch, 2004) comprenden el desarrollo de raíces basales superficiales, incremento en la longitud de raíces nodales y mayor dispersión de las raíces laterales (Zhu y Lynch, 2004; Lynch y Brown, 2008). Particularmente, las raíces nodales poseen enormes ventajas sobre las raíces basales ya que estas se originan en el hipocótilo y pueden dispersarse rápidamente en las capas superficiales del suelo, reduciendo la competencia intra-radical (Miller y col., 2003). El costo metabólico en la exploración de nuevos dominios de P es significativamente menor en las raíces nodales puesto en el horizonte superficial se encuentra la mayor disponibilidad. Experimentos en laboratorio y campo con frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), maíz (*Zea mayz* L.) y soya (*Glycine max*) demuestran que los genotipos que desarrollan raíces cercanas a la superficie, exploran una mayor superficie y adquieren el P más eficientemente que aquellos genotipos con sistemas radicales profundos y con una menor inversión metabólica (Lynch y Brown, 2005). Asimismo, el desarrollo de un mayor número y longitud de raíces basales (dicotiledóneas) e incremento de la longitud de las raíces seminales y la longitud en las raíces laterales (monocotiledóneas) son características importantes en la exploración y adquisición de P de la superficie del suelo (Zhu y col., 2006).

Recientemente, se descubrió que las variedades de maíz de la región Centro Occidente de México son más eficientes en la adquisición de P y más productivas en suelos ácidos (Bayuelo-Jiménez y col. 2011). En etapa vegetativa, los

genotipos más eficientes presentan un mayor crecimiento de la raíz; raíces axilares más superficiales (seminales y nodales) y ramificadas (más raíces laterales) y producen pelos radicales más largos o densos, los cuales incrementan la superficie de absorción de P en la superficie del suelo (10-20 cm) que los genotipos ineficientes en condiciones de inadecuado disponibilidad de P en el suelo (Bayuelo-Jiménez y col., 2012; Bayuelo-Jiménez y col., 2011; Magdaleno-Armas, 2010; Pérez-Decelis, 2010). Otros genotipos eficientes incrementan la absorción de P por unidad de peso radical o longitud, mantienen una alta actividad metabólica con una reducida concentración de P en el tejido y producen mayor rendimiento de grano por unidad de P absorbido; es decir exhiben una mayor utilización interna del fósforo (Bayuelo-Jiménez y col., 2013).

Un beneficio adicional para las razas de maíz de esta región es que el aumento en la eficiencia en el uso de P está relacionado con una mayor eficiencia en la utilización interna del mismo durante la fase reproductiva. La mayor eficiencia en el uso de P (rendimiento de grano ~ 3.5 y 4 ton ha<sup>-1</sup>) está relacionada con una mejor distribución de la materia seca dentro de la planta (índice de cosecha ~ 43 a 48%) y una menor asignación de P al grano (0.23 a 0.46 g kg<sup>-1</sup>) (Bayuelo-Jiménez y Ochoa-Cadavid, 2014).

#### **2.4.4 Asociaciones micorrícicas**

Desde un punto de vista de interés agronómico y forestal, las micorrizas son importantes en la adquisición de fósforo (Torres-Aquino, 2003) debido al incremento de la superficie de absorción por las raíces micorrizadas y la solubilización a través de la excreción de ácidos orgánicos en el suelo (Shenoy y Kalagudi, 2005). Sin embargo, estudios realizados en maíz (*Zea mays* L.) y frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), señalan que los cambios en la arquitectura de la raíz son los que regulan dicha adquisición, refutando así la contribución de las micorrizas en la adquisición de P (Nielsen y col., 1998; Gahoonia y Nielsen, 2003). Lo anterior se debe principalmente a que los genotipos eficientes a la baja

disponibilidad de P no obtienen beneficios de la micorriza debido a la elevada demanda de C del simbionte fúngico (Lynch y Ho, 2005; Zhu y Lynch, 2005 a).

#### **2.4.5 Reducción de costos metabólicos**

La reducción en la inversión metabólica para la producción y mantenimiento de raíces eficientes (pelos radicales) en la adquisición de P es otro mecanismo adaptativo en dicotiledóneas (Gahoonia y Nielsen, 2003; Lynch y Brown, 2008). Los pelos radicales mejoran la adquisición de P al disminuir el costo de carbono por unidad de P adquirido (Vance y col., 2003; Zhu y Lynch, 2004) e incrementan el crecimiento radical con una disminución de la tasa respiratoria (Lynch y Brown, 2008). El desarrollo de aerénquima en raíces nodales y seminales es otro mecanismo que reduce los costos metabólicos en la exploración de fósforo del suelo (Lynch y Ho, 2005; Lynch, 2007; Lynch y Brown, 2008). El aerénquima es un tejido vegetal parenquimatoso con grandes espacios intercelulares llenos de aire que facilitan la aireación en raíces y tallos (Salisbury y Ross, 1994b). El aerénquima se desarrolla cuando las plantas están sometidas a condiciones de hipoxia y permite una mayor difusión del oxígeno entre órganos. El aerénquima reduce el costo de carbono para el mantenimiento de la respiración mediante la sustitución de las células corticales con espacio aéreo y aumenta el fósforo liberado por las células corticales senescentes (Vance y col., 2003). Asimismo, la formación de aerénquima puede ser inducida por la disponibilidad sub-óptima de nutrientes tal como se observó en raíces de maíz (*Zea mays* L.), frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) y arroz (*Oriza sativa*) (Fan y col., 2003; Lynch y Brown, 2006) bajo estrés de fósforo.

#### **2.4.6 Pelos radicales**

El incremento en el desarrollo de raíces laterales por efecto de la deficiencia de P en el suelo conduce invariablemente a la proliferación e incremento de la longitud y densidad de pelos radicales (Lynch y Brown, 2006). Los pelos radicales son profusiones sub-celulares de las células epidérmicas de la raíz especializadas en

la absorción de nutrientes relativamente inmóviles como el P que asisten en la dispersión de exudados hacia la rizósfera para incrementar la disponibilidad de este nutriente (Jungk, 2001). La formación de pelos radicales está regulado por la disponibilidad de P en el suelo (Gilroy y Jones, 2000). Las evidencias señalan que la deficiencia de P incrementa la longitud de pelos radicales en trébol (*Trifolium repens* L.) (Caradus, 1981), frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) (Yan y col., 2004), cacahuete (*Arachys hipogaea* L.) (Gahoonia y col., 2006), lenteja (*Lens culinaris* L.) (Wissuwa y Ae, 2001), trigo (*Triticum aestivum* L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.) (Gahoonia y col., 1997) y maíz (*Zea mays* L.) (Zhu, 2003, Yan y col., 2004).

La variación genética intra e inter-específica para la densidad y longitud de los pelos radicales está correlacionada con la adquisición de dicho nutriente (Gahoonia y col., 2006). Estudios genéticos realizados en raíces de maíz bajo deficiencia de P, demostraron que existe una alta heredabilidad en la formación de pelos radicales en raíces seminales (Zhu y col., 2006), los cuales se relacionan con una mayor eficiencia en la adquisición de fósforo (Zhu y col., 2005b). Además, la formación de pelos radicales estuvo involucrada en el transporte de nutrientes (K, P, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo) en lenteja (*Lens culinaris* L.) (Gahoonia y col., 2006). Variaciones similares se han observado en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) (Liao y col., 2004; Yan y col., 2004), cacahuete (*Arachis hipogaea* L.) (Wissuwa y Ae, 2001), maíz (*Zea mays* L.) (Mano y col., 2005; Zhu y col., 2005b), arroz (*Oriza sativa*) (Price y Tomos, 1997; Kamoshita y col., 2002) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) (Gahoonia y Nielsen, 2004). Se evidencian diferencias genotípicas en la formación de pelos radicales y transporte de P en raíces de cacahuete (*Arachis hipogaea* L.) (Wissuwa y Ae, 2001), en chícharo (*Vigna unguiculata*) (Krasilnikoff y col., 2003).

## 2.5 El maíz

### 2.5.1 Clasificación y características botánicas de *Zea mays* L.

Familia: *Gramineae*

Subfamilia: *Panicoide*

Tribu: *Andropogoneae*

Género: *Zea*

Sección: *Zea mays* L.

ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis

Raza *Chalco* Wilkes

Raza *Mesa central* Wilkes

Raza *Nobogame* Wilkes

ssp. *Parviglumis* Iltis & Doebley

ssp. *Huehuetenangensis* (Iltis & Doebley) Doebley

ssp. *mays*

El cultivo de maíz es de régimen anual. Su ciclo vegetativo oscila entre 80 y 200 d desde la siembra hasta la cosecha (Parsons, 1983). La altura de la planta oscila de los 40 a 60 cm de altura hasta 2 a 3 m. El tallo es leñoso y cilíndrico y consiste de cuatro estructuras básicas: los entrenudos, las hojas y la yema o meristemo apical, que colectivamente son conocidas como el fitómero y el número de los nudos varía de 8 a 25, con un promedio de 16. La vaina de la hoja forma un cilindro alrededor del entrenudo, pero con los extremos desunidos. Su color usual es verde pero se pueden encontrar hojas rayadas de blanco y verde o verde y púrpura. El número de hojas por planta varía entre 8 y 25 (Jeglay, 2006).

El maíz es una planta monoica, es decir, tiene flores masculinas y femeninas en la misma planta. Las flores son estaminadas o pistiladas. Las flores estaminadas o masculinas están representadas por la espiga. Las pistiladas o femeninas son las mazorcas (Paliwall, 2001). El polen de maíz es una estructura tri-nuclear; tiene

una célula vegetativa, dos gametos masculinos y numerosos granos de almidón; su gruesa pared tiene dos capas, la exina y la intina que es bastante resistente (Jeglay, 2006). El grano del maíz es un cariópse. La pared del pericarpio está fundida con la testa de la semilla y ambas están combinadas conjuntamente para conformar la pared del fruto (Paliwall, 2001). La organización de las semillas de la Familia Gramineae es distinta de otras familias de monocotiledóneas puesto que las plantas presentan condiciones específicas en la estructura de la semilla de maíz como son capa de la aleurona, endospermo, nudo escutelar, nudo coleoptilar y mesocotilo o coleorriza (Paliwall, 2001).

### **2.5.2 Producción de maíz**

En México, se estima que alrededor de 5.3 y 5.4 millones de productores están relacionados directamente con el cultivo de maíz y el 49.6 % de personas dependen de su producción para su subsistencia (SAGARPA, 2012). México es el centro de origen del maíz y posee una diversidad genética única e insustituible en sus variedades, conocidas también como razas locales (Nadal y Wise, 2003).

El maíz es el cultivo agrícola más importante de México, desde el punto de vista alimentario, industrial, político y social (SIAP, 2014). En México, la producción más importante de maíz son el blanco y amarillo con un rendimiento de 3.3 y 17.5 ton ha<sup>-1</sup>, respectivamente (SIAP, 2014). Los principales estados productores de maíz blanco son Sinaloa, Jalisco, Michoacán, Chiapas y Guerrero, los cuales aportan el 15, 14, 8, 5 y 5 % de la producción nacional, mientras que el Estado de México y Guanajuato aportan el 6 % (SIAP, 2014). En cuanto a la producción de maíz amarillo, Chihuahua (7 %), Jalisco (48 %), Zacatecas (15 %) y Durango (7%) contribuyen con el 78 % de la producción total (SIAP, 2014).

### **2.5.3 Razas de maíz en Michoacán y su importancia agrícola**

La mayor parte de la producción de maíz del país proviene de razas locales tradicionales, cultivadas por pequeños agricultores. Este tipo de conservación de

los recursos genéticos del maíz se considera esencial para la seguridad alimentaria a largo plazo, dado que funciona como la base de la reproducción de cultivos (Nadal y Wise, 2003).

El Estado de Michoacán es el cuarto estado productor más importantes de maíz en el país y uno de los más diversos en variedades tradicionales (Aguirre y Bárcenas, 2005). La Meseta P'urhépecha está ubicada dentro de la zona de domesticación y diversificación del maíz y se ha observado el desarrollo de un sistema de variedades por parte de los agricultores que tolera regímenes térmicos de la propia región, la cual presenta múltiples nichos ecológicos (Gil y col., 1995). La Meseta P'urhépecha es una región caracterizada por una gran diversidad de microclimas con altitudes que oscilan de 1000 a 2800 m, clima sub-húmedo y alta precipitación y humedad relativa (Muñoz, 2003). Las razas más distintivas del Estado de Michoacán son Palomero toluqueño, Cónico, Elotes cónicos, Charqueño, Pepitilla y P'urhépecha (Miranda, 2003). El rango altitudinal de estas razas varía de los 2200 a los 2800 msnm. Estas razas son menos sensibles a cambios relacionados con la altitud que los tipos más modernos. Dentro de las características propias de estos maíces se encuentra una excelente emergencia y crecimiento en condiciones de frío, resistencia a la sequía y mayor tolerancia a las granizadas, así como mediana o alta resistencia al hongo de tipo roya (*Puccinia sorghi* Schwein) que crecen sobre las hojas del maíz (*Zea mays* L.) (Muñoz, 2003). Los maíces criollos son los materiales más adaptados y de mayor rendimiento en esta región (Muñoz, 2003). Estas razas poseen adaptaciones a la escasa fertilidad del suelo en rangos de pH de 4.9 a 6.4 en el suelo. Aunque estos suelos exhiben una baja productividad por su reducido nivel nutrimental, las razas criollas han desarrollado características adaptativas que le confieren un mejor uso y absorción de fósforo en la solución del suelo (Bayuelo-Jiménez y col. 2011). Particularmente, destaca el desarrollo de raíces axilares (seminales y nodales) más largas y ramificadas que incrementan la superficie de absorción del P del suelo.

#### **2.5.4 Requerimientos edafo-climáticos del cultivo de maíz**

El maíz requiere de 500 a 700 mm de precipitación a lo largo del ciclo de cultivo (Paliwal, 2001). Corral y colaboradores (2008), mencionan que las razas de maíz en México se desarrollan en un rango de 400 a 3555 mm de precipitación. Se siembra a una profundidad de 5 a 8 cm en condiciones de humedad (500-700 mm) y la emergencia ocurre entre los cuatro o cinco días después de la siembra (Paliwall, 2001). El maíz es una planta C<sub>4</sub>, lo cual le proporciona el beneficio de la continua respuesta al incremento de la radiación con bajos niveles de fotorespiración. La tasa máxima de fotosíntesis en el maíz tropical se encuentra entre los 20° C a 40° C y a temperaturas fuera del rango de adaptación (< 15° C > 44° C) se reduce la tasa fotosintética (Lafitte, 2001a., Paliwall, 2001). Las razas de México se desarrollan a una temperatura media anual de 12 a 29°C (Corral y col., 2008). El maíz es considerado como una especie susceptible a suelos ácidos pero incluye cultivares tolerantes a un pH 6 y 7.5 (Marschner, 1995).

#### **2.5.5 Ciclo de madurez del maíz**

La velocidad de desarrollo y la duración de las fases de crecimiento del maíz *Zea mays* L.), se relacionan con las condiciones térmicas y de madurez (Lafitte, 2001a). En cuanto a la clasificación de los mega-ambientes del maíz, se han incluido algunas características para su clasificación tales como la clase de madurez (tardía 110-130 días, intermedia 100-110 días y temprana 90-100 días), disponibilidad de humedad (500-700 mm); textura del grano preferido por los agricultores y los consumidores (duro o harinoso), el color del grano (blanco, amarillo, azul, rojo), adaptación a la escasez de nutrientes, resistencia o tolerancia del germoplasma a enfermedades (Paliwall, 2001). En etapa de emergencia, los elevados requerimientos nutrimentales y agua hacen que cualquier deficiencia del funcionamiento sea particularmente determinante en la velocidad de crecimiento y el período de exploración de nutrientes (Paliwall, 2001).

### **2.5.6 Requerimientos nutricionales en maíz**

Los requerimientos nutricionales de los cultivos varían a lo largo del ciclo dependiendo de la tasa de crecimiento, composición de nuevos tejidos, abastecimiento de agua, nutrientes, competencia entre plantas y la especie (INFOPOS, 2009). Dentro de los requerimientos nutrimentales de maíz se encuentran los macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S) y micronutrientes (Fe, Mn, Zn, Co, B, Mo, Cl, Ni) (Bidwell, 2002). El nitrógeno, fósforo y potasio son macronutrientes esenciales, debido su importancia en el ciclo de vida, metabolismo vegetal, ya que son escasamente disponibles, insustituibles e imprescindibles para el funcionamiento vegetal (Bidwell, 2002). La mayor parte del P se convierte en formas orgánicas cuando entra en la raíz o cuando es transportado por el xilema hasta el tallo o las hojas (Salisbury y Ross, 1994a). El porcentaje de la composición estimada de N, P, K en tejidos de la planta de maíz es de 2.0, 0.25 y 1.26 en hojas; en tallo 0.7, 0.11 y 1.2 y en grano de 1.5, 0.30 y 0.35, respectivamente (Wardyn y Russell, 2004).

### **2.5.7 Morfología del sistema radical de maíz (*Zea mays* L.)**

La principal función las raíces es la absorción de nutrimentos y agua a través de la ramificación de sus raíces, además de mantener la planta erecta y evitar el acame en condiciones normales (Bidwell, 2002). El maíz forma un complejo sistema radical comprendiendo un sistema embriónico y post-embriónico. El sistema radical embriónico consiste de una raíz primaria y un número variable de raíces seminales que emergen a partir de la semilla y las post-embriónicas que emergen hacia la parte del vástago en nudos consecutivos divididas en las raíces de la corona (subterráneas) compuesta por raíces nodales, basales y laterales; y las llamadas raíces de anclaje que emergen por encima del suelo (Hochholdinger y *col.*, 2004). En contraste con la raíz primaria de algunas angiospermas que son formadas exógenamente, en maíz, la raíz primaria y las raíces seminales que emergen del nudo escutelar son formadas endógenamente, es decir dentro del embrión. Los tejidos dañados durante la emergencia de la raíz primaria forman la

coleorriza que rodea la raíz (Hochholdinger y col., 2004). La diferenciación de raíces seminales ocurre cuando las raíces seminales emergen y penetran el suelo. El número de raíces seminales por semillas varía entre 3 y 7 (Hochholdinger y col., 2004). La raíz primaria y raíces seminales pueden ser persistentes y remanentes funcionales durante todo el ciclo de vida del maíz (Hochholdinger y col., 2004).

La descripción tradicional de la morfología de maíz distingue entre el desarrollo embrionario y post-embrionario. Resultados recientes sugieren que el desarrollo de raíces post-embrionarias es subdividido en una fase precoz y una tardía y ambas fases reguladas por diferentes genes (Hochholdinger y col., 2004). Durante las primeras dos semanas de desarrollo embrionario, las raíces principal y seminal comprenden la mayor parte de la reserva del sistema radical en la semilla (Zhu y col., 2006). Las raíces tardías post-embrionarias del vástago se vuelven dominantes y forman la principal columna vertebral del sistema radical de maíz. El desarrollo de las raíces precoces post-embrionarias está caracterizada por dos tipos de raíces: las raíces laterales que emergen de la raíz principal y raíces seminales de 6-7d después de la formación de la raíz principal y nacimiento del vástago. Las raíces de la corona (nodal y lateral) forman el nudo coleoptilar a los 10-14 d después de la germinación. Las raíces laterales tienen una fuerte influencia en la arquitectura radical, siendo estas responsables del transporte de la mayor parte de agua y nutrientes en la planta, debido a su capacidad de ramificación que conduce las raíces laterales de segundo y tercer orden (Hochholdinger y col., 2004).

### **3. HIPÓTESIS**

En condiciones de una reducida disponibilidad de fósforo en el suelo, los genotipos eficientes de maíz (*Zea mays* L.) modifican la arquitectura radical y las relación alométrica entre la raíz y el vástago para incrementar la eficiencia en la adquisición del recurso y su crecimiento vegetal.

### **4. OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la variabilidad genotípica de la eficiencia a fósforo en maíz nativo de la Meseta P'uhrépecha durante la etapa de floración, en diferentes condiciones agroecológicas y dosis de fertilización fosfatada.

#### **4.1 OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Evaluar el crecimiento, la morfología y arquitectura radical de 27 genotipos de maíz de contrastante eficiencia a fósforo, en diferentes condiciones agroecológicas y dosis de fertilización fosforada.
2. Estimar el índice de eficiencia y respuesta a fósforo del maíz con base a caracteres de crecimiento y eficiencia en la adquisición de fósforo, en diferentes condiciones agroecológicas y dosis de fertilización fosforada.
3. Evaluar la relación alométrica entre el peso seco de la raíz y el vástago en diferentes condiciones agroecológicas.
4. Evaluar la contribución de la arquitectura radical (raíces nodales) en el crecimiento y la adquisición de fósforo en diferentes condiciones agroecológicas.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la Región P'urhépecha en el Eje Neovolcánico Transversal. La topografía de esta región es heterogénea, dando lugar a una diversidad de microclimas. La altitud varía de 1000 a 2800 m. La región está caracterizada por un clima sub-húmedo templado con lluvias en verano y una precipitación media anual de 600 a 1200 mm (Alcalá y col., 2001). Se realizaron cuatro experimentos con dos niveles de fertilización fosforada en condiciones de temporal durante el ciclo de crecimiento 2014. Las parcelas experimentales se ubicaron en las localidades de Charapan ( $19^{\circ} 39' 13''$  N y  $101^{\circ} 54' 57''$  O), Erongaricuaró ( $19^{\circ} 35' 17''$  N y  $101^{\circ} 43' 16''$  O), Pichátaro ( $19^{\circ} 34' 36''$  N y  $101^{\circ} 43' 53''$  O) y Charahuén ( $19^{\circ} 31' 12''$  N y  $101^{\circ} 42' 8.7''$  O), en Michoacán. El clima es del tipo templado sub-húmedo con lluvias en verano [C (w2) (w)], con una temperatura media anual de  $20^{\circ}$  C y altura sobre el nivel del mar de 2260 a 2414 m (Muñoz, 2003).

### 5.2 Propiedades del suelo

El suelo está clasificado como un Andisol vítrico (Soil Survey Staff, 1999). Este suelo se caracteriza por una alta retención de agua, buena permeabilidad y alta materia orgánica. El pH varía de 4.9 a 6.9 con una alta capacidad de intercambio catiónico ( $12\text{--}75$  cmol  $\text{kg}^{-1}$ ) y una baja saturación de bases (<50%). El fósforo está fuertemente retenido y en algunas áreas esta retención alcanza hasta el 85% (Alcalá y col., 2001). Las muestras de suelo se colectaron a una profundidad de 20 cm antes de aplicar la dosis de fertilización. El pH, N disponible, potasio, calcio, magnesio y materia orgánica se determinó de acuerdo a los métodos de la SEMARNAT (2003). El fósforo disponible se analizó por el método de Bray y Kurtz (1945). Los resultados se resumen en el Cuadro 1.

### **5.3 Fertilización y control de plagas**

Los experimentos se implementaron de acuerdo a un diseño completo de bloques al azar con un arreglo de tratamientos de parcelas divididas y cuatro repeticiones, donde el nivel de fósforo fue la parcela principal y los genotipos las sub-parcelas. Cada unidad experimental consistió de dos surcos de 5 m de longitud por genotipo. Las semillas se sembraron a una profundidad de 6 cm y a una distancia de 25 cm entre cada planta y a 80 cm de distancia entre cada surco. Los experimentos se condujeron en un suelo deficiente de fósforo, no fertilizado en dos estaciones previas al establecimiento del presente experimento. Los tratamientos de bajo (BP) y alto (AP) P consistieron de 25 kg ha<sup>-1</sup> y 50 kg ha<sup>-1</sup> de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>. Se incluyeron 4 repeticiones por genotipo y nivel de fósforo. A todas las unidades experimentales se les aplicó una dosis de 60 kg N ha<sup>-1</sup> en forma de urea a la siembra y 60 kg N ha<sup>-1</sup> 42 días después de la siembra. La siembra se realizó el 10 de abril en Charapan, 29 de abril en Pichátaro, 10 de junio en Erongaricuaró y 12 de junio en Charahuén. La alta precipitación y humedad favoreció el crecimiento de arvenses, las cuales fueron controladas con bromoxynil (3,5-dibromo-4-hydroxy-benzonitrile) a 1 L ha<sup>-1</sup> aplicado diez días después de su aparición y de la escarda.

### **5.4 Material vegetal**

Con base a estudios previos en la región (Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011; Bayuelo y Ochoa-Cadavid, 2014), se eligieron 25 variedades nativas de maíz y dos testigos; un criollo de la región de estudio y una variedad comercial (cv Ocelote) (Cuadro 2). Todas las variedades nativas, excepto los testigos se han utilizado en el Programa de Mejoramiento de Maíces Criollos del INIFAP-Uruapan. Las variedades de maíz estuvieron representadas por genotipos de maduración precoz (75-85 d), intermedia (85-95 d) y tardía (95-110 d), así como cuatro grupos de mejoramiento: criollos (C), criollos mejorados (CM), Híbridos x criollos (HxC) y Sintéticos (S). Los criollos en generaciones avanzadas representan líneas de mejoramiento provenientes de materiales criollos, los cuales fueron colectados en suelos ácidos

de la Región P'urhépecha y cruzados con generaciones avanzadas de híbridos comerciales.

### **5.5 Evaluación de la arquitectura radical**

La evaluación de la arquitectura radical se realizó durante la etapa fenológica VT, es decir al inicio de la floración masculina [precoz (75-85 d), intermedia (85-95 d) y tardía (109-120 d)]. Para ello, se muestrearon 4 plantas por variedad y nivel de fósforo a 50 cm de profundidad y 60 cm de la base del vástago con la finalidad de extraer la totalidad del sistema radical. De cada planta, se separó la corona (región de raíces nodales) y se lavó con jabón libre de fosfatos para remover el suelo; las raíces se guardaron en bolsas de papel para su posterior evaluación en laboratorio. El sistema radical se caracteriza por cuatro tipos de raíces: la raíz principal, raíces seminales que emergen del nudo escutelar, raíces nodales y raíces laterales (Hochholdinger y col., 2004). De esta tipología, se evaluaron 6 características para las raíces nodales: número, longitud, diámetro, ángulo y patrón de ramificación (número de raíces laterales). A cada característica se le asignó valores del 1 al 9. El número uno designa ángulos someros de 10° y menor densidad de raíces laterales (0.5 cm<sup>-1</sup>). El número 9 indica un ángulo de la raíz de 90° y una mayor densidad de raíces laterales (7 cm<sup>-1</sup>) (Trachsel y col., 2010).

### **5.6 Estimación de la acumulación de materia seca de la planta**

En la etapa fenológica VT se muestrearon cuatro plantas por nivel de P. De cada planta se separó la raíz, tallo + hojas (vástago) y espiga. Debido al tamaño que alcanzaron las plantas en dicha etapa, el vástago se deshidrató durante dos semanas a temperatura ambiente. Posteriormente, se secó en una estufa (Felisa-Horno) de aire forzado a 65°C durante 72 h. Una vez deshidratadas las muestras, se midió el peso seco de raíz (PSR), vástago (PSV) y espiga (PSE). También se calculó el peso seco total y la relación raíz: vástago. Los valores relativos de estos parámetros, fueron calculados de los valores absolutos en BP con respecto al tratamiento de AP (en %). Adicionalmente, para excluir las variaciones

dependientes del tamaño entre la raíz y el vástago, se calculó el coeficiente alométrico ( $K$ ) mediante la fórmula  $K = (\log R - \log b) / \log S$  donde  $R$  es el peso seco de la raíz (g),  $b$  es la constante y  $K$  es el coeficiente alométrico (Hunt, 1990).

### **5.7 Análisis de la concentración y el contenido de fósforo**

Las muestras de raíz, vástago y espiga se molieron en un molino Wiley-Thomas con una malla de 1 mm y se utilizaron sub-muestras de 70 mg para calcinarlas en una mufla (MAS7000, CEM EUA) a 500° C por 8 horas. Posteriormente, cada muestra se digirió con HCl 100 mM y se filtró con papel Whatman No.1 al vacío para eliminar impurezas. La estimación de la concentración de fósforo en cada muestra se realizó por colorimetría mediante la reacción con una solución de molibdato [(NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>Mo<sub>7</sub>O<sub>24</sub>] y su medición en un espectrofotómetro de UV/VIS (Lamda 40 Perkin Elmer, Uberlingen, Alemania) a una longitud de 880 nm (Murphy y Riley, 1962). Se calculó el contenido de P (mg g<sup>-1</sup>) en la raíz, el vástago, la espiga y total mediante la multiplicación de la concentración de P con la materia seca acumulada en cada órgano [concentración P en raíz, vástago y la espiga (g P mg<sup>-1</sup>) x la materia seca acumulada (g planta<sup>-1</sup>) en cada órgano.

La eficiencia en la adquisición de fósforo (EAF) es una medida del índice de la absorción de P por unidad de peso seco de la raíz (mg P g PS raíz) y se calculó con base a la relación del contenido total de P y el peso seco de la raíz en gramos (Fageria y col., 2008). La eficiencia en la utilización de fósforo (EUF) es una medida de la producción de peso seco de la planta por unidad de P absorbido (g PS mg<sup>-1</sup> P) y se calculó como la relación del peso seco total y el contenido total de P en la planta.

### **5.8 Análisis estadístico**

Previo al análisis de varianza, se realizó una prueba de Bartlett's para la homogeneidad de varianza en todas las variables incluidas (SAS, 2000). La varianza del error fue heterogénea para algunas variables, así que los datos

fueron transformados (SAS, 2000). Las diferencias estadísticas entre tratamientos, localidades y genotipos se determinaron por el procedimiento GML del paquete SAS (2000). Para comparar las diferencias entre las variables evaluadas, se utilizó la prueba DMS (Diferencia Mínima significativa) protegida de Fisher y Duncan con valores de  $P \leq 0.05$ . Se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson con la finalidad de relacionar las características de la arquitectura radical con el peso seco del vástago en cada categoría de eficiencia a P.

La eficiencia a fósforo, definida como el crecimiento sostenido en condiciones de baja disponibilidad de fósforo (BP), se determinó de acuerdo con el índice de eficiencia a fósforo (IEF) (Pan y col., 2008) obtenido mediante un análisis de componentes principales (ACP), a partir de datos estandarizados del peso seco de la raíz, peso seco del vástago, peso seco de espiga y peso seco total, concentración y contenido de P inorgánico (Pi) en raíz, vástago, espiga y total, relación raíz: vástago, EAF y EUF en condiciones de BP y relativo a la condición en AP, con el paquete de SAS. Los valores propios del ACP  $\geq 1$  se retuvieron para el cálculo del IEF. Los valores del IEF de cada genotipo se calcularon de acuerdo con el componente principal retenido (CP) y su contribución relativa (CR):  $IEF = \sum_{i=1}^{27} CP_i \times CR_i$ . Posteriormente, con los datos de IEF por genotipo se hizo un análisis de conglomerados para agrupar por categorías de eficiencia [eficientes (E), moderadamente eficientes (ME) e ineficientes (I)] y cuatro categorías de respuesta a P de acuerdo con el IEF en combinación con la respuesta a P (peso seco total y eficiencia en la adquisición de fósforo en AP) [eficientes y con respuesta (ER); no eficientes y con respuesta (NER), no eficientes y sin respuesta (NENR) y eficientes y sin respuesta (ENR)]. El análisis de conglomerados se hizo con el método de Ward; el número óptimo de grupos de acuerdo con el IEF se determinó por el índice de suma de cuadrados (Romerburg, 1984). Posteriormente, se ubicaron los genotipos en un plano cartesiano de acuerdo con el IEF en BP y con la respuesta a fósforo (peso seco total y eficiencia en la adquisición de fósforo en AP (SAS, 2000).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Crecimiento vegetal: peso seco de raíz, vástago y espiga

Los tratamientos de fósforo sólo tuvieron un efecto significativo en el peso seco de la raíz y el vástago (Cuadro 3). Sin embargo, las diferencias entre localidades, genotipos y las interacciones para todas las variables fueron significativas. En general, el peso seco de la raíz varió de 11.2 a 12.3 g planta<sup>-1</sup> en BP y AP respectivamente. El peso seco del vástago fue de 67.4 a 73.7g planta<sup>-1</sup> en los tratamientos de BP y AP, respectivamente.

Entre localidades, hubo una mayor acumulación del peso seco de la raíz, el vástago y la espiga en los genotipos cultivados en Charahuén y Erongaricuaró (Figura 2). En términos relativos, el incremento de peso seco total (raíz + vástago + espiga) fue de 73.3 a 78.3% (porcentajes obtenidos de los valores absolutos de 95.3 y 53.5 mg planta<sup>-1</sup> y 113.1 y 65.2 mg planta<sup>-1</sup>) con respecto al peso acumulado en los genotipos de Pichátaro y Charapan. Entre grupos de madurez, los genotipos tardíos, particularmente los criollos y criollos mejorados, exhibieron una mayor acumulación de peso seco en el vástago en ambos tratamientos de fósforo (Figura 2). En términos relativos, el incremento de peso seco del vástago con respecto a los genotipos precoces e intermedios fue de 32 a 34%.

### 6.2 Concentración y contenido de fósforo, EAF y EUF

La reducida disponibilidad de P solo tuvo efecto significativo en el contenido de fósforo de la raíz, el vástago y la espiga (Cuadro 3). La interacción entre localidades, genotipo y P fue diferente para todas las variables. En general, la concentración de P en todos los órganos fue similar en todas las localidades y nivel de fertilizante aplicado (Figura 3). Hubo, sin embargo, un incremento en la concentración de P en los genotipos tardíos de Pichátaro en BP (Figura 3). El contenido de P, sin embargo fue mayor en los genotipos cultivados en las

localidades de Erongaricuaró y Charahuén (Figura 4). Entre grupos de madurez, se distinguieron diferencias entre precocidad. Los genotipos tardíos exhibieron un mayor contenido de P total debido a su mayor acumulación de materia seca en raíz y vástago (Figura 4). El incremento del contenido de P en raíz y vástago fue de 22 a 33% y 22 a 52% con respecto a los genotipos precoces e intermedios, respectivamente.

La eficiencia en la adquisición de fósforo (EAF) varió entre localidades y fue mayor en los genotipos de madurez intermedia, cultivados en Pichátaro en BP (Cuadro 4). La EAF incrementó del 27 al 36% con respecto a los genotipos cultivados en el resto de las localidades. Entre grupos de madurez, los precoces fueron más eficientes en adquirir el recurso en AP y los intermedios en BP. En contraste, la eficiencia en la utilización de fósforo (EUF) fue mayor en los genotipos intermedios de Charapan, con un incremento del 16 al 17%. Entre grupos de madurez, los genotipos tardíos utilizaron eficientemente el recurso (Cuadro 4).

### **6.3 Morfología y Arquitectura vegetal**

La reducida disponibilidad de P afectó el número y ramificación de las raíces nodales (Cuadro 3). Similarmente, la interacción entre localidad y genotipo, genotipo \* fósforo y localidad fue significativa para todas las variables de arquitectura de la raíz. En condiciones de AP y BP, el número de raíces nodales varió de 33 a 40 y de 31 a 39 y la ramificación fue de 21 a 28 y 23 a 29. Se registró un incremento del 39.6 y 36.1% en el número de raíces nodales y de 28.4 y 27.6% en la ramificación de raíces laterales en AP y BP en los genotipos de Erongaricuaró. Entre grupos de madurez, los genotipos tardíos desarrollaron mayor número, longitud y ramificación de raíces nodales en comparación a los precoces e intermedios (Cuadro 5).

#### 6.4 Grupos de eficiencia a fósforo

La eficiencia a fósforo se determinó de acuerdo a un análisis de componentes principales de 28 variables de crecimiento de los 27 genotipos. Éstas correspondieron a 14 variables de crecimiento en condición de BP y 14 variables relativas al tratamiento de AP. El 91% de la variación genotípica observada, se atribuyó a la contribución relativa de siete componentes principales (CP) del parámetro compuesto (IEF) (Cuadro 6). Los genotipos se distribuyeron en tres grupos: Grupo 1 ( $0.43 > \text{IEF} < 0.82$ ), constituido por genotipos eficientes; el Grupo 2 ( $-0.10 > \text{IEF} > 0.33$ ) con genotipos moderadamente eficientes y el Grupo 3 ( $-0.71 > \text{IEF} < -0.16$ ) albergó genotipos ineficientes (Figura 5, Cuadro 7). El primer grupo consistió de 5 genotipos, de los cuales el 20% y 80% fueron intermedios y tardíos. Éstos se distinguieron por un reducido crecimiento vegetal, relativo a la condición de AP. El segundo grupo estuvo compuesto por 11 genotipos con 27%, 27% y 45% de madurez precoz, intermedia y tardía con un crecimiento similar en la raíz y el vástago en BP y AP, así como valores intermedios en el contenido de fósforo en ambos órganos. El tercer grupo, lo constituyeron 11 genotipos; la mayoría precoces (64%) con menores valores relativos en el peso seco y contenido de fósforo de raíz y vástago, en comparación al resto de los grupos. Con base en la anterior clasificación, los genotipos con mayor eficiencia a fósforo fueron los genotipos ZR-6, Paso del muerto, H-7545, CB-2 y DP x Tromba (Figura 5).

En el Cuadro 7 se muestra la comparación de la eficiencia a fósforo de los 27 genotipos comunes en las cuatro localidades. Los patrones de distribución de los genotipos evaluados fueron constantes en los tres grupos de eficiencia. Solamente cinco genotipos (6, 62, 127, 185 y 206) con alta eficiencia en el Experimento 1 (Charapan) fueron clasificados entre moderadamente eficientes o ineficientes en los experimentos restantes (Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén). Entre los más eficientes a fósforo, destacaron los genotipos 63, 75, 109, 117 y 127 (Cuadro 7). A pesar de las diferencias entre localidades, el peso seco y el contenido de fósforo de la raíz y el vástago incrementaron conforme aumentó la eficiencia a fósforo (Figura 6 y 8). En el caso particular de la concentración de P, ésta solo aumentó

en los genotipos cultivados en Pichátaro. En ambos tratamientos, la concentración de fósforo de la planta fue mayor en los genotipos más eficientes (Figura 7).

Los grupos de eficiencia a fósforo también difirieron en las características arquitecturales. La ramificación de las raíces laterales fue mayor en los genotipos eficientes cultivados en Pichátaro y Charahuén en condiciones de BP (Cuadro 8). Por el contrario, los genotipos eficientes y moderadamente eficientes de Erongarícuaro presentaron una mayor longitud de la raíz nodal en AP.

### **6.5 Grupos de eficiencia y respuesta a fósforo**

Los 27 genotipos comunes en todas las localidades se dividieron en cuatro categorías de acuerdo a su eficiencia (IEF) en BP y respuesta a P (valores estandarizados del PST peso seco total y EAF en AP. Las categorías fueron: (i) con eficiencia respuesta (ER), (ii) sin eficiencia y con respuesta (NER), (iii) sin eficiencia y respuesta (NENR) y (iv) con eficiencia y sin respuesta (ENR) (Figura 9).

Cuando se compararon los 27 genotipos con base al peso seco total (Figura 9; Cuadro 9), los genotipos 6, 63, 75, 113, 117, 206, 214, 230 y 242 (criollo de la región) fueron clasificados como los más eficientes en BP y que respondieron a la alta dosis de fertilización (ER). Los genotipos 17, 62, 109, 127 y 236 fueron eficientes pero no respondieron (ENR). Los genotipos 115, 124, 199, 241 y 243 (cv. Ocelote) fueron ineficientes pero respondieron a AP y los genotipos 99, 135, 140, 181, 185, 189, 193 y 234 no fueron eficientes ni respondieron a la alta dosis de fertilización.

Cuando la clasificación se realizó con base a la EAF en AP, hubo una ligera variación en la distribución de los genotipos. Mientras que los genotipos 6, 75, 206, 230 y 236 se mantuvieron como los más eficientes y responsivos; los genotipos 63, 113, 117 214 y 242 se clasificaron como los más eficientes en BP pero con una reducida respuesta a la condición de AP. Estos genotipos fueron

muy eficientes para adquirir el nutriente en BP, pero no respondieron a la alta adición del mismo. La comparación de la respuesta a fósforo basada en el peso seco total y en la eficiencia en la adquisición de P permitió la identificación de genotipos eficientes en BP y que respondieran a la alta dosis de fertilización (AP). Destacaron los genotipos de maduración tardía [SHUI-2 (6) y ZR-6 (75)] e intermedia [Tepetate (206) y Macho II-04 (230)] (Cuadro 9). Estos genotipos, no solo adquirieron el P disponible en condiciones de una reducida fertilización, sino que también respondieron a la aplicación de una alta dosis de ésta, reflejándose en un mayor crecimiento de la planta.

### **6.6 Relación alométrica entre el peso seco de la raíz y peso seco del vástago**

Los patrones de asignación de biomasa a la raíz se relacionaron estrechamente con el crecimiento del vástago y fueron afectados por la alta disponibilidad de fósforo, tal como lo indica los altos coeficientes de determinación en los genotipos ineficientes ( $r^2 = 0.42$  a  $r^2 = 0.79$ ), moderadamente eficientes ( $r^2 = 0.58$  a  $r^2 = 0.81$ ) y eficientes ( $r^2 = 0.69$  a  $r^2 = 0.98$ ). En condiciones de BP, la asignación de materia seca a la raíz varió en los genotipos ineficientes y moderadamente eficientes en todas las localidades. Esta relación, por el contrario no fue significativa en ninguno de los genotipos eficientes de las cuatro localidades de estudio ( $r^2 = 0.01$  a  $r^2 = 0.34$ ) ni en la combinación de éstas ( $r^2 = 0.32$ ) (Figura 10).

### **6.7 Relaciones entre el crecimiento y la arquitectura radical**

En el Cuadro 10 se presenta el análisis de correlación entre el crecimiento y las características de la raíz. Se observó una correlación positiva y significativa para todas las variables de arquitectura excepto en la ramificación de las raíces nodales de los genotipos ineficientes. Las correlaciones más altas entre el crecimiento y la arquitectura de la raíz, se observaron en la longitud ( $r = 0.50$  a  $r = 0.76$ ) y número de raíces nodales ( $r = 0.41$  a  $r = 0.64$ ) de ambos tratamientos de P. Adicionalmente, el diámetro de las raíces nodales se correlacionó positivamente con el peso seco y contenido de fósforo en BP.

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Variación genotípica de la eficiencia y respuesta a fósforo

Los genotipos de maíz mostraron una amplia variación en su crecimiento con baja disponibilidad de P en condiciones agro-ecológicas contrastantes en etapa de floración. Los genotipos se agruparon en tres categorías de eficiencia con base en sus parámetros de crecimiento en BP y sus valores relativos al tratamiento de AP (Cuadro 7 y Figura 5) y las cuatro categorías de acuerdo al índice de eficiencia (IEF) en combinación con la respuesta en crecimiento en AP (Cuadro 9 y Figura 9). Con estos resultados fue posible identificar germoplasma que es eficiente en condiciones de deficiencia y, que a su vez, tienen un alto potencial de crecimiento en condiciones de alta disponibilidad de fósforo (ER). En la clasificación combinada de las cuatro localidades se demostró que los genotipos más eficientes y que respondieron a la alta fertilización fueron SHUI-2 (6), CB-2 (63), ZR-6 (75), Paso del muerto (113), H-7545 (117), Tepetate (206) y Macho II-04 (230). En esta clasificación se destacó el Criollo de la región (242) el cual mantuvo un crecimiento favorable en las 4 condiciones agroecológicas.

El criterio para evaluar la eficiencia a P y que considera la eficiencia en el uso del nutriente (adquisición y utilización de P) es aquel que estima el crecimiento o rendimiento relativo del cultivo obtenido en condiciones limitantes con respecto al crecimiento alcanzado en condiciones nutrimentales óptimas (Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011). En este estudio, se adoptó este criterio para seleccionar los genotipos de maíces eficientes e ineficientes a P basado en el peso seco, la concentración y contenido de Pen la planta (Cuadro 7). Adicionalmente, se utilizó el sistema propuesto por Gerloff (1977) para clasificar los genotipos de maíz con base en el crecimiento y/o acumulación de P en condiciones óptimas y deficiencia del nivel nutrimental. Particularmente, este estudio se basó en el peso seco de la planta y la concentración y la eficiencia en la adquisición (Cuadro 9). Este sistema incluye genotipos: 1) eficientes y con respuesta (ER) – plantas que producen altos rendimientos con reducida disponibilidad de P y responden a los altos niveles de

fertilización, 2) ineficientes y con respuesta (NER) – plantas con bajos rendimientos en BP y con alta respuesta a la adición del nutriente, 3) eficientes y sin respuesta (ENR) – plantas con alto rendimiento en bajo nivel de P pero que no responden a la adición de P y 4) ineficientes y sin respuesta (NENR) – plantas con reducido rendimiento en BP y sin respuesta a condiciones de adecuado nivel nutrimental. De este sistema es posible obtener información para comparar los genotipos que se desarrollan en condiciones deficientes de nutrientes en el suelo (eficientes vs. ineficientes) y condiciones adecuadas de nutrimentos en el suelo (con respuesta vs. sin respuesta) (Figura 9). Los resultados obtenidos sugieren que el uso de este sistema es de gran valor en la identificación de genotipos de excepcional respuesta en condiciones de estrés de P o adecuados niveles de fertilización en el suelo de las diferentes localidades de la Meseta P'urhépecha (Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011; Bayuelo-Jiménez y Ochoa-Cadauid, 2014).

## **7.2 Relación alométrica entre la raíz y el vástago**

La alometría es el estudio de la relación entre el crecimiento de órganos individuales o tejidos y el incremento de la biomasa de un organismo (Niklas, 1994). Esta relación puede ser isométrica (el crecimiento del tejido está en proporción al incremento de la biomasa) o anisométrica (el crecimiento del tejido no está en proporción al incremento de la biomasa). El valor de la pendiente del análisis alométrico indica si el crecimiento de un tejido u órgano es isométrico o anisométrico con respecto a la biomasa del órgano. Para características lineales, se espera que el crecimiento isométrico sea de 0.33. Valores menores a esta pendiente predicen que el crecimiento es menor al esperado para un crecimiento isométrico (anisometría negativa). Valores mayores indican que el crecimiento predicho excede al crecimiento isométrico esperado (anisometría positiva).

Las diferencias entre los materiales evaluados estuvieron asociadas con la variación en el crecimiento y la arquitectura radical. Los genotipos eficientes, presentaron una menor depresión de materia seca del vástago y mayor crecimiento de la raíz en condiciones de BP en comparación con los genotipos

ineficientes (Figura 10). Esta relación fue de tipo isométrica, es decir el crecimiento de la raíz estuvo en proporción al incremento de la biomasa del vástago.

De acuerdo a Nielsen y *col.* (2001), los genotipos eficientes que presentan mayor crecimiento de la raíz pueden adquirir más fósforo a expensas de una mayor tasa respiratoria. Lynch y Ho (2005) señalan que en genotipos eficientes de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), fue posible obtener un incremento del crecimiento de la raíz con una menor tasa respiratoria en condiciones limitantes de P. En este estudio no se realizó un balance de los costos metabólicos (costo de carbono) para la formación de raíces pero sí se confirmó que en condiciones de baja disponibilidad de fósforo, los genotipos eficientes asignaron recursos para incrementar el crecimiento de la raíz sin afectar con ello, el crecimiento del vástago (Figura 10). Estos hallazgos confirman que la formación de raíces no está controlada por relaciones alométricas que determinan las diferencias en el tamaño de la planta, sino que depende de la eficiencia de la raíz para adquirir el recurso mineral. Estos resultados confirman los reportados en frijol (Ochoa y *col.*, 2006) y en maíz (*Zea mays* L.) (Zhu y Lynch, 2004; Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011; Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2012).

### **7.3 Arquitectura radical y su relación con la eficiencia a fósforo**

La configuración de las raíces en espacio y tiempo son características clave para optimizar la adquisición de P en las plantas (Lynch, 2007). En etapa de floración, el sistema radical de maíz está constituido por raíces nodales que responden diferencialmente al estrés impuesto por el ambiente (Zhu y Lynch, 2004). Los genotipos eficientes que incrementan las raíces axilares (seminales y nodales) bajo deficiencia de P tienen una mayor capacidad para mantener un crecimiento continuo en la planta y son más eficientes para adquirir P en la superficie del suelo (Miller y *col.*, 2003; Ochoa y *col.*, 2006), situación evidente en frijol (*P. vulgaris* L.) (Liao y *col.*, 2004) y maíz (*Zea mays* L.) (Zhu y *col.*, 2005a; Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011). En etapa vegetativa temprana, la mayor parte del sistema radical de

maíz lo constituyen las raíces seminales, las cuales contribuyen eficazmente a aumentar la adquisición de P en condiciones limitantes (Wang y *col.*, 2010; Ramaekers y *col.*, 2010; Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011).

Los genotipos eficientes con raíces nodales más largas y ramificadas acumulan mayor peso en el vástago que los genotipos ineficientes en BP (Cuadro 10). Estudios realizados con maíces nativos de la Meseta Purhépecha demostraron que existe variación genética en las raíces seminales en etapa de plántula (Pérez-Decelis, 2010), las raíces nodales en etapa vegetativa temprana (Magdaleno-Armas, 2010; Ubaldo-Estrada, 2015) y vegetativa tardía (Bayuelo-Jiménez y *col.*, 2011) y que esta característica está regulada por las condiciones de disponibilidad de P en el suelo, como se observó en el presente estudio.

#### **7.4 Diferencias fenológicas para incrementar la adquisición de fósforo**

Además de las características de la arquitectura radical que modulan la adquisición de nutrientes (P), existen otras características como la fenología de la planta, que indirectamente benefician la captura de recursos del suelo (Lynch y *col.*, 2013). La fenología del crecimiento y reproducción de la planta tiene una importante interacción con la adquisición de recursos del suelo (Lynch y *col.*, 2013). La fenología determina la duración de la adquisición y utilización de los nutrientes y sincroniza las relaciones de demanda del vástago y la adquisición del recurso del suelo (Nord y Lynch, 2009). Dado que la adquisición de P está limitada por la difusión en el suelo, periodos prolongados de crecimiento incrementan la adquisición del nutriente (Nord y Lynch, 2008; 2009). Una mayor duración del crecimiento del vástago incrementa su utilización, debido a que la planta extiende su periodo de uso (Nord y Lynch, 2008).

Los resultados de este estudio confirmaron que, independientemente de la localidad estudiada, los genotipos eficientes de maduración tardía, presentaron un mayor contenido de P y materia seca en el vástago que las variedades precoces.

En la mayoría de las condiciones de cultivo, la disponibilidad de P en la solución del suelo fue limitante (Cuadro 1), pero los genotipos de maduración tardía tuvieron una mayor oportunidad de adquirir el recurso mineral durante más tiempo. Estudios previos en maíces nativos de la Meseta P'urhépecha señalan que la prolongada deficiencia de P en el suelo afecta los patrones de acumulación de fósforo inorgánico en la planta. Los máximos picos de acumulación de P ocurrieron diferencialmente entre grupos de madurez. Los genotipos precoces acumularon menor concentración de P inorgánico ( $0.46 - 0.50 \text{ mg P g}^{-1}$ ) que los genotipos tardíos ( $0.56 - 0.65 \text{ mg P g}^{-1}$ ) durante la fase reproductiva. En estos genotipos, la mayor acumulación de P ocurrió entre los 87 y 120 d (R1 y R2), mientras que en los tardíos se registró entre los 122 y 158 d (R3 y R5). Estos resultados demostraron que la extensión del periodo del crecimiento vegetal repercute en la acumulación de P en la semilla (Bayuelo-Jiménez y col., 2013). De acuerdo a Nord y Lynch (2009), el retraso fenológico puede favorecer la adquisición de P del suelo, la fecundidad, la acumulación de materia seca y la concentración de P en la semilla mediante un incremento del crecimiento y funcionalidad de la raíz.

## 8. CONCLUSIONES

Los genotipos se clasificaron en 3 grupos de eficiencia usando análisis de componentes principales y conglomerados en bajo fósforo y en 4 categorías de acuerdo al índice de eficiencia y al valor relativo de cada genotipo en combinación con su respuesta a alto fósforo. La comparación de la respuesta a fósforo basada en el peso seco total y en la eficiencia en la adquisición de fósforo permitió la identificación de genotipos eficientes en BP y que respondieran a la alta dosis de fertilización (AP). Destacaron los genotipos de maduración tardía [SHUI-2 (6) y ZR-6 (75)] e intermedia [Tepetate (206) y Macho II-04 (230)]. Estos genotipos, no solo adquirieron el fósforo disponible en condiciones de una reducida fertilización, sino que también respondieron a la aplicación de una alta dosis de ésta, reflejándose en un mayor crecimiento de la planta.

Los genotipos más eficientes a fósforo desarrollaron raíces nodales más largas y ramificadas que incrementaron la adquisición de fósforo y el crecimiento vegetal.

El crecimiento de la raíz no afectó el crecimiento del vástago en los genotipos eficientes a fósforo, lo que indicó que un mayor crecimiento de la raíz favoreció una mayor adquisición del nutriente en condiciones limitantes en el suelo. La maduración tardía de los genotipos eficientes, favoreció la adquisición del recurso mineral y la acumulación de materia seca en órganos vegetativos aéreos. Este estudio confirmó que existe una amplia variación genotípica entre las variedades de maíz de la Región Púrhépecha en etapa de floración y que estas variedades constituyen valiosos recursos para mejoramiento genético de la eficiencia en el uso de fósforo en suelos ácidos.

## 9. LITERATURA CITADA

- Aguilera H. N. (1963)** Algunas consideraciones, características, génesis y clasificación de los suelos de Ando. *In: Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo* (ed.). Proc. 1st National Congress of Soil Science, D.F. Mexico. pp: 233-247.
- Aguirre P. S. and O. A. Bárcenas (2005)** Uso agrícola. *En: La biodiversidad en Michoacán estudio de estado*. G. L. E. Villaseñor (eds.). CONABIO. SUMA. UMSNH, México. pp: 133-134.
- Alcalá J. M., C. A. Ortiz-Solorio and M. C. Gutiérrez-Castorena (2001)** Clasificación de los suelos de la Meseta Tarasca, Michoacán. *Terra* 19:217-239.
- Barker A. V. and G. M. Bryson (2006)** Nitrogen. *In: Handbook of plant nutrition*. Allen V. Barker, University of Massachusetts, Amherst, USA; David J. Pilbeam, University of Leeds, UK (eds.). Taylor & Francis. Londres. pp: 21-35.
- Bayuelo-Jiménez J. S. and I. Ochoa-Cadauid (2014)** Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency among maize landraces from the central Mexican highlands. *Field Crops Research* 156:123–134.
- Bayuelo-Jiménez J. S., V. A. Pérez-Decelis, M. L. Magdaleno-Armas, M. Gallardo-Valdéz, I. Ochoa and J. P. Lynch (2011)** Genotypic variation for root traits of maize (*Zea mays* L.) from P'urhépecha Plateau, under contrasting phosphorus availability. *Field Crops Research* 121:350-362.
- Bayuelo-Jiménez J. S., N. L. Hernández-Bravo, M. L. Magdaleno Armas and V. A. Pérez-Decelis (2013)** Contribution of root traits to phosphorus acquisition efficiency by maize landraces in acid soils of the highlands in central México. Joint FAO/IAEA division of nuclear techniques in food and agriculture. Optimizing productivity of food crop genotypes in low nutrient soils. Vienna, Austria. pp: 34-63.
- Bayuelo-Jimenez J. S., I. Ochoa, V. A. Perez-Decelis, M. L. Magdaleno-Armas and R. Cardenas-Navarro (2012)** Phosphorus-efficiency in maize germplasm at seedling stage from the P'urhepecha Plateau. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35:199-208.

- Bidwell R. G. S. (2002)** El suelo y la nutrición mineral. *En: Fisiología vegetal*. AGT (ed.). S. A. México. pp. 265-292.
- Bray R. H. and L. T. Kurtz (1945)** Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39-46.
- Campillo R. and A. Sadzawka (2006)** La acidificación de los suelos. Origen y mecanismos involucrados. Manejo de los recursos naturales en el sistema de incentivos para la recuperación de suelos degradados de la Araucanía. *Serie Actas* 38:44-60.
- Caradus J. R (1981)** Effect of the root hair length on white clover growth over a range of soil P levels. *N.Z.J. Agriculture Resource* 24:359-364.
- Cordell D. and S. White (2014)** Life's Bottleneck: Sustaining the World's Phosphorus for a Food Secure Future. *Annual Review Environment and Resources*. 39:161-188.
- Cruz-Flores G., R. D. Flores, G. G. Alcántar, S. A. Trinidad, S. M. Álvarez and A. A. Bautista (2007)** Actividad fosfatasa y pH del suelo adyacente a la rizósfera de maíz, trigo en suelos ácidos. *Terra* 25:115-127.
- Duque- Vargas J., S. Pandey, G. Granados and H. Ceballos (1994)** Inheritance of tolerant to soil acidity in tropical maize. *Crop Science* 34:50-54.
- Fageria N. K., V. C. Baligar and Y. C. Li (2008)** The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. *Journal of Plant Nutrition* 1:1121-1157.
- Fan M., J. Zhu, C. Richards, K. M. Brown and J. P. Lynch (2003)** Physiological roles for aerenchyma in phosphorus- stressed roots. *Functional Plant Biology* 30:493-506.
- FAO-STAT (2007)** Tabla de indicadores. En: Producción de cereales y la relación mundial. Disponible vía electrónica <http://www.faostat/fao.org/site/339/default.aspx>.
- Gahoonia T. S., D. Care and N. E. Nielsen (1997)** Root hairs phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant and Soil* 191:181-188.

- Gahoonia T. S. and N. E. Nielsen (2003)** Phosphorus uptake and growth of root hairless barley mutant (bad root barley, brb) and wild type in low – and high P soils. *Plan Cell Environment* 26:1759-1766.
- Gahoonia T. S. and N. E. Nielsen (2004)** Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. *Plant and Soil* 260:47-57.
- Gahoonia T. S., O. Ali, A. Sarker, N. E. Nielsen and M. M. Rahman (2006)** Genetic Variation in Root Traits and Nutrient Acquisition of Lentil Genotypes. Taylor & Francis. *Journal of Plant Nutrition* 29:643-644.
- George T. S. and A. E. Richardson (2008)** Potential and limitations to improving crops for enhanced phosphorus utilization. *In: The ecophysiology of plant phosphorus interactions*. Springer Netherlands. pp. 247-270.
- Gerloff G. C (1977)** Plant efficiencies in the use of N, P and K in plant adaptation to mineral stress in problem soils. Ed. MJ Wright. Cornell University Press New York. pp:161-174.
- Gil M. A., O. A. Muñoz, C. A. Carballo and S. A. Trinidad (1995)** El patrón varietal de maíz en la región sureste de la sierra P'urhépecha I. Variables importantes empleadas en su definición. *Revista Fitotecnia Mexicana* 18:163-173.
- Gilroy S. and D. L. Jones (2000)** Through form to function: root hair development and nutrient uptake. *Trends in Plant Science* 5:56-60.
- Hochholdinger F., K. Woll, M. Sauer and D. Dembinsky (2004)** Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific developmental programme. *Annals of Botany* 93:359-368.
- Hunt R. (1990)** Basic growth analysis. Plant growth analysis for beginners. Unwin Hyman. London.112 p.
- INEGI (1999)** Superficie Continental e Insular del Territorio Nacional. INEGI, D.F. México. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. <http://www.inegi.org.mx>
- INFOPOS (2009)** Requerimientos nutricionales de los cultivos. En: Archivo agronómico No. 3. Disponible vía electrónica

[http://www.ipni.net/ppiweb/ltams.nsf/87cb8a98bf72572b8525693e0053ea70/c7cae45a06ec30d803256b22006c3f4d/\\$FILE/aa3.pdf](http://www.ipni.net/ppiweb/ltams.nsf/87cb8a98bf72572b8525693e0053ea70/c7cae45a06ec30d803256b22006c3f4d/$FILE/aa3.pdf).

- Jeglay Y. C. H. (2006)** Relación suelo-planta-hombre en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.). *En: relación suelo-planta*. Facultad de Agronomía. Venezuela. 20 p.
- Jeschke W. D., M. Holobrada and W. Hartung (1997)** Growth of *Zea mays* L. plants with their seminal roots only. Effects on plant development, xylem transport, mineral nutrition and the flow and distribution of abscisic acid (ABA) as a possible shoot to root signal. *Journal of Experimental Botany* 48:1229-1239.
- Jungk A. (2001)** Root hairs and the acquisition of plant nutrients from soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil science* 164:121-129.
- Kamoshita A., L. J. Wade, M. L. Ali, M. S. Pathan, J. Zhang, S. Sarkarung and H. T. Nguyen (2002)** Mapping QTL for root morphology of a rice population adapted to rainfed lowland conditions. *Theoretical of Applied Genetics* 104:880-893.
- Kochian L. V., M. A. Pineros and O. A. Hoekenga (2005)** The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil* 264:175-195.
- Krasilnikoff G., T. Gahoonia and N. E Nielsen (2003)** Variation in phosphorus uptake efficiency by genotypes of cowpea (*Vigna unguiculata*) due to differences in root and root hair length and induced rhizosphere processes. *Plant and soil* 251:83-91.
- Lafitte H. R. (2001a)** Fisiología del maíz tropical. *En: El maíz en los trópicos: mejoramiento y producción*. Depósito de la FAO. Disponible vía electrónica [http://www.fao.org/docrep/003/x7650s/x7650s09.htm#P0\\_](http://www.fao.org/docrep/003/x7650s/x7650s09.htm#P0_)
- Lafitte H. R. (2001b)** Abiotic stresses affecting maize. *In: Tropical maize: Improvement and production*. Depósito de la FAO. Departamento de agricultura (ed). pp: 93-103.
- Li S. C. and J. Gong (2003)** Screening maize inbred lines seedling for tolerance to low phosphate stress. *Journal of Maize Sciences* 11: 85-89.

- Liao H., X. L. Yan, G. Rubio, S. E. Beebe, M. W. Blair and J. P. Lynch (2004)** Genetic mapping of basal root gravitropismo and phosphorus acquisition efficiency in common bean. *Functional Plant Biology* 31:959-970.
- Lynch J. P. and M. D. Ho (2005)** Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 269:45-56.
- Lynch J. P. and K. Brown (2005)** Whole plant adaptations to low phosphorus availability. *In: Plant-Environment Interactions*. B. Huang, editor. Taylor and Francis 3<sup>rd</sup> (ed, New York, in press. pp: 209-242.
- Lynch J. P. and K. M. Brown (2006)** Whole plant adaptations to low phosphorus availability. *In: Plant- Environment Interactions*. B. Huang, editor. Taylor and Francis. 3<sup>rd</sup> (ed). New York. pp: 209-242.
- Lynch J. P. (2007)** Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55:493-512.
- Lynch J. P. and K. M. Brown (2008)** Root strategies for phosphorus acquisition. *In: The ecophysiology of plant- phosphorus interactions*. P J White, J P Hammond (eds). Springer-Verlag, London. pp. 83-116.
- Lynch J. P (2007)** Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55:493-512.
- Lynch J. P. (2013)** Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112(2):347–357.
- Mackey K. R. and A. Paytan (2009)** Phosphorus cycle. *Encyclopedia of Microbiology*. 3rd ed. Academic Press, Oxford. 322-334 pp.
- Magdaleno-Armas M. L. (2010)** Evaluación genotípica de la arquitectura radical en maíz (*Zea mays* L.) en etapa vegetativa temprana: Mecanismo adaptativo para eficiencia a fósforo en un suelo ácido. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 64 p.
- Mano Y., M. Muraki, M. Fujimori, T. Takamizo and B. Kindiger (2005)** Identification of QTL controlling adventitious root formation during flooding conditions in teosinte (*Zea mays* ssp *huehuetenangensis*) seedlings. *Euphytica* 142:33-42.

- Marschner H. (1995)** Functions of mineral: macronutrients. Phosphorus. *In*: Mineral nutrition of higher plants. 2a. eds. Academic press. London. pp: 265-270.
- Miller C. R., I. Ochoa, K. L. Nielsen, D. Beck and J. P. Lynch (2003)** Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. *Functional Plant Biology* 30:973-985.
- Miranda C. S. (2003)** El origen genético y geográfico del maíz (*Zea mays* L.). *In*: Centli maíz (Prehistoria e historia, diversidad, potencial, origen genético y geográfico). Colegio de postgraduados, Montecillo, México. pp: 83-159.
- Montaño A. N., G. V. Quiroz and G. Cruz-Flores (2001)** Colonización micorrizica arbuscular y fertilización mineral de genotipos de maíz y trigo cultivados en un andisol. *Terra* 19:337-344.
- Muñoz O. A. (2003)** Descifrando la diversidad del maíz en los nichos ecológicos de México. *En*: Centli maíz (Prehistoria e historia, diversidad, potencial, origen genético y geográfico). Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. pp: 83-159.
- Murphy J. and J. Riley (1962)** A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytical Chemical Acta.* 27:31-36.
- Nadal A. and T. A. Wise (2003)** Los costos ambientales de la liberalización agrícola: El comercio de maíz entre México y EE.UU. En el marco del NAFTA. Disponible vía electrónica <http://ase.tufts.edu/gdae/Pubs/rp/wg/NadalyWise.pdf>.
- Nanzyo M. (2002)** Unique properties of volcanic ash soils. *Global Environ. Res.* 6 (2): 99-112. Olsen S, Sommers L (1982) Phosphorus. *In*: Methods of soil analysis. Page A.L. Miller R.M., Keeney D.R. (ed). Part 2 Chemical and Microbiological properties. Madison, W.I., USA. pp: 403-430.
- Narro L. (1999)** Mejoramiento de maíz por tolerancia a factores abióticos- suelos ácidos. *En*: Mejoramiento genético. CIMMYT, México. pp. 375-382.
- Newton AC., T. Akar, P. Baresel, P. J. Bebeli, E. Bettencourt, K. V. Bladenopoulos, J. H. Czembor, D. A. Fasoula, A. Katsiotis, K. Koutis, M.**

- Koutsika-Sotiriou, G. Kovacs, H. Larsson, M. A. Pinheiro de Carvalho, D. Rubiales, J. Russel, T. M. Dos Santos and M. C. Vaz Patto (2010)** Cereal landraces for sustainable agriculture. A review. *Agronomy Sustainable Development* 30:237-269.
- Nielsen K. L., A. Eshel and J. P. Lynch (2001)** The effect of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Journal of Experimental Botany* 52:329-339.
- Nielsen K. L., T. J. Bouma, J. P. Lynch and D. M. Eissenstat (1998)** Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *New Phytologist* 139:647-656.
- Niklas K. (1994)** Plant allometry: The scaling of form and process. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Nord E. A y J. P Lynch (2008)** Delayed reproduction in *Arabidopsis thaliana* improves fitness in soil with suboptimal phosphorus availability. *Plant, Cell & Environment* 31:1432-1441.
- Nord E. A y J. P Lynch (2009)** Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *Journal of Experimental Botany* 60:1927-1937.
- Núñez E. R. (1985)** Efectos de la acidez del suelo sobre la producción de cultivos y su corrección mediante el encalado *En: serie cuadernos de edafología* 2. Centro de Edafología. Colegio de postgraduados, Chapingo, México. pp: 1-20.
- Ochoa I., M. W. Blair y J. P. Lynch (2006)** QTL analysis of adventitious root formation in common bean under contrasting phosphorus availability. *Crop Science* 46:1609-1621.
- Paliwall R. L. (2001)** Introduction to maize and this importance. *In: Tropical maize: Improvement and production*. FAO. 376p.
- Pan X. W., W. B. Li, Q. Y. Zhang, Y. H. Li and M. S. Liu (2008)** Assessment on phosphorus efficiency characteristics of soybean genotypes in phosphorus deficient soils. *Agricultural Science in China* 7:958-969.
- Parsons D. B. (1983)** Maíz. *En: manuales para educación agropecuaria*. Trillas (eds). México. pp: 11-14.

- Pérez-Decelis V. A. (2010)** Variabilidad de la arquitectura radical de maíz (*Zea mays* L.) adaptados a un suelo ácido y deficiente de fósforo de la Meseta P'urhépecha, Michoacán. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 70 p.
- Portilla C. I., G. E. Molina, F. G. Cruz, M. I. Ortiz and C. G. Manske (1998)** Colonización micorrízica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en Trigo y Triticale cultivados en un andisol. *Terra* 16:55-61.
- Price A. H. and A. D. Tomos (1997)** Genetic dissection of root growth in rice (*Oriza sativa* L.) II: Mapping quantitative trait loci using molecular markers. *Theoretical Applied Genetics* 95:143-152.
- Raghothama K. G. (2005)** Phosphorus and plant nutrition. *In: Phosphorus Agriculture and the environment.* JT Sims (eds). pp: 355-378.
- Ramaekers L., R. Remans, I. M. Rao, M. W. Blair and J. Vanderleyden (2010)** Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. *Field Crops Research* 117:169-176.
- Rao M. A., L. Gianfreda, F. Palmiero and A. Violante (1996)** Interactions of acid phosphatase with clays, organic molecules and organ-minerals complexes. *Soil Science* 161:751-760.
- Richardson E., J. P. Lynch, R. Ryan, E. Dehaize, F. F. A. Smith, S. E. Smith, P. R. Harvey and H. Ryan (2011)** Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency in agriculture. *Plant and Soil* 349:121-156.
- Rincón L. E. C. y F. A. A. Gutiérrez (2012)** Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología* 14:285-295.
- Romerburg H. C. (1984)** Cluster Analysis for Researches. Lifetime Learning Publications Belmont, California. 277p.
- Ryan J. and A. Rashid (2007)** Phosphorus. *Soil Science* (3):1275-1279.
- Sánchez C. A. (2006)** Phosphorus. *In: Handbook of plant nutrition.* Allen V. Barker, University of Massachusetts, Amherst, USA. David J. Pilbeam, University of Leeds, UK (eds). Taylor & Francis. Londres. pp: 52-75.
- SAS. (2000)** SAS user's guide: statistics. SAS Institute, Inc., Cary, NC.

- Salisbury F. B. and C. W. Ross (1994)a** Síntomas de deficiencia de nutrimentos y funciones de los elementos. *En: fisiología vegetal. Iberoamericana* (eds). México. pp: 141-147.
- Salisbury F. B. and C. W. Roos (1994)b** Los elementos esenciales. *En: Fisiología vegetal. Iberoamericana* (eds) México. pp: 131-136.
- Secretaría de agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) (2012)** Agricultura familiar con potencial productivo en México. Disponible [vía electrónica.](http://www.sagarpa.gob.mx/programas2/evaluacionesExternas/Lists/Otros%20Estudios/Attachments/42/Agricultura%20Familiar_Final.pdf)  
[http://www.sagarpa.gob.mx/programas2/evaluacionesExternas/Lists/Otros%20Estudios/Attachments/42/Agricultura%20Familiar\\_Final.pdf](http://www.sagarpa.gob.mx/programas2/evaluacionesExternas/Lists/Otros%20Estudios/Attachments/42/Agricultura%20Familiar_Final.pdf)
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2003)** Manual de técnicas de análisis de suelos aplicadas a la remediación de sitios contaminados. Disponible [vía electrónica](http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/download/509.pdf)  
<http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/download/509.pdf>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) (2014)** Cierre de la producción agrícola. Disponible [vía electrónica](http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/) <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/>
- Shen J., L. L. Yuan, Z. Zhang, H. Li, Z. Bai, X. Chen, W. Zhang and F. Zhang (2011)** Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant. *Plant Physiology* 156:997–1005.
- Shen H., J. Chen, Z. Wang, C. Yang, T. Sasaki, Y. Yamamoto, H. Matsumoto and X. Yan (2006)** Root plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase is involved in the adaptation of soybean to phosphorus starvation. *Journal of Experimental Botany* 57:1353–1362.
- Shenoy V. V. and Y. Kalagudi (2005)** Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances* 23:501-513.
- Simpson R. J., A. Oberson, R. A. Culvenor, M. H. Ryan, E. J. Veneklaas, H. Lambers, J. P. Lynch, P. R. Ryan, E. Delhaize, F. A. Smith, S. E. Smith, P. R. Harvey and A. E. Richardson (2011)** Strategies and agronomic

interventions to improve the phosphorus-use efficiency of farming systems. *Plant Soil* 349:89-120.

**Soil Survey Staff. (1999)** Soil Taxonomy: a basic system of soil classification for marking and interpreting soil survey. 2nd ed. United Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. Agriculture Handbook, Washington, DC. 436 p.

**Syers J. K., A. E. Johnston and D. Curtin (2008)** Efficiency of Soil and Fertilizer Phosphorus Use. *In: Bolletín FAO Fertilizer and Plant Nutrition* 18 pp. 01-63.

**Tamhane R. V., D. P. Motiramani, Y. P. Bali, R. L. Donahue (1986)** Suelos ácidos. *In: Suelos: su química y fertilidad en zonas tropicales.* Diana (eds). México. pp: 198-212.

**Tisdale S. L., W. L. Nelson and J. D. Beaton (1985)** Elements required in plant nutrition. *In: Soil fertility and fertilizers.* Macmillan Publishing Company, New York. 4a edición. 615 p.

**Torres-Aquino M. (2003)** Mecanismos implicados en la absorción y translocación de fósforo en la simbiosis micorrízica. [http://oeidrus.zacatecas.gob.mx/oeidrus\\_zac/zacatecas/revista/VA6/23.ht](http://oeidrus.zacatecas.gob.mx/oeidrus_zac/zacatecas/revista/VA6/23.ht)

**Trachsel S., S. Kaeppler, K. Brown and J. Lynch (2010)** Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant and Soil* 341:75-87.

**Ubaldo Estrada E (2015)** Evaluación de la Contribución de las Raíces Axilares en la Eficiencia en la Adquisición de Fósforo en Maíz Nativo de la Meseta P'urhépecha. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 71 p.

**Van Kauwenbergh S. J. (2010)** World phosphate rock reserves and resources. International Fertilizer Development Center, Muscle Shoals. Alabama 35662. U.S.A. Technical Bulletin T-75.

**Vance C. P., C. Uhde-Stone and D. L. Allan (2003)** Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a non-renewable resource. *New Phytologist* 157:423-447.

- Wang X., J. Shen and H. Liao (2010)** Plant Science Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops. *Plant Science* 179:302-306.
- Wardyn B. M. and W. K. Russell (2004)** Resource allocation in a breeding for phosphorus concentration in maize grain. *Crop Science* 44:753-757.
- Wissuwa M. and N. Ae (2001)** Genotypic differences in the presence of hairs on root and gynophores of peanuts (*Arachis hypogea* L.) and their significance for phosphorus uptake. *Journal Experimental Botany* 52:1703-1710.
- Yan X., H. Liao, S. E. Beebe, M. W. Blair and J. P. Lynch (2004)** QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. *Plant and Soil* 265:17-29.
- Zapata F. and R. N Roy (2007)** Utilización de las rocas fosfóricas para una agricultura sostenible. In: Boletín FAO fertilizantes y nutrición vegetal 13. <http://www.fao.org/docrep/010/y5053s/y5053s00.htm>
- Zhu J. (2003)** Composite interval mapping and physiological efficiency of root traits conferring phosphorus efficiency in maize (*Zea mays* L.) PhD thesis. Pennsylvania State University, USA.
- Zhu J. and J. P. Lynch (2004)** The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Functional Plant Biology* 31:949-958.
- Zhu J., S. M. Kaepler and J. P. Lynch (2005a)** Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.). *Functional Plant Biology* 32:1-14.
- Zhu J., S. M. Kaepler and J. P. Lynch (2005b)** Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. *Plant and Soil* 270:299-310.
- Zhu J., S. M. Mickelson, S. M. Kaepler and J. P. Lynch (2006)** Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. *Theoretical of Applied Genetics* 113:1-10.

**Cuadro 1.** Propiedades físicas y químicas de la capa superficial del suelo (0-20 cm) en los suelos de Charapan, Pichátaro, Erongarícuaro y Charahuén, Michoacán México.

Características del suelo	Charapan	Pichátaro	Erongarícuaro	Charahuén
Arena (%)	63.8	53.7	49.4	55.1
Limo (%)	29.6	32.7	34.5	37.6
Arcilla (%)	7.4	13.6	15.9	7.3
pH (H <sub>2</sub> O) 1:2	5.2	6.1	6.5	5.9
K (mg kg <sup>-1</sup> )	85.5	64.4	84.8	436
Ca (mg kg <sup>-1</sup> )	930	1583	2456	1684
Mg (mg kg <sup>-1</sup> )	36.8	37.5	80.5	31.7
Fe (mg kg <sup>-1</sup> )	31.2	57.1	62.8	39.7
Mn (mg kg <sup>-1</sup> )	3.1	6.5	29.8	6.4
N inorgánico (mg kg <sup>-1</sup> )	10.6	18.9	28.9	12.7
Materia orgánica (%)	2.7	3.6	3.2	2.6
CIC (cmol kg <sup>-1</sup> )	5.3	14.7	21.1	12.3
P disponible (g P kg <sup>-1</sup> )	0.28	1.22	6.8	3.20

**Cuadro 2.** Clasificación de las variedades de maíz de la Meseta P'urhépecha utilizadas en el estudio.

ID	Variedad	Precocidad	GM	IEF_V8 <sup>§</sup>	IEF_R6 <sup>§§</sup>
17	ZPT-2	Precoz	C	-	-
99	TZU-7	Precoz	C	I	ME
140	Cruz Gorda	Precoz	CM	-	-
189	El Tigre	Precoz	CM	-	-
199	CHEDE	Precoz	CM	E	-
135	HV-313XDE	Precoz	HxC	-	ME
185	CIMMYT-1	Precoz	HxC	E	E
193	NACI-1	Precoz	HxC	-	-
234	Macho-I-04	Precoz	S	ME	ME
236	Macho-II-03	Precoz	S	ME	-
62	PICH-1	Intermedio	C	ME	-
206	Tepetate	Intermedio	CM	-	-
214	Mojonera	Intermedio	CM	-	-
181	Macho-III-04	Intermedio	S	E	I
230	Macho II-04	Intermedio	S	-	-
243	Ocelote	Intermedio	cv	-	I
6	SHUI-2	Tardío	C	ME	E
63	CB-2	Tardío	C	ME	E
75	ZR-6	Tardío	C	ME	E
109	Paso del muerto	Tardío	CM	ME	-
113	Paso del muerto	Tardío	CM	ME	-
115	Santa Clara	Tardío	CM	ME	-
124	Corupo	Tardío	CM	ME	ME
242	Criollo	Tardío	CM	-	-
117	H-7545	Tardío	HxC	ME	-
127	DP X Tromba	Tardío	HxC	ME	E
241	Macho-IV-05	Tardío	S	E	-

Grupo de mejoramiento: Criollo (C), Criollo mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Sintético (S) y Cultivar mejorado (Cv). Índice de eficiencia a fósforo (IEF): Eficiente (E), Moderadamente eficiente (ME) e Ineficiente (I). <sup>§</sup> Índice de eficiencia a fósforo obtenido en etapa vegetativa V8 (Bayuelo-Jiménez y col., 2011); <sup>§§</sup> Índice de eficiencia a fósforo obtenido en etapa vegetativa R6 (Bayuelo y Ochoa-Cadavic, 2014).

**Cuadro 3.** Cuadrado medio de error para los parámetros de crecimiento y arquitectura de la raíz de las 27 variedades de maíz cultivadas en Charapan, Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (A P) dosis de fósforo.

Variable	AP	BP	Cuadrado medio							
			Loc	P	Gen	P (Loc)	Loc x Gen	PxGen	Loc*P*Gen	
<i>G/</i>			3	1	26	3	26	26	26	
Peso seco del vástago (g planta <sup>-1</sup> )	73.7 a	67.4 b	440.2 ***	71 ***	14.7 ***	7.5 **	3.8 ***	3.1 ***	4.0 ***	
Peso seco de raíz (g planta <sup>-1</sup> )	12.3 a	11.2 b	2071.1 ***	52.9 ***	25.1 ***	17.5 ***	7.6 ***	2.6 ***	5.1 ***	
Peso seco de espiga (g planta <sup>-1</sup> )	3.9 a	3.8 a	166.5 ***	1.0 ns	48.1 ***	2.3 ns	2.0 ***	19.3 ***	2.5 ***	
[P] vástago (mg P g <sup>-1</sup> )	1.8 a	1.8 a	168.4 ***	0.1 ns	3.3 ***	2.5 ns	2.6 ***	2.0 **	2.0 ***	
[P] raíz (mg P g <sup>-1</sup> )	0.8 a	0.8 a	149.8 ***	3.8 ns	6.5 ***	0.6 ns	2.7 ***	2.8 ***	2.8 ***	
[P] espiga (mg P g <sup>-1</sup> )	3.3 a	3.2 a	3.4 *	1.7 ns	69.5 ***	0.7 ns	2.4 ***	13.6 ***	5.4 ***	
Contenido de P en vástago ( mg P)	137.6 a	125.4 b	725.9 ***	59.1 ***	11.5 ***	9 **	3.7 ***	2.8 ***	4.3 ***	
Contenido de P en raíz (mg P)	11.8 a	10.4 b	2039.3 ***	28.9 ***	22.8 ***	6.3 **	6.0 ***	2.4 ***	4.7 ***	
Contenido de P en espiga (mg P)	13.3 a	12.4 b	267.9 ***	21.6 ***	79.3 ***	14.8 ***	3.8 ***	22.8 ***	3.5 ***	
Contenido total de P (mg P)	162.8 a	148.3 b	879.0 ***	72.1 ***	15 ***	12.6 ***	4.3 ***	2.5 ***	4.8 ***	
Relación raíz: vástago	0.16 a	0.15 a	514.5 ***	0.6 ns	16.5 ***	2.8 **	8.8 ***	4.8 ***	5.7 ***	

EAF (mg P g <sup>-1</sup> raíz)	14.7 a	14.6 a	230.1 ***	1.0 ns	9.2 ***	7.4 **	6.0 ***	3.1 ***	4.1 ***
EUf (g PS mg P)	0.5 a	0.5 a	178 ***	0.2 ns	3.8 ***	3.1 ns	2.8 ***	1.7 *	2.2 ***
Número de raíces nodales	37.1 a	35.2 b	6.0 **	8.3 *	4.8 ***	0.6 ns	1.7 ***	2.3 ***	2.4 ***
Ángulo de las raíces nodales (°)	36.9 a	35.7 a	2.0 ns	2.0 ns	2.1 **	1.2 ns	1.8 ***	1.0 ns	3.6 ***
Longitud de raíz nodal (cm)	6.7 a	6.7 a	57.8 ***	0.0 ns	5.2 ***	0.5 ns	2.4 ***	2.8 ***	2.4 ***
Diámetro de raíz nodal (cm)	3.3 a	3.0 b	30.6 ***	6.5 ns	4.0 ***	1.5 ns	2.6 ***	1.4 *	2.3 ***
Ramificación de raíz nodal	24.8 b	26.7 a	41.3 ***	4.2 *	4.2 ***	2.0 ns	2.9 ***	2.6 ***	3.6 ***

gl: grados de libertad. Localidad (Loc), Nivel de fósforo (P), Genotipos (Gen).

No significativo (ns) \* Significativo a  $P < 0.05$  \*\* Significativo a  $P < 0.01$  \*\*\* Significativo a  $P < 0.001$ .

**Cuadro 4.** Eficiencia en la adquisición y utilización de fósforo de los 27 genotipos de maíz, de acuerdo al grado de precocidad en las cuatro localidades de estudio con diferentes dosis de fertilización.

Precocidad	P	Eficiencia en la adquisición (mg Pg <sup>-1</sup> )				Eficiencia en la utilización (g PS mg P)			
		CA	ER	PI	CHA	CA	ER	PI	CHA
Precoz	AP	14.4 bA	13.1 cA	20.7 aA	14.3 bA	0.71 aA	0.49 cA	0.57 bAB	0.57 bA
	BP	13.3 bA	12.9 cA	19.9 aA	14.0 bA	0.71 aA	0.49 cA	0.60 bB	0.54 cA
Intermedio	AP	14.5 bA	13.4 cA	16.8 aB	11.7 cB	0.72 aA	0.50 cA	0.60 bB	0.59 bA
	BP	14.3 bA	12.8 cA	21.3 aA	14.5 bA	0.71 aA	0.51 cA	0.56 bA	0.55 bA
Tardío	AP	14.5 bA	12.9 bA	19.2 aA	10.8 cB	0.69 aA	0.51 cA	0.56 bA	0.58 bA
	BP	13.6 bA	12.8 cA	16.8 aB	11.3 dB	0.70 aA	0.51 cA	0.59 bAB	0.57 bA

Localidades de estudio CA: Charapan, ER: Erongaricuaró, PI, Pichátaro y CHA: Charahuén.

Medias con letras iguales en filas para cada variable por nivel de P (minúsculas) y entre grupos de madurez (mayúsculas) por nivel de P, son estadísticamente iguales entre (Duncan, 0.05).

**Cuadro 5.** Número, longitud y ramificación de las raíces nodales de acuerdo al grado de precocidad en las cuatro localidades de estudio.

		Raíces nodales													
Precocidad	P	Número				Longitud				Ramificación					
		CA	ER	PI	CHA	CA	ER	PI	CHA	CA	ER	PI	CHA		
Precoz	AP	35.7 bA	39.2 aA	32.5 cB	35.1 bB	5.1 bA	8.0 aA	5.3 bA	7.4 aA	23.1 bA	27.5 aA	22.8 bB	23.4 bB		
	BP	34.0 abA	37.2 aA	30.7 cB	36.1 aA	5.8 cA	7.9 aA	4.9 bB	7.1 bA	23.6 aA	25.6 aB	23.6 aA	25.4 aB		
Intermedio	AP	35.3 bA	39.3 aA	34.3 bB	40.7 aA	6.0 bAB	8.4 aA	6.3 bA	7.5 aA	24.2 bA	28.7 aA	25.9 abA	27.7 aA		
	BP	32.0 aA	35.0 aA	32.8 aB	37.4 aA	5.8 bA	8.1 aA	5.6 bAB	7.3 aA	25.4 bA	28.1aAB	23.4 cA	28.8 aA		
Tardío	AP	36.3 bA	40.4 aA	37.3 abA	39.6 abA	6.5 bAB	8.0 aA	5.8 bA	7.6 aA	20.9 cA	29.0 aA	22.9 cB	25.1 bAB		
	BP	34.5 aA	36.0 aA	35.9 aA	38.9 aA	6.6 bA	8.2 aA	6.2 bA	7.9 aA	24.2 cA	29.2 aA	25.2 cA	27.3 bAB		

Localidades de estudio CA: Charapan, ER: Erongaricuaró; PI, Pichátaro y CHA: Charahuén.

Medias con letras iguales en cada fila para cada variable y nivel de P (minúsculas) y entre grupos de madurez (mayúsculas) por nivel de P, son estadísticamente iguales entre (Duncan, 0.05).

**Cuadro 6.** Valores propios y proporción de la varianza total explicada por los componentes principales (CP) con base en la matriz de correlación aplicada a 28 características de crecimiento de 27 genotipos comunes de maíz cultivados en cuatro localidades de la Meseta P'urhépecha.

Componentes principales	Valores propios	Diferencias	Proporción	Valor Acumulado
1	8.41	3.47	0.30	0.30
2	4.94	0.60	0.18	0.48
3	4.34	1.59	0.16	0.63
4	2.75	0.61	0.10	0.73
5	2.13	0.27	0.08	0.81
6	1.86	0.72	0.07	0.87
7	1.14	0.41	0.04	0.91

**Cuadro 7.** Selección de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) en las localidades de Charapan (CA), Erongaricuaró (ER), Pichátaro (PI), Charahuén (CHA) y experimentos combinados. Los genotipos se ordenaron de acuerdo al índice de eficiencia (IEF) de Charapan.

ID	Variedades	M <sup>a</sup>	GM <sup>b</sup>	Exp. 1			Exp. 2			Exp. 3			Exp. 4			Exps 1+2+3+4		
				CA			ER			PI			CHA			Unión		
				ID	IEP <sup>c</sup>	Gr <sup>d</sup>	ID	IEP	Gr	ID	IEP	Gr	ID	IEP	Gr	ID	IEP	Gr
6	SHUI-2	T	C	6	0.30	E	6	0.22	E	6	1.31	E	17	0.68	E	63	0.45	E
62	PICH-1	I	C	62	0.54	E	75	0.16	E	75	0.82	E	63	0.53	E	75	0.82	E
63	CB-2	T	C	63	0.57	E	99	0.66	E	214	1.00	E	75	0.73	E	109	0.80	E
75	ZR-6	T	C	75	0.64	E	109	0.16	E	62	0.00	ME	109	0.37	E	117	0.52	E
109	Paso del muerto	T	CM	109	0.73	E	117	0.47	E	63	0.28	ME	236	0.94	E	127	0.43	E
113	Paso del muerto	T	CM	113	0.18	E	124	0.44	E	109	0.46	ME	241	0.77	E	6	0.30	ME
117	H-7545	T	HxC	117	0.15	E	127	0.56	E	113	-0.05	ME	62	-0.01	ME	17	0.05	ME
127	DP X Tromba	T	HxC	127	0.42	E	140	0.45	E	115	0.11	ME	115	0.15	ME	62	0.15	ME
185	CIMMYT-1	P	HxC	185	0.44	E	193	0.30	E	117	-0.07	ME	117	0.19	ME	113	0.02	ME
206	Tepetate	I	CM	206	0.51	E	206	0.23	E	124	0.03	ME	135	-0.03	ME	115	-0.10	ME

214	Mojonera	I	CM	214	0.32	E	234	0.34	E	127	0.04	ME	181	-0.15	ME	181	-0.06	ME
17	ZPT-2	P	C	17	0.09	ME	242	0.61	E	135	-0.18	ME	185	-0.03	ME	206	0.33	ME
115	Santa Clara	T	CM	115	0.07	ME	63	0.01	ME	140	-0.15	ME	199	0.15	ME	214	0.12	ME
124	Corupo	T	CM	124	-0.25	ME	113	0.09	ME	181	-0.16	ME	230	0.16	ME	230	0.01	ME
135	HV-313XDE	P	HxC	135	-0.15	ME	135	-0.07	ME	199	0.16	ME	242	0.10	ME	236	0.18	ME
181	Macho- III-04	I	S	181	-0.35	ME	181	-0.33	ME	230	-0.09	ME	243	-0.17	ME	242	0.24	ME
193	NACI-1	P	HxC	193	-0.27	ME	185	0.00	ME	241	0.11	ME	6	-0.31	I	99	-0.68	I
199	CHEDE	P	CM	199	-0.35	ME	189	-0.27	ME	242	0.25	ME	99	-0.49	I	124	-0.48	I
230	Macho-II-04	I	S	230	-0.28	ME	214	-0.12	ME	17	-0.44	I	113	-0.20	I	135	-0.27	I
234	Macho-I-04	P	S	234	0.00	ME	230	-0.23	ME	99	-0.46	I	124	-0.83	I	140	-0.24	I
236	Macho-II-03	P	S	236	-0.35	ME	243	-0.20	ME	185	-0.79	I	127	-0.38	I	185	-0.21	I
241	Macho- IV-05	T	S	241	-0.29	ME	17	-0.56	I	189	-0.24	I	140	-0.29	I	189	-0.30	I
242	Criollo	T	CM	242	-0.17	ME	62	-0.48	I	193	-0.62	I	189	-0.31	I	193	-0.20	I
99	TZU-7	P	C	99	-0.64	I	115	-0.38	I	206	-0.38	I	193	-0.31	I	199	-0.16	I
140	Cruz Gorda	P	CM	140	-0.48	I	199	-0.63	I	234	-0.38	I	206	-0.51	I	234	-0.71	I

189	El Tigre	P	CM	189	-0.58	I	236	-0.45	I	236	-0.24	I	214	-0.27	I	241	-0.50	I
243	Ocelote	I	Cv	243	-0.82	I	241	-0.97	I	243	-0.32	I	234	-0.48	I	243	-0.52	I
			E	(0.15 > IEF < 0.73)			(0.16 > IEF < 0.66)			(0.82 > IEF > 1.31)			(0.37 > IEF < 0.94)			(0.43 > IEF < 0.82)		
			ME	(-0.35 > IEF < 0.09)			(-0.33 > IEF < 0.09)			(-0.18 > IEF < 0.46)			(-0.17 > IEF < 0.19)			(-0.10 > IEF < 0.33)		
			I	(-0.82 > IEF < -0.48)			(-0.97 > IEF < -0.38)			(-0.79 > IEF < -0.46)			(-0.38 > IEF < -0.40)			(-0.71 > IEF < -0.16)		

<sup>a</sup> M: Precocidad: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T)

<sup>b</sup> GM: Grupo de mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).

<sup>c</sup> IEF: Índice de eficiencia fósforo obtenido del análisis de componentes principales.

<sup>d</sup> Gr: Grupo de eficiencia a fósforo: Eficiente (E), Moderadamente eficiente (ME) e Ineficiente.

**Cuadro 8.** Número, longitud y ramificación de raíces nodales de acuerdo al grupo de eficiencia a fósforo en las diferentes localidades de estudio.

Eficiencia	P	Raíces nodales											
		Número				Longitud (cm)				Ramificación			
		CA	ER	PI	CHA	CA	ER	PI	CHA	CA	ER	PI	CHA
I	AP	35 b	40 a	32 c	41 a	5.6 b	7.5 a	5.1 c	7.6 a	28.1ab	29.9 a	23.5 b	25.0ab
	BP	34ab	34ab	30 b	37 a	5.2 b	7.9 a	4.8 b	7.3 a	25.3 a	27.0 a	24.0 a	26.2 a
ME	AP	36 a	39 a	35 a	37a	5.6 c	8.4 a	5.6 c	7.4 b	21.4 c	27.4 a	23.9 b	25.5 a
	BP	34 b	37 b	34 a	36a	6.2 b	8.3 a	5.8 b	7.6 a	24.0 b	28.0 b	23.1ab	26.9 a
E	AP	36 b	41 a	41 a	36 b	6.1 b	8.0 a	7.7ab	7.2ab	21.5 b	28.2 a	21.3 b	24.0 b
	BP	34 b	36 b	37 b	42 a	6.2 b	7.9 a	6.4 b	7.5 a	24.0 b	27.6ab	29.7 a	28.0 a

Charapan (CA), Erongaricuaró (ER), Pichátaro (PI) y Charahuén (CHA).

Grupos de eficiencia; ineficientes (I), moderadamente eficientes (ME) y eficientes (E).

Medias con letras iguales en cada fila para cada variable y nivel de P, son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).

**Cuadro 9.** Media del peso seco total y eficiencia en la adquisición de fósforo en variedades de maíz cultivadas en un suelo deficiente de fósforo con reducida (BP) y alta (AP) dosis de fertilización fosfatada. Los genotipos se ordenaron de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) del peso seco total acoplado con grupos de respuesta.

ID	Variedades	M <sup>a</sup>	GM <sup>b</sup>	Peso seco total (g planta <sup>-1</sup> )				Eficiencia en la adquisición de fósforo (mg P g <sup>-1</sup> raíz)				
				BP	AP	IEF	PSTsd	GR <sup>d</sup>	BP	AP	EAPsd	GR
75	ZR-6	T	C	102.6	111.9	0.82	1.54	ER	13.3	16.6	0.72	ER
117	H-7545	T	HxC	99.9	92.7	0.52	0.19	ER	14.9	13.9	-0.31	ENR
63	CB-2	T	C	100.3	100.8	0.45	0.68	ER	13.0	14.0	-0.34	ENR
206	Tepetate	I	CM	81.3	92.5	0.33	0.05	ER	16.8	15.9	0.37	ER
6	SHUI-2	T	C	98.0	112.8	0.30	1.44	ER	13.4	15.0	0.36	ER
242	Criollo	T	CM	93.8	98.0	0.24	0.67	ER	13.0	13.4	-0.51	ENR
214	Mojonera	I	CM	86.2	92.9	0.12	0.15	ER	11.9	12.6	-0.73	ENR
113	Paso del muerto	T	CM	83.1	89.6	0.02	0.02	ER	14.0	14.1	-0.25	ENR
230	Macho II-04	I	S	75.1	98.0	0.01	0.50	ER	17.0	15.6	0.30	ER
109	Paso del muerto	T	CM	89.8	87.0	0.80	-0.20	ENR	13.9	13.9	-0.27	ENR
127	DP X Tromba	T	HxC	93.9	84.8	0.43	-0.31	ENR	14.6	14.6	-0.05	ENR
236	Macho-II-03	P	S	77.7	84.9	0.18	-0.33	ENR	15.7	16.4	0.59	ER
62	PICH-1	I	C	78.4	82.5	0.15	-0.41	ENR	16.6	13.6	-0.39	ENR
17	ZPT-2	P	C	79.4	83.8	0.05	-0.44	ENR	16.1	18.2	1.04	ER

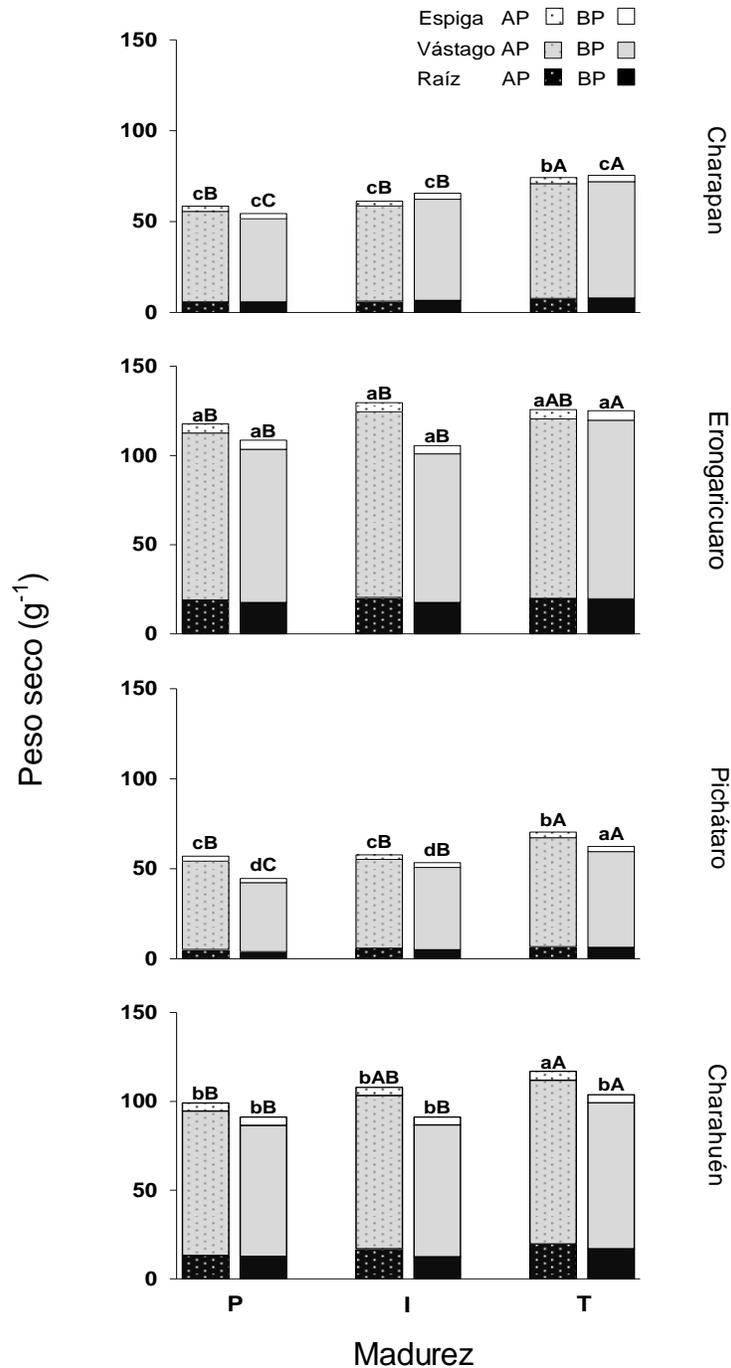
115	Santa Clara	T	CM	87.6	100.9	-0.10	0.70	NER	13.7	13.5	-0.43	NENR
199	CCHEDE	P	CM	74.6	93.0	-0.16	0.03	NER	13.5	15.3	0.23	NER
124	Corupo	T	CM	80.0	94.3	-0.48	0.28	NER	13.4	13.3	-0.52	NENR
241	Macho-IV-05	T	S	79.6	93.4	-0.50	0.14	NER	12.6	15.2	0.19	NER
243	Ocelote	I	CV	82.3	92.8	-0.52	0.04	NER	15.0	11.3	-1.21	NENR
181	Macho-III-04	I	S	70.3	76.2	-0.06	-0.90	NENR	17.0	15.6	0.35	NER
193	NACI-1	P	HxC	80.8	81.3	-0.20	-0.54	NENR	17.0	17.3	0.90	NER
185	CIMMYT-1	P	HxC	73.0	72.0	-0.21	-1.21	NENR	15.2	16.1	0.37	NER
140	Cruz Gorda	P	CM	75.4	87.8	-0.24	-0.19	NENR	14.5	16.1	0.42	NER
135	HV-313XDE	P	HxC	65.7	78.3	-0.27	-0.69	NENR	15.1	14.5	-0.11	NENR
189	El Tigre	P	CM	74.9	78.0	-0.30	-0.87	NENR	15.4	15.4	0.15	NER
99	TZU-7	P	C	73.2	84.1	-0.68	-0.24	NENR	14.2	12.2	-0.88	NENR
234	Macho-I-04	P	S	72.2	87.9	-0.71	-0.09	NENR	13.7	14.9	0.02	NER

<sup>a</sup> Precocidad: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T). <sup>b</sup> GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Sintético (S), Cultivar (cv). <sup>c</sup> Índice de eficiencia fósforo obtenido del análisis de componentes principales. <sup>d</sup> Valor estandarizado del peso seco total (PSTsd) en condiciones de AP. <sup>d</sup> Respuesta a fósforo (GR) se expresó como el peso seco total o EAFsd en condiciones de AP. Se definieron cuatro categorías: eficiente y responde (ER), eficiente y no responde (ENR), no eficiente y responde (NER), no eficiente y no responde (NENR).

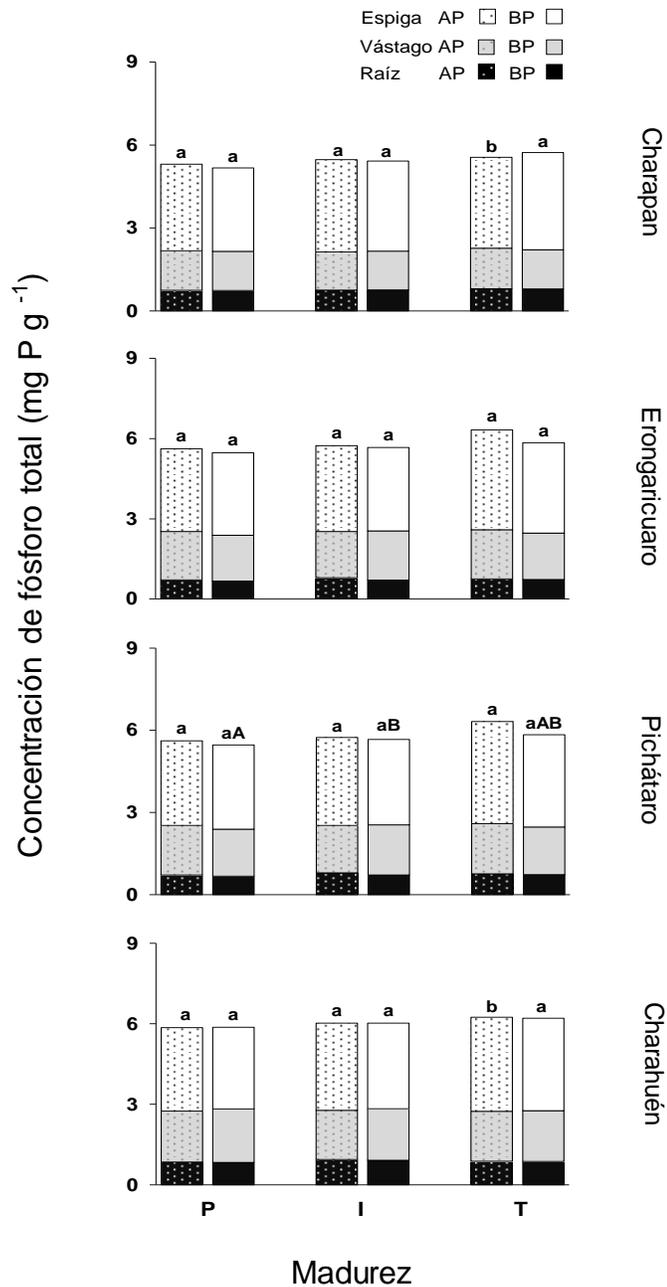
**Cuadro 10.** Correlación entre las variables de arquitectura radical, peso seco total y contenido de fósforo de acuerdo al grupo de eficiencia.

	Arquitectura Radical							
	Longitud (cm)		Número		Ramificación		Diámetro (cm)	
	AP	BP	AP	BP	AP	BP	AP	BP
<b>Ineficientes</b>								
Peso seco vástago (mg planta <sup>-1</sup> )	0.62 ***	0.75 ***	0.64 ***	0.43 *	0.29 ns	0.28 ns	0.39 ns	0.59 ***
Contenido P vástago ( mg P)	0.55 **	0.76 ***	0.58 ***	0.42 *	0.31 ns	0.27 ns	0.28 ns	0.59 ***
<b>Moderadamente eficientes</b>								
Peso seco vástago (mg planta <sup>-1</sup> )	0.67 ***	0.66 ***	0.44 **	0.51 ***	0.38 **	0.51 ***	0.55 ***	0.55 ***
Contenido P vástago ( mg P)	0.68 ***	0.66 ***	0.40 **	0.48 ***	0.40 **	0.47 **	0.46 **	0.46 **
<b>Eficientes</b>								
Peso seco vástago (mg planta <sup>-1</sup> )	0.59 ***	0.50 **	0.43 *	0.38 *	0.70 ***	0.30 ns	0.67 ***	0.59 ***
Contenido P vástago ( mg P)	0.58 ***	0.54 **	0.41 *	0.29 ns	0.71 ***	0.36 ns	0.54 **	0.67 ***

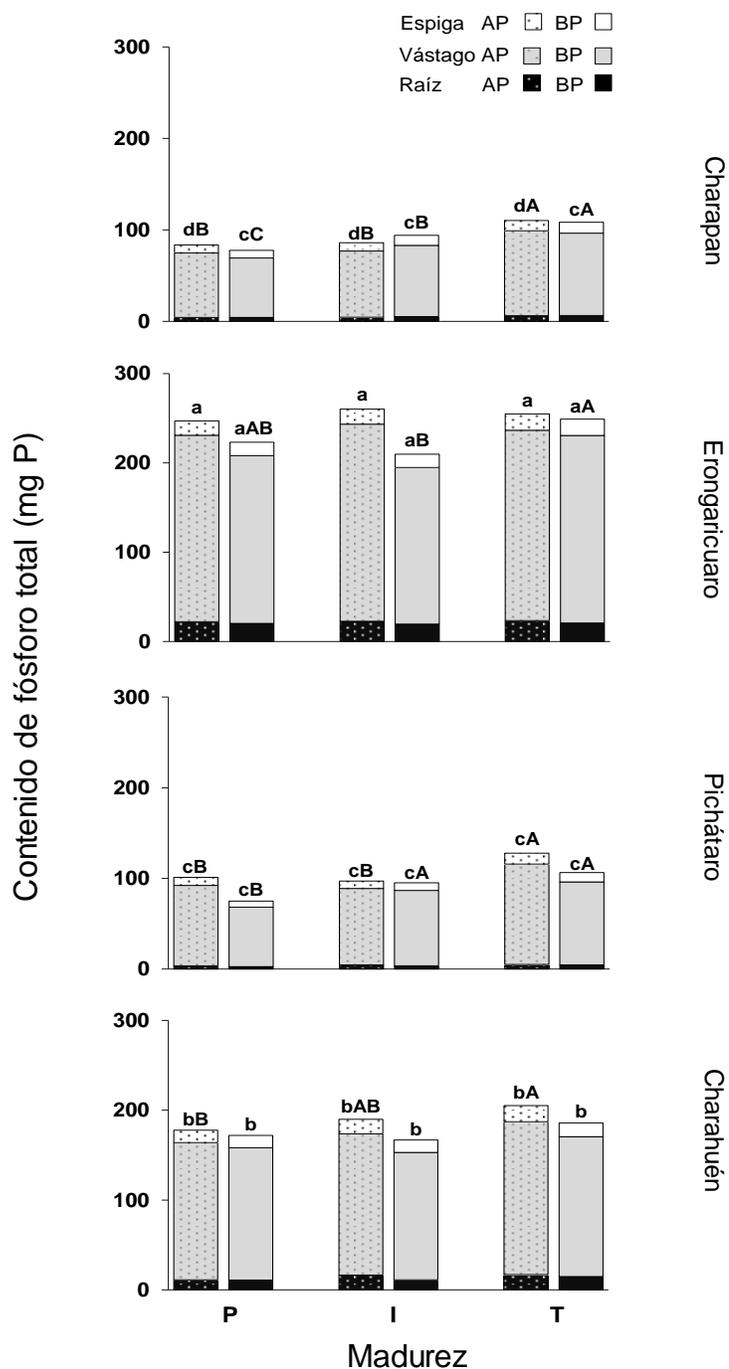
No significativo (ns) \* Significativo a  $P < 0.05$  \*\* Significativo a  $P < 0.01$  \*\*\* Significativo a  $P < 0.001$ .



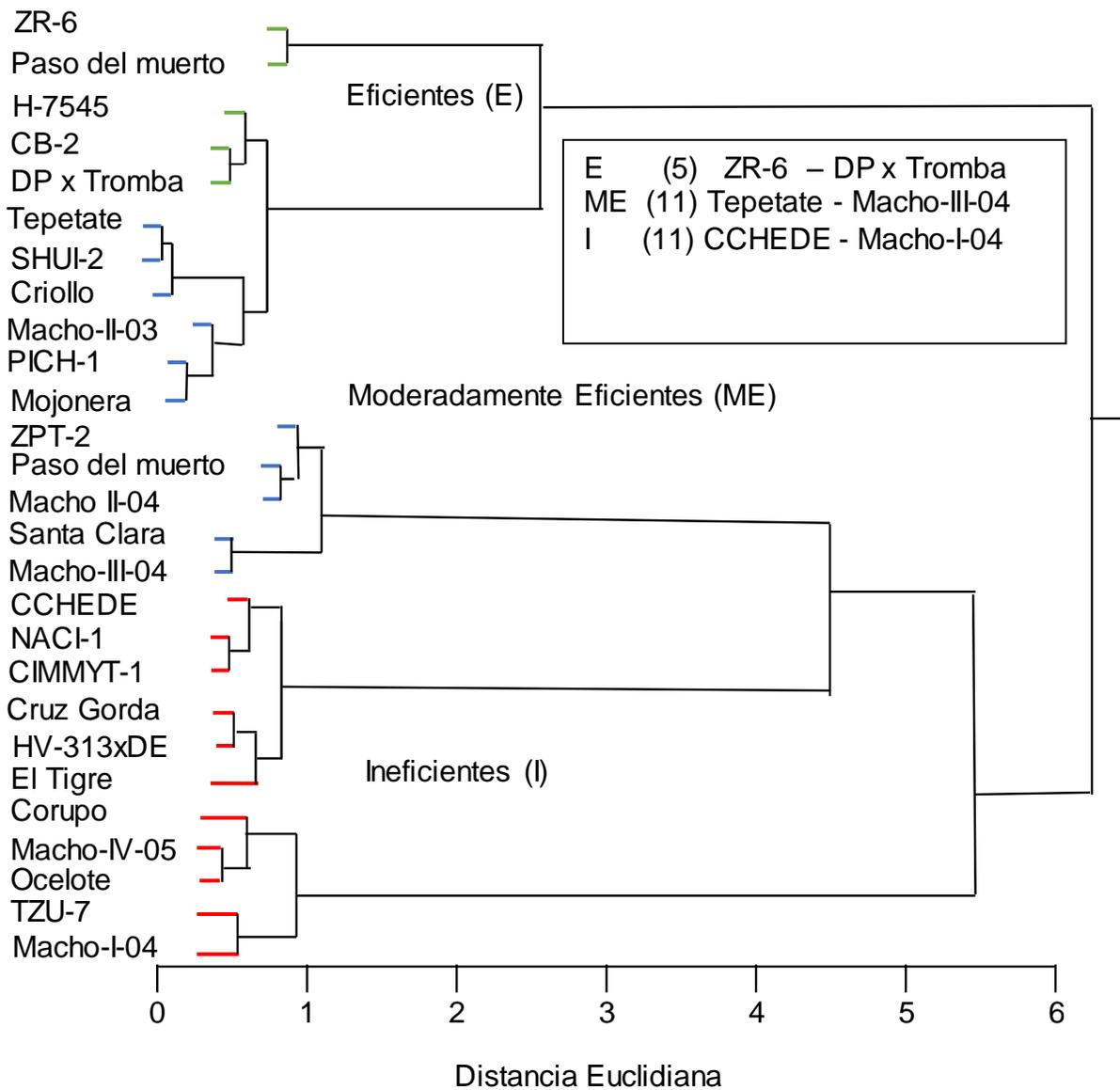
**Figura 2.** Peso seco de la raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T). Las barras representan la media de 10, 6 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de madurez (mayúsculas) por nivel de P, son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



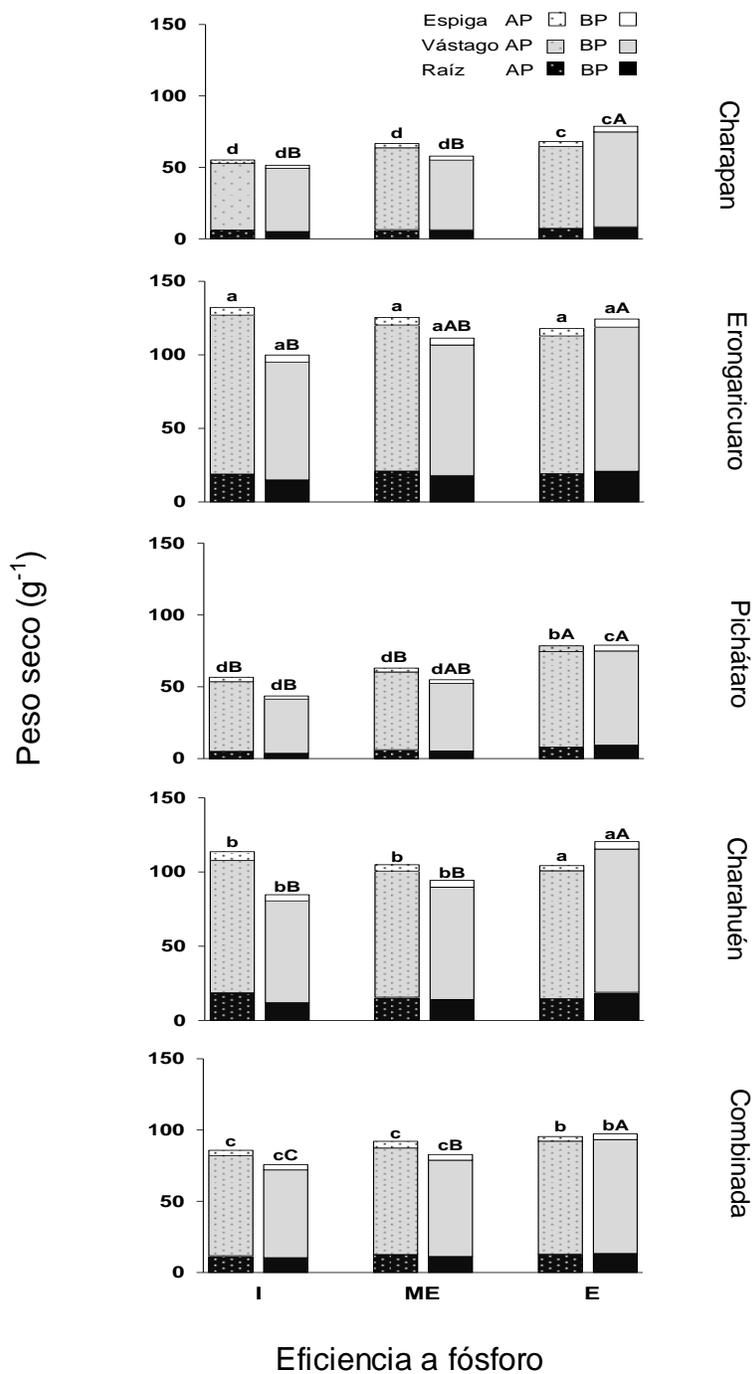
**Figura 3.** Concentración de fósforo en raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T). Las barras representan la media de 10, 6 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de madurez (mayúsculas) por nivel de P, son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



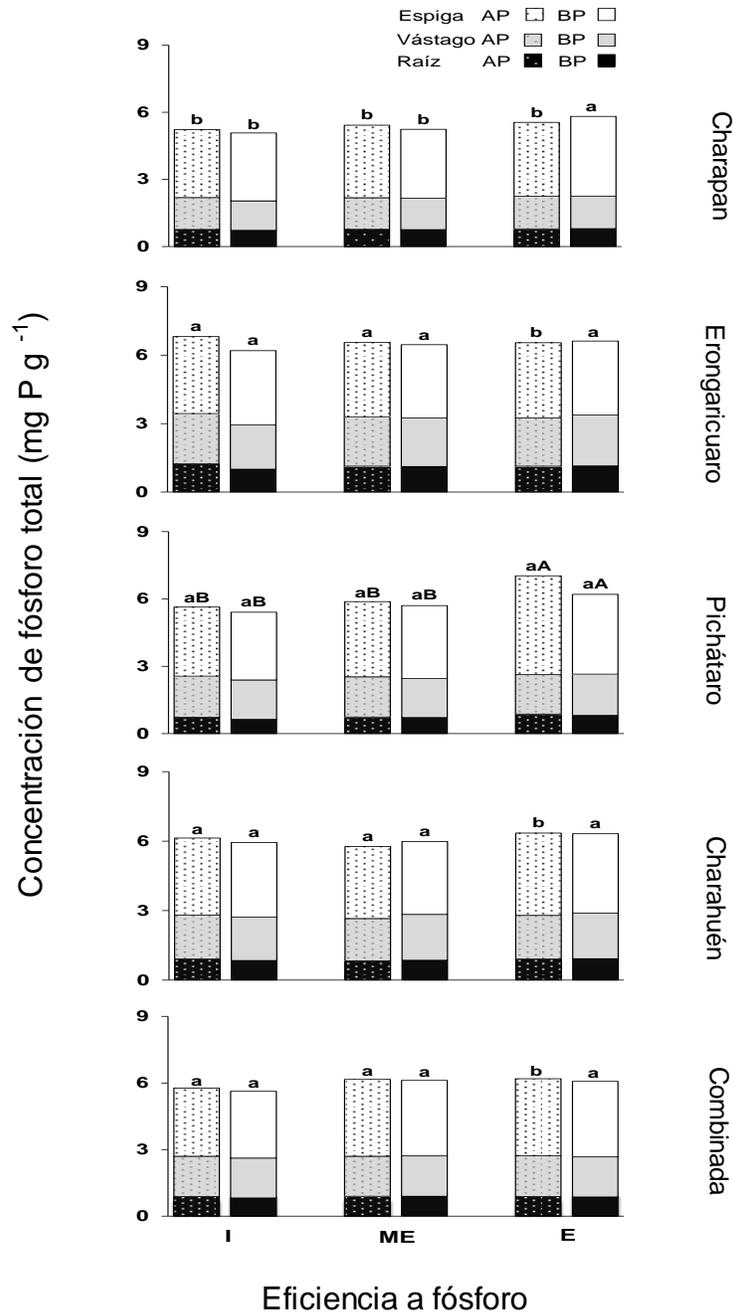
**Figura 4.** Contenido de fósforo en raíz, vástago y espiga en maíces de maduración precoz (P), intermedia (I) y tardía (T). Las barras representan la media de 10, 6 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de madurez (mayúsculas) por nivel de P, son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



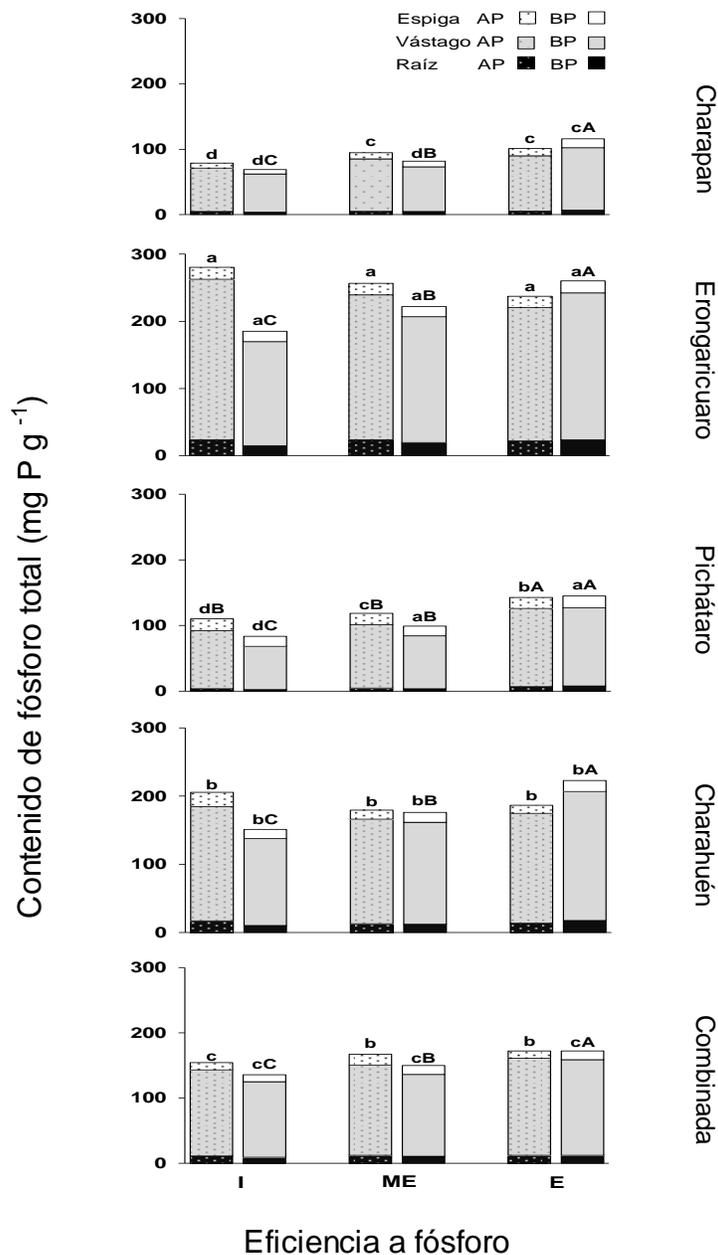
**Figura 5.** Clasificación combinada de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) de cada genotipo. Los grupos I, ME y E representan los genotipos ineficientes (11), moderadamente eficientes (11) y eficientes (5), respectivamente.



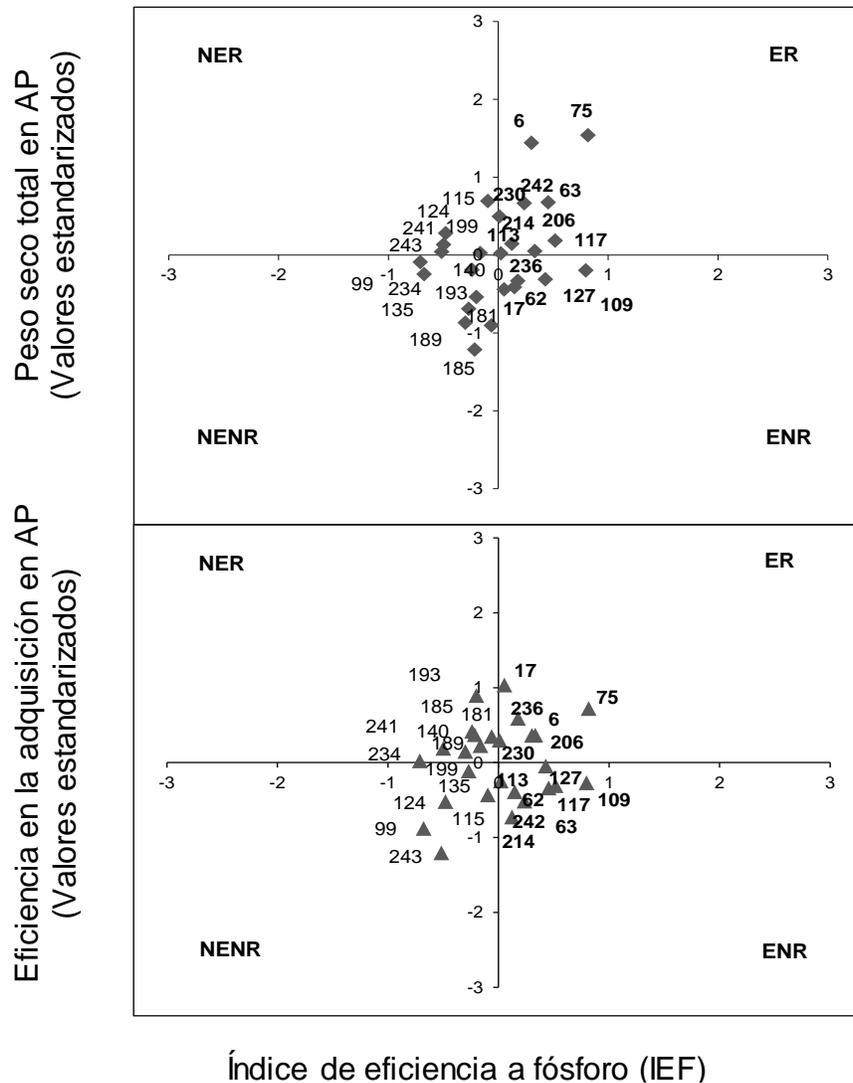
**Figura 6.** Peso seco de la raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida (I), moderada (ME) y alta eficiencia (E) a fósforo. Las barras representan la media de 4, 12 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de eficiencia (mayúsculas) por nivel de fósforo son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



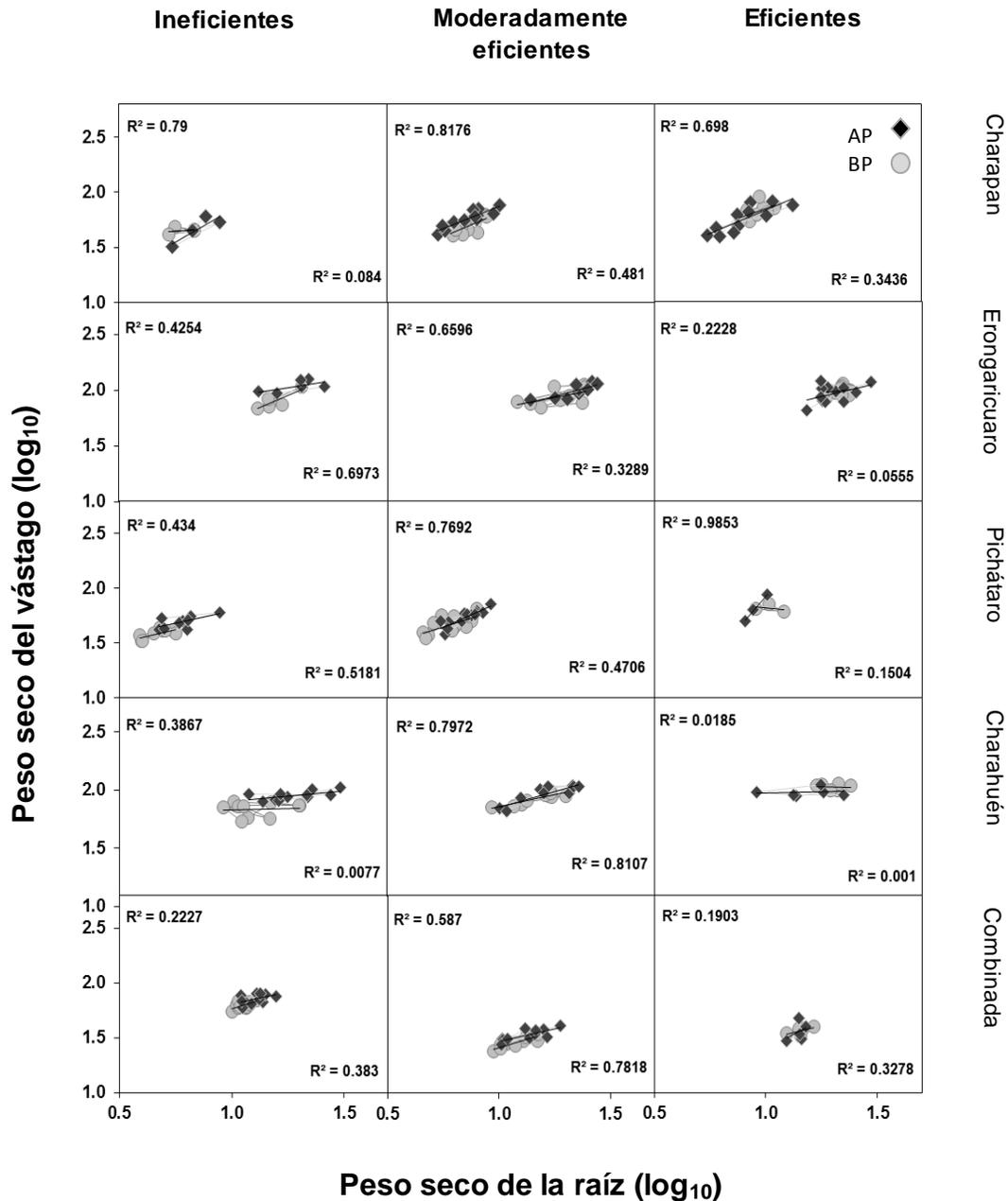
**Figura 7.** Concentración de fósforo raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida (I), moderada (ME) y alta eficiencia (E) a fósforo. Las barras representan la media de 4, 12 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de eficiencia (mayúsculas) por nivel de fósforo son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



**Figura 8.** Contenido de fósforo raíz, vástago y espiga en condiciones de reducida (I), moderada (ME) y alta eficiencia (E) a fósforo. Las barras representan la media de 4, 12 y 11 genotipos, respectivamente. Medias con letras iguales entre localidades (minúsculas) y entre grupos de eficiencia (mayúsculas) por nivel de fósforo son estadísticamente iguales entre sí (Duncan, 0.05).



**Figura 9.** División de los 27 genotipos de maíz de acuerdo al índice de eficiencia a fósforo (IEF) y de los valores estandarizados del peso seco total y la eficiencia en la adquisición de fosforo en AP. La eficiencia a fósforo esta expresada como IEF, que es un índice calculado por análisis de componentes principales. Los valores estandarizados del peso seco total y EAF se estimaron de acuerdo a la siguiente función:  $X_s = (X - \bar{X})/SD$ . Las categorías están representadas con genotipos eficientes con respuesta (ER), no eficientes con respuesta (NER), eficientes sin repuesta (ENR) y no eficientes y sin respuesta (NENR), respectivamente. Se indicó el número de cada genotipo.



**Figura 10.** Relación alométrica (escala logarítmica) entre el peso seco de la raíz y el peso seco del vástago para los diferentes grupos de eficiencia a fósforo (I, ME y E) y localidad en condiciones de alta (AP) y baja (BP) disponibilidad de fósforo. Cada dato representa a 4, 12 y 11 genotipos de Charapan; 6, 9 y 12 genotipos de Erongaricuario, 9, 15 y 3 genotipos de Pichátaro; 11, 10 y 6 genotipos de Charahuén y 11, 11 y 5 genotipos combinados, respectivamente.

## APÉNDICE

**Cuadro A1.** Peso de la raíz, vástago y espiga de las 27 variedades de maíz cultivadas en localidades comunes de Charapan, Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (AP) dosis de fósforo.

ID	Variedades	Pre	GM	Peso seco (g)					
				Raíz		Vástago		Espiga	
				AP	BP	AP	BP	AP	BP
17	ZPT-2	P	C	9.4	9.9	70.7	66.0	3.6	3.6
99	TZU-7	P	C	12.7	10.6	65.8	58.1	5.5	4.4
140	Cruz Gorda	P	CM	10.0	11.0	75.6	61.5	2.1	3.0
189	El Tigre	P	CM	11.2	9.5	63.0	62.5	3.8	3.0
199	CHEDE	P	CM	11.9	10.6	78.4	59.8	2.8	4.3
135	HV-313XDE	P	HxC	10.6	9.0	64.7	53.6	3.1	3.1
185	CIMMYT-1	P	HxC	10.2	9.7	57.9	58.1	3.9	5.2
193	NACI-1	P	HxC	10.1	9.7	67.6	67.1	3.6	4.0
234	Macho-I-04	P	S	12.3	9.9	70.2	59.0	5.3	3.4
236	Macho-II-03	P	S	9.9	10.9	70.1	63.7	4.8	3.1
62	PICH-1	I	C	9.5	9.1	69.2	64.9	3.8	4.3
206	Tepetate	I	CM	13.5	10.5	75.4	66.6	3.6	4.2
214	Mojonera	I	CM	15.5	13.9	72.3	68.6	5.1	3.7
181	Macho-III-04	I	S	9.3	8.4	64.3	58.5	2.6	3.4
230	Macho II-04	I	S	12.1	9.1	82.3	60.9	3.7	5.0
243	Ocelote	I	Cv	14.8	11.9	74.3	68.5	3.7	1.9
6	SHUI-2	T	C	17.9	13.8	85.8	76.9	9.1	7.4
63	CB-2	T	C	14.1	13.8	84.3	82.6	2.3	4.0
75	ZR-6	T	C	13.0	15.4	97.1	84.7	1.7	2.4
109	Paso del muerto	T	C	13.4	13.4	70.5	73.3	3.1	3.1
113	Paso del muerto	T	CM	12.7	11.9	71.0	68.5	5.8	2.6
115	Santa Clara	T	CM	14.9	12.2	81.2	72.2	4.8	3.2
124	Corupo	T	CM	13.1	11.0	77.7	66.1	3.5	2.9
242	Criollo	T	CM	13.7	13.9	80.5	76.3	3.8	3.6
117	H-7545	T	HxC	13.2	13.0	75.1	82.2	4.4	4.7
127	DP X Tromba	T	HxC	11.4	11.4	68.6	76.7	4.9	5.8
241	Macho-IV-05	T	S	12.4	11.1	78.2	63.5	2.8	5.0
DMS	0.05			0.08	0.03	0.60	0.20	0.10	0.11

Madurez: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T). GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).

**Cuadro A2.** Concentración de fósforo en la raíz, vástago y espiga de las 27 variedades de maíz cultivadas en localidades comunes de Charapan, Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (AP) dosis de fósforo.

ID	Variedades	Pre	GM	Concentración de fósforo (mg P g <sup>-1</sup> )					
				Raíz		Vástago		Espiga	
				AP	BP	AP	BP	AP	BP
17	ZPT-2	P	C	1.9	0.9	1.9	1.8	3.0	3.2
99	TZU-7	P	C	1.7	0.8	1.7	1.8	3.2	2.7
140	Cruz Gorda	P	CM	1.7	0.8	1.7	1.8	3.3	3.0
189	El Tigre	P	CM	1.9	0.8	1.9	1.7	3.2	3.3
199	CHEDE	P	CM	2.0	0.8	2.0	1.8	3.0	3.2
135	HV-313XDE	P	HxC	1.8	0.9	1.8	2.0	2.9	3.0
185	CIMMYT-1	P	HxC	1.9	0.8	1.9	1.9	2.8	2.6
193	NACI-1	P	HxC	1.9	0.8	1.9	1.7	3.2	3.0
234	Macho-I-04	P	S	1.8	0.9	1.8	1.8	2.9	2.9
236	Macho-II-03	P	S	1.8	0.9	1.8	1.9	3.7	3.6
62	PICH-1	I	C	1.6	0.8	1.6	1.7	3.6	3.4
206	Tepetate	I	CM	2.0	1.0	2.0	1.8	2.8	3.3
214	Mojonera	I	CM	1.8	1.0	1.8	1.9	4.2	3.4
181	Macho-III-04	I	S	1.9	0.9	1.9	1.9	2.9	2.8
230	Macho II-04	I	S	1.8	0.9	1.8	1.9	3.4	3.1
243	Ocelote	I	Cv	1.6	0.7	1.6	1.8	2.6	3.1
6	SHUI-2	T	C	1.9	0.9	1.9	1.7	4.2	3.8
63	CB-2	T	C	1.9	0.9	1.9	1.7	3.7	3.7
75	ZR-6	T	C	1.9	0.9	1.9	1.9	3.8	4.0
109	Paso del muerto	T	C	1.8	1.0	1.8	2.0	3.4	3.1
113	Paso del muerto	T	CM	1.8	0.9	1.8	1.9	3.6	3.9
115	Santa Clara	T	CM	1.7	0.9	1.7	1.8	3.3	3.2
124	Corupo	T	CM	1.7	0.8	1.7	1.8	3.1	3.1
242	Criollo	T	CM	1.8	0.9	1.8	1.8	3.4	3.6
117	H-7545	T	HxC	1.7	0.8	1.7	1.8	3.3	3.3
127	DP X Tromba	T	HxC	1.7	0.8	1.7	1.7	3.0	2.9
241	Macho-IV-05	T	S	1.9	0.8	1.9	1.7	3.7	3.0
DMS	0.05			0.01	0.02	0.06	0.01	0.02	0.04

Madurez: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T).

GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).

**Cuadro A3.** Contenido de fósforo de la raíz, vástago y espiga de las 27 variedades de maíz cultivadas en localidades comunes de Charapan, Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (AP) dosis de fósforo.

ID	Variedades	Pre	GM	Contenido de fósforo (mg P)					
				Raíz		Vástago		Espiga	
				AP	BP	AP	BP	AP	BP
17	ZPT-2	P	C	9.9	9.5	139.6	121.0	10.8	10.7
99	TZU-7	P	C	10.2	9.8	111.9	110.1	17.5	11.9
140	Cruz Gorda	P	CM	10.2	10.6	132.0	117.9	7.0	9.1
189	El Tigre	P	CM	9.8	9.1	121.9	111.0	12.3	9.7
199	CHEDE	P	CM	12.9	9.1	170.3	114.1	8.5	13.6
135	HV-313XDE	P	HxC	10.3	9.1	120.6	110.3	8.9	9.4
185	CIMMYT-1	P	HxC	10.0	8.8	116.9	112.8	11.1	14.0
193	NACI-1	P	HxC	9.5	8.4	128.3	122.8	11.2	11.1
234	Macho-I-04	P	S	11.2	10.6	131.4	113.2	14.9	9.5
236	Macho-II-03	P	S	9.5	10.8	127.9	129.9	17.5	11.1
62	PICH-1	I	C	7.6	7.4	110.1	111.5	12.9	14.7
206	Tepetate	I	CM	15.1	12.1	154.7	125.8	10.3	13.8
214	Mojonera	I	CM	17.2	14.1	136.3	128.6	22.5	12.3
181	Macho-III-04	I	S	8.7	7.6	119.5	111.9	7.6	9.7
230	Macho II-04	I	S	10.9	9.0	151.4	117.8	13.0	15.5
243	Ocelote	I	Cv	13.7	9.2	128.8	122.0	9.6	5.9
6	SHUI-2	T	C	17.5	12.9	162.4	132.9	37.9	29.1
63	CB-2	T	C	13.3	12.9	164.9	137.8	8.6	14.9
75	ZR-6	T	C	12.6	14.2	192.9	165.3	6.6	9.7
109	Paso del muerto	T	C	13.7	13.6	133.4	148.0	10.7	9.8
113	Paso del muerto	T	CM	13.5	10.3	132.2	134.3	21.2	10.0
115	Santa Clara	T	CM	12.9	11.3	141.2	128.4	16.0	10.2
124	Corupo	T	CM	12.9	9.3	135.5	124.7	10.9	9.1
242	Criollo	T	CM	12.0	13.4	147.0	138.7	12.8	13.2
117	H-7545	T	HxC	11.5	10.8	131.8	147.5	14.5	15.6
127	DP X Tromba	T	HxC	10.1	10.4	121.6	134.2	15.0	16.8
241	Macho-IV-05	T	S	13.5	9.0	152.9	112.8	10.1	14.9
DMS	0.05			0.04	0.03	0.11	0.15	0.17	0.13

Madurez: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T).

GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).

**Cuadro A4.** Eficiencia en la adquisición (EAF) y utilización de fósforo (EUF) de las 27 variedades de maíz cultivadas en localidades comunes de Charapan, Erongaricuaró, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (AP) dosis de fósforo.

ID	Variedades	Pre	GM	EAF (mg p g <sup>-1</sup> )		EUF (g PS mg P)	
				AP	BP	AP	BP
17	ZPT-2	P	C	18.2	16.1	0.58	0.58
99	TZU-7	P	C	12.2	14.2	0.61	0.62
140	Cruz Gorda	P	CM	16.1	14.5	0.61	0.60
189	El Tigre	P	CM	15.4	15.4	0.57	0.61
199	CHEDE	P	CM	15.3	13.5	0.58	0.59
135	HV-313XDE	P	HxC	14.5	15.1	0.60	0.56
185	CIMMYT-1	P	HxC	16.1	15.2	0.56	0.58
193	NACI-1	P	HxC	17.3	17.0	0.58	0.60
234	Macho-I-04	P	S	14.9	13.7	0.58	0.59
236	Macho-II-03	P	S	16.4	15.7	0.57	0.55
62	PICH-1	I	C	13.6	16.6	0.66	0.61
206	Tepetate	I	CM	15.9	16.8	0.56	0.57
214	Mojonera	I	CM	12.6	11.9	0.56	0.57
181	Macho-III-04	I	S	15.6	17.0	0.59	0.57
230	Macho II-04	I	S	15.6	17.0	0.59	0.55
243	Ocelote	I	Cv	11.3	15.0	0.66	0.62
6	SHUI-2	T	C	15.0	13.4	0.53	0.60
63	CB-2	T	C	14.0	13.0	0.58	0.61
75	ZR-6	T	C	16.6	13.3	0.56	0.56
109	Paso del muerto	T	C	13.9	13.9	0.58	0.55
113	Paso del muerto	T	CM	14.1	14.0	0.57	0.57
115	Santa Clara	T	CM	13.5	13.7	0.61	0.60
124	Corupo	T	CM	13.3	13.4	0.62	0.61
242	Criollo	T	CM	13.4	13.0	0.60	0.61
117	H-7545	T	HxC	13.9	14.9	0.60	0.61
127	DP X Tromba	T	HxC	14.6	14.6	0.61	0.62
241	Macho-IV-05	T	S	15.2	12.6	0.55	0.61
DMS				0.03	0.02	0.001	0.009

Madurez: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T); GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).

**Cuadro A5.** Número, longitud y ramificación de raíces nodales de las 27 variedades de maíz cultivadas en común en Charapan, Erongaricuaru, Pichátaro y Charahuén, Michoacán en un suelo con baja (BP) y alta (AP) dosis de fósforo.

ID	Variedades	Pre	GM	Raíces nodales					
				Número		Longitud (cm)		Ramificación	
				AP	BP	AP	BP	AP	BP
17	ZPT-2	P	C	35.4	35.7	5.8	6.1	24.0	22.1
99	TZU-7	P	C	35.1	34.1	5.7	6.6	25.9	24.2
140	Cruz Gorda	P	CM	35.6	36.8	6.9	7.0	29.5	26.0
189	El Tigre	P	CM	36.6	34.4	5.9	6.6	20.1	23.6
199	CHEDE	P	CM	39.4	36.1	7.1	6.9	26.8	25.5
135	HV-313XDE	P	HxC	31.4	33.3	5.6	6.0	22.5	22.8
185	CIMMYT-1	P	HxC	36.1	34.2	7.8	4.9	23.4	20.1
193	NACI-1	P	HxC	35.9	32.5	7.3	6.8	23.4	26.8
234	Macho-I-04	P	S	34.6	33.1	6.3	6.5	22.5	25.4
236	Macho-II-03	P	S	35.7	35.0	5.9	6.7	23.8	29.1
62	PICH-1	I	C	34.4	30.8	6.4	7.1	25.7	25.2
206	Tepetate	I	CM	38.4	36.9	6.0	5.8	24.5	25.7
214	Mojonera	I	CM	41.9	37.3	7.9	7.7	25.3	29.5
181	Macho-III-04	I	S	32.6	32.4	7.4	6.5	28.0	25.8
230	Macho II-04	I	S	40.8	34.1	6.7	5.8	26.3	22.7
243	Ocelote	I	Cv	36.3	34.4	7.7	7.2	30.0	29.6
6	SHUI-2	T	C	42.0	36.6	8.1	7.7	23.8	28.4
63	CB-2	T	C	36.3	42.0	8.0	7.4	24.6	27.7
75	ZR-6	T	C	39.9	39.1	7.6	6.9	27.8	26.9
109	Paso del muerto	T	C	35.6	36.0	6.4	6.4	26.4	25.0
113	Paso del muerto	T	CM	38.1	36.3	6.2	8.0	23.0	28.9
115	Santa Clara	T	CM	38.6	36.1	6.9	7.7	23.4	24.4
124	Corupo	T	CM	40.6	30.7	7.0	7.1	25.6	26.9
242	Criollo	T	CM	40.6	35.2	6.7	6.3	24.6	23.6
117	H-7545	T	HxC	39.4	37.0	7.5	7.7	23.5	26.7
127	DP X Tromba	T	HxC	34.2	35.5	5.9	7.0	22.9	26.3
241	Macho-IV-05	T	S	37.7	35.1	6.5	7.3	23.6	26.1
DMS	0.05			0.03	0.05	0.47	0.66	2.07	1.13

Madurez: Precoz (P), Intermedio (I) y Tardío (T)

GM: Grupo de Mejoramiento: Criollo (C), Criollo Mejorado (CM), Híbrido x Criollo (HxC), Material Sintético (S), Cultivar (cv).