



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS
Y FORESTALES**



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

TESIS:

**Eficiencia en la utilización fisiológica de fósforo y
su relación con la biodisponibilidad de hierro y zinc
en la semilla de maíz nativo**

Que presenta

Biól. Selene Guadalupe Salazar Mejía

Como requisito para obtener el título de

Maestra en Producción Agropecuaria

Directora de tesis:

D. C. Jeannette Sofía Bayuelo Jiménez

Tarímbaro, Michoacán, México.

Diciembre 2022

AGRADECIMIENTOS

De pequeña me enseñaron a dar gracias por las cosas buenas y malas que suceden en la vida, por eso en esta tesis de maestría quiero agradecer a:

Mis padres: Manuel y Elvia por darme la vida, darme la educación y enseñarme que para ser alguien en la vida, hay que luchar y trabajar todos los días para conseguir y realizar todo lo que te propongas.

Mis hermanos: Gloria, Alex, Vane, Paola y Fanny por apoyarme y aconsejarme en los momentos complicados de este proceso para seguir adelante y concluir este ciclo.

Mis sobrinos: Mateo y Leonel (mis pequeños) que hicieron que los días tristes y de cansancio se tornaran más lindos con sus risas y nuevos aprendizajes de la vida.

Amigos y compañeros de laboratorio: Wendy, Daniel, Clarissa, Aurea, Mary, Ezlin, y Alondra y demás compañeros que estuvieron en el proceso, gracias por alentarme y apoyarme en los momentos complicados y por la bonita convivencia que se formó dentro y fuera del laboratorio.

Mi Directora de tesis: Dra. Jeannette Bayuelo por el conocimiento compartido para la realización de este proyecto de investigación, su paciencia y apoyo en todo el tiempo en el que se llevó a cabo.

Mis sinodales: Dra. Selene, Dra. Irene, Dra. Melba y al Dr. Randy, por estar presentes durante todo este trabajo, aconsejándome en cada tutorial para mejorar las deficiencias que presentaba el proyecto de investigación y atender cada una de las solicitudes realizadas.

La Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en particular al Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales: Por brindarme las herramientas y conocimientos para desarrollar habilidades que me van a servir en el campo laboral como profesionalista.

CONTENIDO

	Pág
ÍNDICE DE CUADROS	I
ÍNDICE DE FIGURAS	IV
RESUMEN	VII
SUMMARY	VIII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Importancia del maíz	4
2.2 Semilla de maíz	6
2.2.1 Morfología y composición química	6
2.3 Micronutrientes: hierro (Fe) y zinc (Zn)	7
2.3.1 La importancia del hierro y zinc y su deficiencia en la salud humana	7
2.3.2 Factores responsables de la deficiencia de Fe y Zn	8
2.4 El ácido fítico como inhibidor de la biodisponibilidad de Fe y Zn	9
2.4.1 Función del ácido fítico	10
2.4.2 Efecto nutricional y ambiental	11
2.5 Estrategias para incrementar la biodisponibilidad de Fe y Zn	12
2.5.1 Estrategias físico-químicas	12
2.5.2 Estrategias genéticas	13
2.5.2.1 Mutagénesis	13
2.5.2.2 Mejoramiento genético	14
2.5.2.3 Biofortificación	14
2.5.2.4 Recursos genéticos de cereales y leguminosas con variación en la concentración de ácido fítico (fitato)	15
2.6 Función del fósforo en la planta	16
2.7 Eficiencia en el uso de fósforo (EUP)	17
2.7.1 Definición y componentes	17
2.7.2 Mecanismos de eficiencia en la adquisición de fósforo (EAP)	17

2.7.3	Mecanismos de eficiencia en la utilización de fósforo	18
3.	JUSTIFICACIÓN	21
4.	HIPÓTESIS	22
5.	OBJETIVO GENERAL	22
5.1	Objetivos específicos	22
6.	MATERIALES Y MÉTODOS	23
6.1	Estimación del peso seco, concentración y contenido de fósforo durante la etapa vegetativa	23
6.1.1	Área de estudio	23
6.1.2	Material vegetal	23
6.1.3	Condiciones de crecimiento	23
6.1.4	Peso seco y fósforo inorgánico	24
6.2	Estimación del peso seco, concentración y contenido de fósforo durante la etapa el desarrollo de la semilla	25
6.2.1	Área de estudio, condiciones de cultivo y material vegetal	25
6.2.2	Peso seco y concentración de fósforo en diferentes órganos de la planta	26
6.2.3	Concentración de fitato en la semilla de maíz	26
6.2.4	Concentración de micronutrientes (Fe y Zn) de la semilla de maíz	27
6.3	Estimación de la eficiencia en la utilización de fósforo y componentes	27
6.4	Análisis estadístico	28
7.	RESULTADOS	29
7.1	Tasa de acumulación y distribución de peso seco, contenido y concentración de P durante la etapa vegetativa del maíz	29
7.1.1	Acumulación y distribución de materia seca durante la etapa vegetativa	29
7.1.2	Acumulación y distribución de fósforo durante la etapa vegetativa	33
7.1.3	Concentración de fósforo durante la etapa vegetativa	37
7.2	Acumulación de materia seca, fósforo, Fe y Zn durante la etapa reproductiva	41

7.2.1	Acumulación y distribución de peso seco durante la etapa reproductiva	41
7.2.2	Acumulación y distribución del contenido de fósforo durante la etapa reproductiva	46
7.2.3	Concentración de fósforo, fosfato, Zn y Fe durante el llenado de semilla	50
7.3	Eficiencia en la utilización fisiológica de fósforo durante etapa vegetativa y llenado de la semilla	59
7.3.1	Eficiencia en la utilización de P durante la etapa vegetativa	59
7.3.2	Eficiencia en la utilización de P durante el desarrollo de la semilla	63
7.4	Relación entre componentes de eficiencia en la utilización (índice de cosecha e índice de acumulación de P) con el fitato, Pi, Fe y Zn	68
8.	DISCUSIÓN	70
8.1	Variación en la acumulación, partición y re-movilización de materia seca y fósforo	70
8.2	Variación en la concentración de fósforo en la planta	73
8.3	Eficiencia en la utilización fisiológica de fósforo y componentes involucrados	74
8.4	Variabilidad en la concentración de fósforo, zinc y hierro en la semilla	75
9.	CONCLUSIONES	79
10.	AGRADECIMIENTOS	80
11.	LITERATURA CITADA	80

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1	Superficie y producción de maíz de temporal en la región Pacífico, Centro (SIAP, 2020).	5
Cuadro 2	Superficie sembrada de semilla mejorada y nativa de maíz en la región Pacífico, Centro (SIAP, 2019).	5
Cuadro 3	Concentración de fitato en la semilla de cereales y leguminosas.	10
Cuadro 4	Concentración de fósforo en la planta de maíz.	16
Cuadro 5	Variedades de maíz distribuidas por su precocidad, concentración de fitato e índice de eficiencia a fósforo (IEP).	24
Cuadro 6	Nivel de significancia del análisis de varianza para el peso seco de raíz, vástago y total durante la fase vegetativa del maíz cultivado con una contrastante fertilización fosforada.	30
Cuadro 7	Efecto del genotipo en el peso seco en raíz, vástago, total e índice de cosecha en vástago (ICV) de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.	31
Cuadro 8	Nivel de significancia del análisis de varianza para el contenido de fósforo en raíz, vástago y total durante la fase vegetativa del maíz cultivado con una contrastante fertilización fosforada.	34
Cuadro 9	Efecto del genotipo en el contenido de fósforo en raíz (CPR), vástago (CPV) y fósforo total (CPT) e índice de acumulación de fósforo en vástago (IAPV) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja	35
Cuadro 10	Nivel de significancia del análisis de varianza para la concentración de fósforo en raíz, vástago y total durante la fase vegetativa de maíz.	38
Cuadro 11	Efecto del genotipo en la concentración de fósforo en raíz, vástago y total de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.	39

Cuadro 12	Nivel de significancia del análisis de varianza para el peso seco y contenido de P en raíz (R), vástago (V), espiga (E), semilla (S), total (tot), índice de cosecha en vástago (ICV) y semilla (ICS) durante la etapa reproductiva (R1 a R6).	42
Cuadro 13	Efecto del genotipo en el peso seco de raíz, vástago, espiga, semilla, total e índice de cosecha en semilla y vástago (ICS, ICV) durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).	43
Cuadro 14	Efecto del genotipo en el contenido de P de raíz, vástago, espiga, semilla, total e índice de acumulación en vástago (IAPV) y semilla (IAPS) en floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).	47
Cuadro 15	Nivel de significancia del análisis de varianza para la concentración de P en raíz (R), vástago (V), espiga (E), semilla (S), total (tot), hierro (Fe) y zinc (Zn) durante la etapa reproductiva.	52
Cuadro 16	Efecto del genotipo en la concentración de fósforo de raíz, vástago, espiga, semilla y total durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).	53
Cuadro 17	Efecto del genotipo en la concentración de fósforo, fitato, hierro (Fe) y zinc (Zn) de la semilla de maíz) durante la etapa reproductiva: grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).	56
Cuadro 18	Nivel de significancia del análisis de varianza para la eficiencia en la utilización de fósforo de raíz y vástago durante la fase vegetativa.	60

Cuadro 19	Efecto del genotipo en la eficiencia en la utilización de fósforo de raíz y vástago, durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.	61
Cuadro 20	Nivel de significancia del análisis de varianza para la eficiencia en la utilización de P en raíz, vástago (Vás) y semilla (Sem) durante la etapa reproductiva.	64
Cuadro 21	Medias de las variables de la eficiencia en la utilización de fósforo en los diferentes órganos durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).	65
Cuadro 22	Correlación entre variables de peso seco en vástago (PSV), semilla (PSS) y total (PST), concentración de P inorgánico en vástago (PiV), fósforo en semilla (PoS, PiS, PTS), hierro y zinc (Fe, Zn), contenido de fósforo en vástago (CPV), semilla (CPS) y total (CPT), índice de cosecha e índice de acumulación de P en vástago (ICV, IAPV) y semilla (ICS, IAPS).	69

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Estructura de la semilla de maíz	6
Figura 2	Interacciones del ácido fítico (IP ₆) con minerales, proteínas y almidón	9
Figura 3	Distribución del peso seco de vástago (PSV) y raíz (PSR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz con una reducida (25 kg P ₂ O ₅) y óptima (50 kg P ₂ O ₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas vegetativas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.	32
Figura 4	Contenido de fósforo de vástago (CPV) y raíz (CPR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P ₂ O ₅) y óptima (50 kg P ₂ O ₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.	36
Figura 5	Concentración de fósforo de vástago (PV) y raíz (PR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P ₂ O ₅) y óptima (50 kg P ₂ O ₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas vegetativas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.	40
Figura 6	Distribución de peso seco de semilla (PSS), espiga (PSE), vástago (PSV) y raíz (PSR) durante floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con	45

una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosforada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre órganos y niveles de P son significativas a $P \leq 0.05$.

- Figura 7** Contenido de fósforo en semilla (CPS), espiga (CPE), vástago (CPV) y raíz (CPR) durante la floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez (R6) en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$. 49
- Figura 8** Concentración de fósforo en semilla (PS), espiga (PE), vástago (PV) y raíz (PR) durante floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$. 55
- Figura 9** Concentración de fitato y P inorgánico (PiS) en semilla durante las etapas de grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$. 57
- Figura 10** Concentración de hierro y zinc en la semilla de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) 58

fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.

- Figura 11** Variación en la eficiencia en la utilización de fósforo de vástago (EUtPV) y raíz (EUtPR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$. 62
- Figura 12** Eficiencia en la utilización de fósforo de semilla (EUtP), vástago (EUtPV) y raíz (EUtPR) durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar. 67

RESUMEN

El reciclaje de fósforo (P) y la partición de materia seca son estrategias cruciales para incrementar la eficiencia en el uso del recurso y regular la disponibilidad de fitato, zinc (Zn) y hierro (Fe) en la semilla en condiciones de limitada disponibilidad de P en el suelo. El fitato es un factor antinutricional presente en la semilla de cereales que se une a minerales como el hierro (Fe) y Zinc (Zn) y reduce su disponibilidad. Se evaluó la eficiencia en la utilización de fósforo (EUtP) y su relación con la disponibilidad de fitato, Fe y Zn en la semilla. El estudio incluyó cuatro genotipos de maíz cultivados en un suelo ácido, con una fertilización limitada (25 kg P₂O₅ ha⁻¹) (BP) y óptima (50 kg P₂O₅ ha⁻¹) (AP). La proporción de materia seca y partición de P entre los órganos de la planta no difirieron entre dosis de P. En ambientes de reducida biodisponibilidad del nutriente, la partición de biomasa y la acumulación de P fueron los componentes más importantes en explicar la variación en su utilización. Una adecuada distribución de biomasa en la planta y una menor partición de P hacia la semilla se correlacionaron con una mejor EUtP. En condiciones limitantes de P, los genotipos de maduración tardía mostraron mayor acumulación de materia seca en la planta por unidad de P absorbido y una mejor eficiencia en la removilización de P hacia tejidos activos (vástago + raíz). En contraste, los genotipos de maduración precoz, exhibieron un menor contenido de P, mayor removilización de P al grano y similar EUtP en BP y AP. Independientemente de la dosis de fertilización, los genotipos precoces movilizaron una mayor cantidad de materia seca (29 %) y P (31 %) durante el desarrollo de la semilla que los genotipos tardíos (18 % y 6 %). La correlación entre el fitato y la disponibilidad de Fe y Zn fue positiva ($r= 0.86$; $r= 0.89$). Las variedades de madurez tardía, con la menor concentración de fitato (2.5 mg g⁻¹) exhibieron la mayor disponibilidad de Fe (32 a 39 mg kg⁻¹) y Zn (19 a 27 mg kg⁻¹) en la semilla. Por el contrario, las variedades de maduración precoz con la mayor concentración de fitato (3.7 mg g⁻¹) mostraron una menor disponibilidad de Fe (23 a 29 mg kg⁻¹) y Zn (16 a 23 mg kg⁻¹). Este estudio demostró que, una mayor partición de materia seca entre órganos y una menor acumulación de fitato en la semilla propicia una mayor biodisponibilidad de micronutrientes (Fe y Zn) a madurez.

Palabras clave: *Zea mays* L., eficiente uso de P, patrón de acumulación, removilización.

SUMMARY

Phosphorus recycling and dry matter partitioning are crucial to improve internal P utilization and regulate zinc (Zn) and iron (Fe) bioavailability in maize under P limiting conditions. Phytate is considered as an anti-nutritional factor present in cereals and bind to cationic minerals including iron (Fe) and zinc (Zn), thus reducing their bioavailability. This study evaluated the patterns of P remobilization and dry matter partitioning, and their relationship with P utilization efficiency (PUTE) and the accumulation of phytate, Zn and Fe. Six maize genotypes were grown on a P-deficient soil, with limited (25 kg P₂O₅ ha⁻¹) and optimal (50 kg P₂O₅ ha⁻¹) P inputs. The proportions of dry matter and P partitioned into various plant tissues were unchanged by P application level. Under P deficiency soil, both biomass allocation and P accumulation in the grain were important components for explaining the variation on PUTE. Greater PUTE was linked to an enhanced partitioning of biomass in the plants and a lower acquired P allocated in the seed. Under P limiting environments, late maturing genotypes showed the greatest amount of biomass produced per unit of absorbed P and a better remobilization of absorbed P to active plant tissue (shoot and root). In contrast, early maturing genotypes had much lower P uptake, higher P remobilization to grain, and similar utilization efficiency at both P levels. Regardless of P application rate, dry matter and P remobilization to the grain was higher in early maturing genotypes (29 y 31 %) than in late ones (18 y 6 %). A positive correlation of phytate with Zn and Fe availability ($r= 0.86$; $r= 0.89$) was observed. The late maturing genotypes, with lowest phytate (2.5 mg g⁻¹) was found to exhibit high Fe (32 to 39 mg kg⁻¹) and Zn (19 to 23 mg kg⁻¹) bioavailability, while early maturing genotypes, with highest phytate (3.7 mg g⁻¹) showed low Fe (23 to 34 mg kg⁻¹) and Zn (16 to 23 mg kg⁻¹) bioavailability. This study showed that a higher partition of dry matter among organs and a lower accumulation of seed phytate favors a higher bioavailability of micronutrients (Fe and Zn) at maturity.

Key words: *Zea mays* L., P use efficiency, dry matter partitioning, remobilization.

1. INTRODUCCIÓN

Diversos factores bióticos y abióticos limitan la productividad agrícola a nivel mundial (Heuer *et al.*, 2017). La reducida fertilidad de los suelos, particularmente en aquellos de origen volcánico, requiere de una continua aplicación de fertilizantes químicos, los cuales no necesariamente incrementan la biodisponibilidad del nutriente (Heuer *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2018). Los suelos ácidos se caracterizan por exhibir propiedades ándicas, resultantes de la presencia de materiales amorfos (alófano, imogolita, ferrihidrita y complejos de aluminio-humus) (Alcalá *et al.*, 2001), que exhiben alta superficie específica y abundantes sitios reactivos para la retención de fosfatos (33 a 85 %). Éstos, consecuentemente, reducen la recuperación del fertilizante aplicado (10-25%) (Heuer *et al.*, 2017). A lo anterior se suma el uso y la dosis inadecuada del fertilizante que se aplica al suelo (MacDonald *et al.*, 2015). En sistemas agrícolas tradicionales, la extracción continua de fósforo (P) y el insuficiente reemplazo de éste en el sistema provoca una disminución gradual de la fertilidad del suelo (Rose *et al.*, 2016; Heuer *et al.*, 2017). En sistemas agrícolas tecnificados, el uso excesivo de P y la continua extracción del mismo, intensifican las pérdidas potenciales de P al ambiente (Rose & Wissuwa, 2012). Se estima que, aproximadamente el 80% del P absorbido del suelo se exporta hacia la semilla en la forma de fitato (Rose *et al.*, 2013). Una mayor eficiencia en el uso del fertilizante (Kirkegaard *et al.*, 2014) y la adopción de cultivares eficientes en el uso de P (Van de Wiel *et al.*, 2016; Rose *et al.*, 2016) podrían aumentar el rendimiento de grano, minimizar su extracción y, consecuentemente, prevenir la degradación del suelo (Wang *et al.*, 2018).

La eficiencia en el uso de fósforo (EUP) se define como el rendimiento del cultivo por unidad de nutriente suministrado del suelo o del fertilizante (Wang *et al.*, 2010; Heuer *et al.*, 2017) y está determinada por la capacidad de la planta para absorber (EAP) y utilizar el P del suelo y/o fertilizante en la producción de grano por unidad de P adquirido (EUtP) (Rose & Wissuwa, 2012). En particular, la EUtP se atribuye a una mayor eficiencia para reciclar el P interno, movilizarlo y acumularlo en órganos maduros y senescentes (Veneklaas *et al.*, 2012; Van de Wiel *et al.*, 2016; Heuer *et al.*, 2017). Una mejor redistribución del P de los órganos vegetativos a la semilla (índice de acumulación de P, IAP) y reducción de la concentración de

P en la semilla (mayormente en la forma de ácido fítico o fitato) también podría incrementar la EUtP (Ortíz Monasterio *et al.*, 2001; Rose *et al.*, 2010; Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014; Manschadi *et al.*, 2014; Raboy *et al.*, 2014).

La reducción de la concentración de P en la semilla beneficia a la salud y ambiente. El ácido fítico (mioinositol hexakisfosfato) es la principal forma de almacenamiento del P orgánico y representa alrededor del 75% del P total en la semilla (Raboy, 2009). El ácido fítico se deposita en la forma de sales mixtas de fitato unida a cationes minerales de K, Mg, Ca, Fe y Zn (Lott *et al.*, 2000; Raboy, 2001). Estas sales no son asimiladas en humanos y animales monogástricos ya que carecen de fitasas que lo degraden. La excreción de grandes cantidades de fitato, por otro lado, representa un peligro potencial al ambiente ya que eutrofiza los cuerpos de agua (Raboy, 2009). Según Lott *et al.* (2000), el ácido fítico que se almacena en la semilla de los cultivos supera al 65% del P anual aplicado como fertilizante. Es por ello que, el mejoramiento conducente a la identificación de variedades con baja concentración de fitato en la semilla podría incrementar la eficiencia interna de P e incrementar su efecto en la salud humana. A la fecha, se han generado mutantes con una reducida concentración de fitato y un concurrente incremento de Pi (Raboy, 2009; Raboy *et al.*, 2014). Sin embargo, la reducción y/o modificación de la composición de los componentes de P en la semilla (Pi, fitato, fosfolípidos, ADN, ARN y ATP) puede afectar la salud humana y alterar la concentración de otros nutrientes (Veneklaas *et al.*, 2012). Es importante, por ende, examinar la variabilidad genotípica existente en la concentración de fitato, Fe y Zn en las variedades nativas de los cultivos como el maíz. En cereales, el endospermo es la fuente principal de calorías (10 al 23 %) para los seres humanos (Rawat *et al.*, 2013) pero adolece de suficientes cantidades de vitaminas (A, E, C y folato) y minerales (hierro, zinc y selenio) (Zhu *et al.*, 2007; Rawat *et al.*, 2013).

Las deficiencias de hierro (Fe) y zinc (Zn) afectan a más del 50% de la población humana, lo que resulta en un desarrollo deficiente (Gómez-Galera *et al.*, 2010; Rawat *et al.*, 2013; Stevens *et al.*, 2013). Según la Organización Mundial de la Salud (OMS), más de 800 millones de niños y mujeres presentan deficiencia de micronutrientes (Shamah-Levy *et al.*, 2012; OMS, 2016). Los suplementos nutricionales, fortificación y bio-fortificación de los alimentos

contrarrestan esta deficiencia, pero su efecto es limitado (Gómez-Galera *et al.*, 2010; Rawat *et al.*, 2013). En general, se requieren de 22 minerales esenciales para mantener un adecuado funcionamiento del organismo (Kopittke *et al.*, 2017). El hierro (Fe) forma parte integral del grupo hemo de la hemoglobina y mioglobina; participa en el transporte de oxígeno en la sangre, en la actividad enzimática y la síntesis de proteínas (Vaquero *et al.*, 2017). Es necesaria una ingesta diaria de 8 a 18 mg Fe día⁻¹ (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010) pero los alimentos presentan una menor disponibilidad de 0.13 a 3 mg g⁻¹ (Briat *et al.*, 2015). El Zn es otro micronutriente esencial que regula la presión arterial, el funcionamiento de los sistemas endocrino e inmunológico, participa en la división celular, el crecimiento de las células, el metabolismo de carbohidratos, síntesis de ácidos nucleicos, síntesis de proteínas, la diferenciación celular y la secreción de insulina (Maqbool & Beshir, 2019). Se requiere de 8 a 11 mg de Zn día⁻¹ pero el aporte de Zn en alimentos de origen vegetal varía de 0.05 a 11.8 mg 100 g⁻¹ (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010).

Diversas estrategias contrarrestan esta deficiencia nutrimental; destacan los suplementos nutricionales, la fortificación y bio-fortificación (Gómez-Galera *et al.*, 2010; Rawat *et al.*, 2013). Asimismo, la combinación de prácticas agronómicas (aplicación de fertilizantes minerales al suelo y/o la planta), mejoramiento convencional (selección artificial, hibridación y mutagénesis) y/o biotecnológico (ingeniería genética) incrementan la calidad nutricional (WHO, 2016). A la fecha, se han desarrollado variedades con un alto contenido de Zn y Fe, pero su impacto en la salud humana y efectividad en la calidad del alimento es reducido (Gómez-Galera *et al.*, 2010; Rawat *et al.*, 2013). Diversos estudios han demostrado que existe variabilidad genotípica en maíz nativo para EUP (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014). La EUtP se asocia con alta variabilidad genotípica en la concentración de fitato en la semilla (1.1 a 5.7 mg g⁻¹) (Bayuelo & Ochoa, 2018). Por tanto, es plausible que, las variedades de maíz con una reducida concentración de fitato en la semilla, representen un acervo biodisponible de Fe y Zn. Para demostrar lo anterior, se elucidó la relación que existe entre los patrones de acumulación y distribución de materia seca y fósforo entre los diferentes órganos de la planta y la biodisponibilidad de Zn y Fe en la semilla en desarrollo.

2. ANTECEDENTES

2.1 Importancia del maíz

El maíz (*Zea mays* L.) es un cultivo básico de gran importancia socioeconómica y agronómica a nivel mundial (FAO, 2019). En México, se siembra principalmente bajo condiciones de temporal (Carrera-Valtierra, 2013; Juárez, 2021). Durante el ciclo agrícola primavera- verano 2020, se sembraron 7, 472, 357 ha de maíz, alcanzando una producción de 27, 424, 528 ton, con un rendimiento promedio de 3.83 ton ha⁻¹. La región Pacífico Centro dentro de la cual se ubica el estado de Michoacán; contribuyó con un 6.2 % de esa superficie sembrada (464, 810 ha) y 7.5 % de la producción obtenida (2, 062, 602 ton) (SIAP, 2020) (Cuadro 1). El estado de Michoacán ocupa el noveno lugar en superficie sembrada, el tercero en producción de maíz y octavo lugar en rendimiento de grano (SIACON, 2020).

México es considerado centro de origen y diversidad biológica de maíz (Ortega *et al.*, 2013). Se estima que, a nivel nacional, existen 60 variedades nativas (razas) (Ortega *et al.*, 2013; Carrera-Valtierra, 2013) distribuidas bajo diferentes condiciones edáficas y ambientales (Hasang *et al.*, 2021). De las variedades descritas, 27 razas (Celaya, cónico, Chalqueño, Maíz dulce, Elotes cónicos, Elotes occidentales, Olotillo, Pepitilla, Reventador, Tabloncillo, Vandeño, Zamorano amarillo, Conejo, Cónico norteño, Serrano de Jalisco, Mushito de Michoacán, Semi-Pepitilla, Cacahuacintle, Palomero Toluqueño, Tamaulipas, Prieto de Tierra Caliente, Tsiri Charhápiti, Ancho, Rosita, Purhépecha y Maíz Ecuaro) se han identificado en Michoacán (Carrera-Valtierra, 2013; Orozco-Ramírez *et al.*, 2017). Dicha diversidad es el resultado de su adaptación a diferentes nichos ecológicos y grupos étnicos, los cuales influyen en su variabilidad (Ortega *et al.*, 2013). Bajo temporal estricto, estas variedades se siembran en una superficie de 87, 182 ha, cuyo rendimiento es de 4.4 ton ha⁻¹ (SIAP, 2020) (Cuadro 2).

Las variedades nativas de maíz presentan características de resistencia a los diferentes tipos de estrés abiótico (salinidad, altas y bajas temperaturas, acidez y alcalinidad en el suelo) y biótico (bacterias y hongos), así como, a enfermedades (Bingham & Newton, 2009; Ortega *et*

al., 2013). El maíz nativo es una importante fuente de variabilidad genotípica para tolerancia a suelos ácidos. Por ejemplo, en la Región Purhépecha en Michoacán se han identificado razas (Purépecha, Pepitilla y Cónico) con alta eficiencia en la adquisición ($0.73 \text{ kg P kg P}^{-1}$) y utilización de fósforo ($192.2 \text{ kg grano kg P}^{-1}$).

Cuadro 1. Superficie y producción de maíz de temporal en la región Pacífico, Centro (SIAP, 2020).

Estado	Superficie sembrada (ha)	Producción obtenida (ton)	Rendimiento (ton/ha)
Michoacán	464, 810	2, 062, 602	4.44
Jalisco	594, 480	3, 943, 009	6.63
Nayarit	27, 387	117, 438	4.29
Colima	11, 670	49, 707	4.26
Regional	1, 098, 347	6, 172, 756	4.91
Nacional	7, 472, 357	27, 424, 528	3.83

Cuadro 2. Superficie sembrada de semilla mejorada y nativa de maíz en la región Pacífico, Centro (SIAP, 2019).

Estado	Superficie sembrada (ha)	
	Semilla mejorada	Semilla nativa
Michoacán	604, 049	87, 182
Jalisco	885, 546	74, 559
Nayarit	92, 539	91, 386
Colima	23, 461	485
Regional	1, 605, 595	253, 612
Nacional	9, 860, 921	4, 100, 559

2.2 Semilla de maíz

2.2.1 Morfología y composición química

La semilla del maíz constituye una fuente importante de calorías para los seres humanos. En general, ésta proporciona del 10 al 23% del total de las calorías globales (Rawat *et al.*, 2013). La semilla de maíz (óvulo fecundado, maduro y desarrollado), está inserta en el raquis u olote y constituye las hileras de granos cuyo conjunto forman la mazorca, producto del desarrollo de la yema floral axilar de la hoja (Reyes, 1990). El pericarpio o pared del ovario está fundido con la cubierta de la semilla o testa conformando la pared del fruto (Paliwal, 2001). El color del pericarpio puede ser rojo o incoloro. El endospermo (de color amarillo o blanco) es el tejido de reserva de la semilla (Reyes, 1990). La aleurona es una capa de células del endospermo que se origina al madurar la semilla (Reyes, 1990; Paliwal, 2001). El embrión contiene la plúmula y la radícula y, en conjunto, constituyen el eje del embrión. Dicho eje está rodeado por el cotiledón y constituye un depósito nutritivo de alto contenido en aceite y sustancias esenciales en la primera fase de la germinación y crecimiento de la cariósida (Bartolini, 1990; Palacios, 2022) (Figura 1).

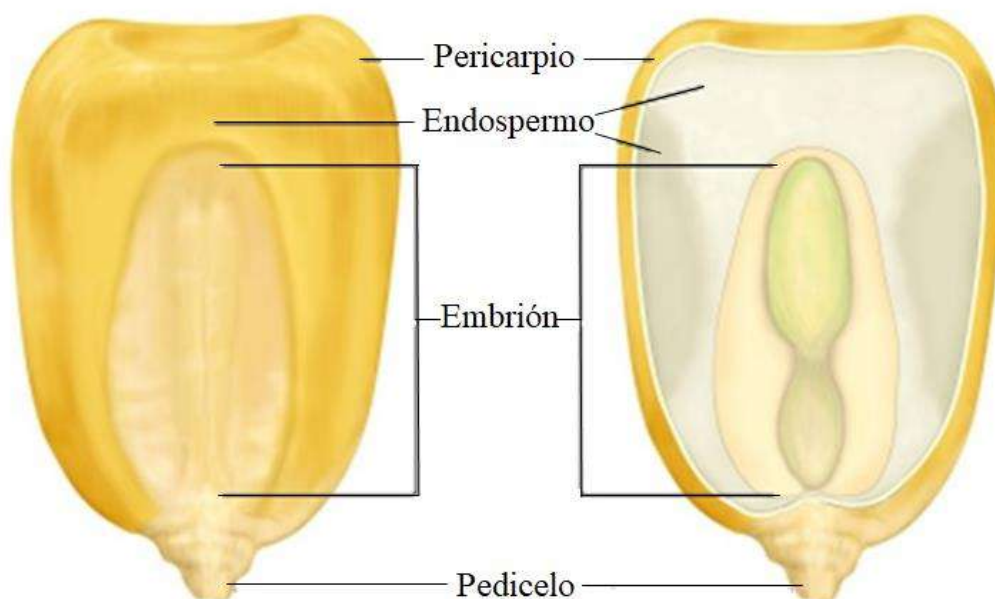


Figura 1. Estructura de la semilla de maíz (Paliwal, 2001).

La semilla de maíz está compuesta por almidón (72%), proteínas (10%), lípidos (4.8%) y pequeñas cantidades de fibras (8.5%), azúcares (3%), minerales y vitaminas (1.7%) (Sansano, 2008; Simón & Golik, 2018). En particular, el embrión contiene un alto contenido de lípidos (85%) (Simón & Golik, 2018), mientras que el endospermo, adolece de suficiente de vitaminas (A, E, C y folato) y minerales (hierro, zinc y selenio) (Zhu *et al.*, 2007; Rawat *et al.*, 2013).

2.3 Micronutrientes en la semilla: hierro (Fe) y zinc (Zn)

Una adecuada nutrición humana (Gómez *et al.*, 2019) requiere de veintidós elementos minerales. En mayor cantidad, el Carbono (C), Hidrógeno (H), Oxígeno (O), Nitrógeno (N), Sodio (Na), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca), Azufre (S) y Cloro (Cl) y, en menor proporción, el Hierro (Fe), Zinc (Zn), Cobre (Cu) y Selenio (Se) (Grusak & Cakmak, 2005; Kopittke *et al.*, 2017). En particular, el Fe y Zn deben cumplir con una ingesta diaria mínima de 8-18 mg Fe día⁻¹ y 8-11 mg Zn día⁻¹, respectivamente (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010). En promedio, el contenido de Fe y Zn en cereales y leguminosas varía de 0.13 a 3 mg y de 0.05 a 11.8 mg, respectivamente (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010; Briat *et al.*, 2015). Sin embargo, la absorción del Fe en hombres es solo el 5%, mientras que en mujeres es del 10% (Nair e Iyengar, 2009). Estos contenidos están por debajo del requerimiento diario sugeridos (de 12 a 15%) por la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) y Organización Mundial de la Salud (OMS) (1998). Se sugiere que el requerimiento diario de Zn esté en el orden de 30 a 35% (Hunt, 2003).

2.3.1 La importancia del hierro y zinc y su deficiencia en la salud humana

El hierro (Fe) es un metal esencial para la vida humana, ya que forma parte integral del grupo hemo de la hemoglobina y mioglobina (Nair *et al.*, 2018). Este micronutriente participa en el transporte de oxígeno en la sangre, en la actividad enzimática y la síntesis de proteínas (Vaquero *et al.*, 2017; Blanco-Rojo *et al.*, 2019). Además, fortalece los huesos, la actividad muscular y el sistema nervioso (Hare & Double, 2016; Blanco-Rojo *et al.*, 2019).

El zinc (Zn) es un micronutriente esencial que regula la presión arterial, el funcionamiento de los sistemas endocrino e inmunológico, participa en la división celular, el crecimiento de las células, el metabolismo de carbohidratos, síntesis de ácidos nucleicos, síntesis de proteínas, la diferenciación celular y la secreción de insulina (Maqbool & Beshir, 2019). Su deficiencia durante el embarazo provoca infertilidad, anomalías congénitas, hipertensión, ruptura de membranas, desprendimiento de placenta y muerte fetal (Maqbool & Beshir, 2019).

A nivel mundial, la deficiencia de micronutrientes minerales, principalmente de Fe y Zn, es crítica en la salud humana (OMS, 2015). Se estima que el 43 % de los niños y 29 % de las mujeres que se encuentran en edad reproductiva tienen anemia; particularmente por deficiencia de Fe (OMS, 2013; Balk *et al.*, 2019). La deficiencia de Zn, por otro lado, afecta aproximadamente a 155 millones de niños a nivel mundial (OMS, 2013). En México, la deficiencia de Fe provoca una desnutrición crónica (13.6 %) y anemia (23%) en su población (Gutiérrez *et al.*, 2012; Ramírez *et al.*, 2020), particularmente en mujeres embarazadas de entre 12 y 49 años (Ramírez *et al.*, 2020).

2.3.2 Factores responsables de la deficiencia de Fe y Zn

El mejoramiento genético de cereales y leguminosas dirigido al incremento del rendimiento del grano y resistencia contra diferentes tipos de estrés biótico (plagas y enfermedades) y abiótico (sequía y salinidad) (Curtis & Halford, 2014; Grassini *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2019) condujo a una intensificación en la concentración de nitrógeno (N) y fósforo (P) en la semilla (Gómez *et al.*, 2019). Si bien, un incremento de N se tradujo en una mejor calidad proteica en el grano, el exceso de P orgánico (ácido fítico) promovió una acuciante deficiencia de micronutrientes esenciales en la misma (Shewry *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2019). En la semilla de cereales y leguminosas, el P se almacena principalmente en forma de ácido fítico (Raboy *et al.*, 2014). Este ácido se une a los cationes minerales (Ca, Zn, Fe y Mg) y forma un compuesto llamado fitato que reduce su disponibilidad y absorción en la nutrición humana (Gupta *et al.*, 2015; De Brier *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2019).

2.4 El ácido fítico como inhibidor de la biodisponibilidad de Fe y Zn

El ácido fítico (*myo-inositol hexakisfosfato*) constituye la principal forma de almacenamiento de P de la mayoría de semillas y granos de cereales (Torres *et al.*, 2005; Murgia *et al.*, 2012; Dahdouh *et al.*, 2019). Esta molécula está compuesta por seis moléculas de fosfato y un *myo*-inositol y representa más del 70% del P total en la semilla. Es común que la molécula forme complejos insolubles con minerales, proteínas, enzimas y almidones (Prynne *et al.*, 2010). El ácido fítico se deposita en la forma de sales mixtas de fitato unida a cationes minerales de K, Mg, Ca, Fe y Zn (Lott *et al.*, 2000; Raboy, 2001; Murgia *et al.*, 2012); las cuales están indisponibles para su aprovechamiento en humanos y animales monogástricos (aves de corral, cerdos, peces) (Raboy, 2020) (Figura 2).

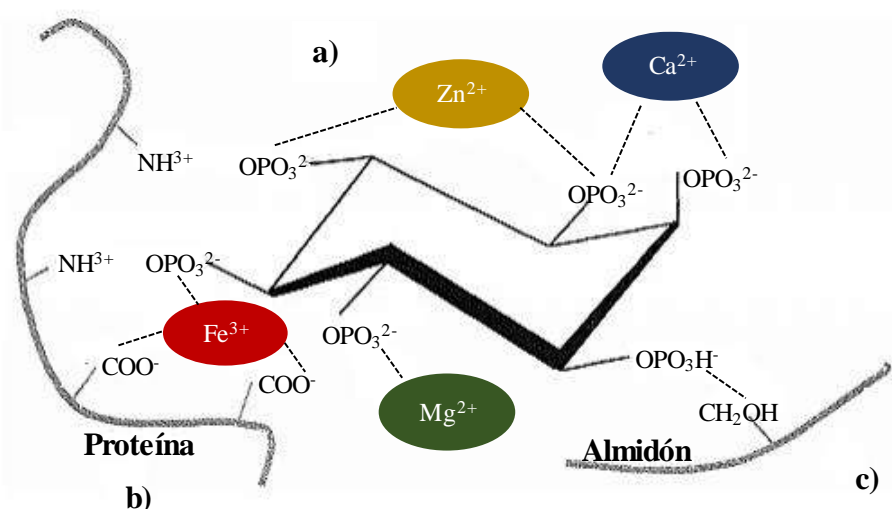


Figura 2. Interacciones del ácido fítico (IP₆) con a) minerales, b) proteínas y c) almidón (Leiva, 2016).

En general, el orden de los cationes minerales forma complejos *in vitro* con el inositol fosfato es variable ($\text{Cu}^{2+} > \text{Zn}^{2+} > \text{Cd}^{2+}$) para todos los InsP3 ~ InsP6 a pH 3~7 (Persson *et al.*, 1998). Cuando el ácido fítico se encuentra en exceso, la formación de complejos solubles entre el ácido fítico y el ion metal es de 1:1. Sin embargo, cuando los metales están en exceso, se forma un sólido insoluble llamado fitato (Torres *et al.*, 2005; Murgia *et al.*, 2012). No obstante,

la estequiometría influye en la solubilidad del fitato y esta incrementa la relación entre el ácido fítico y los iones metálicos (Bohn *et al.*, 2008). Otro factor que influye en la solubilidad del ácido fítico es el pH (Cheryan y Rackis, 1980). Sus sales de Ca, Cd, Zn y Cu tienden a ser solubles en pH menores de 5, en tanto el fitato-Mg es 100% soluble en pH mayor a 7.5 (Brown *et al.*, 1961; Nolan *et al.*, 1987). Diversos estudios señalan que, entre cereales y leguminosas, el trigo y el garbanzo son las especies que presentan la mayor concentración de fitato en la semilla (Cuadro 3). Según Lorenz *et al.* (2007), en maíz, la concentración de fitato varía de 2 a 6 mg g⁻¹), mientras que, en variedades nativas, el fitato en semilla oscila de 1.6 a 5.7 mg g⁻¹ (Vizcaíno-Ríos, 2015; Reyes, 2018; Salazar-Mejía, 2019).

Cuadro 3. Concentración de fitato en semilla de cereales y leguminosas.

Semilla	Fitato <hr style="width: 50%; margin: 0 auto;"/> mg g ⁻¹	Referencia
Cereales		
Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	1 - 5	Rose <i>et al.</i> (2010)
Maíz (<i>Zea mays</i>)	2 - 6	Lorenz <i>et al.</i> (2007)
Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	9.6 - 22.2	Bilal <i>et al.</i> (2018; 2019)
Cebada (<i>Hordeum vulgare</i>)	6.3 - 9.7	Ockenden <i>et al.</i> (2004)
Leguminosas		
Soja (<i>Glycine max</i>)	12 - 14.3	Hidvegi & Lasztity (2002)
Chícharo (<i>Pisum sativum</i>)	0.2 – 2.5	Warkentin <i>et al.</i> (2012)
Garbanzo (<i>Cicer arietinum</i>)	4.1 – 44.4	Bhagyawant <i>et al.</i> (2018)

2.4.1 Función del ácido fítico

La principal función del ácido fítico en la semilla es almacenar fosfatos como fuente de energía y antioxidantes para su germinación (Raboy, 2003). El fitato (unión de la sal mineral con el ácido fítico) también es un reservorio mineral en la semilla. Particularmente, se canaliza

en la vacuola, en proteínas de almacenamiento en las capas de la aleurona o en el embrión (Storcksdieck *et al.*, 2007). El ácido fítico se acumula en la semilla hasta que ésta alcanza la madurez y constituye entre 60% y 90% del contenido total de P en cereales, leguminosas y oleaginosas (Lott *et al.*, 2001).

El ácido fítico está involucrado en numerosos procesos metabólicos de las células eucariontes, tales como propiedades quelantes, capacidad para funcionar como donador y aceptor de fosfatos, en vías de señalización celular y precursor de compuestos con esta función (Wong & Kitts, 2001; Kumar *et al.*, 2010). En el maíz, esta molécula proporciona protección al núcleo contra los efectos oxidantes de los metales presentes, previene daño al ADN y la pérdida de lípidos (particularmente γ -tocoferol) durante el almacenamiento en la semilla (Doria *et al.*, 2009). A nivel celular, se le relaciona con la regulación génica, la exportación eficiente del ARNm, la edición del ARN y reparación de ADN (York, 2006). El inositol fosfato (1, 4 y 5) P₃ forma parte de las cascadas de señalización (Berridge & Irvine, 1989), las vías involucradas en la movilización y señalización del Ca (Larsson *et al.*, 1997), la conformación de proteínas (Macbeth *et al.*, 2005), endo y exocitosis (Saiardi *et al.*, 2002), maduración de ovocitos (Angel *et al.*, 2002) y diferenciación celular (Berridge & Irvine, 1989). Otra propiedad del ácido fítico es su capacidad antioxidante dada su habilidad de enlazarse al Fe e inactivarlo en solución. Esto previene que el hierro férrico participe en la reacción de Fenton (la formación de radicales oxidrilos que se producen durante la oxidación de Fe²⁺ a Fe³⁺ durante la reacción Fe²⁺ con H₂O₂ o peróxidos) (Neevel, 1995).

2.4.2 Efecto nutricional y ambiental

Las sustancias anti-nutricionales como el ácido fítico se encuentran ampliamente distribuidas en los alimentos de origen vegetal y de consumo diario (Raboy, 2009). Estas sustancias, tienen la capacidad de disminuir la disponibilidad de los nutrientes esenciales como del P debido a la estructura química del compuesto ya que forma complejos catiónicos quelantes que reducen su hidrolización (Vats *et al.*, 2005). La excreción de grandes cantidades de fitato representa un peligro potencial al ambiente ya que eutrofiza los cuerpos de agua, causando la muerte de peces y animales acuáticos (Raboy, 2009; Rose *et al.*, 2010; Raboy *et al.*, 2014; Heuer *et al.*,

2017; Han *et al.*, 2022). Además, interfiere con la absorción intestinal de Zn, Fe y Ca, causando deficiencias nutricionales que afectan a más del 50 % de la población en el mundo (Mayer *et al.*, 2008; Murgia *et al.*, 2012; OMS, 2015; Raboy, 2020).

2.5 Estrategias para incrementar la biodisponibilidad de Fe y Zn

Existen diversas estrategias físico-químicas que reducen la concentración de fitato e incrementan la biodisponibilidad de Fe y Zn. Los procesos físico-químicos incluyen la molienda o triturado del cereal, el remojo, la fermentación, la nixtamalización, la diversificación dietética, la suplementación farmacéutica y la fortificación. En general, estas estrategias llegan a reducir hasta el 40 % del ácido fítico (Reddy *et al.*, 1982; Lestienne *et al.*, 2005; Masud *et al.*, 2007; Yamaji *et al.*, 2017).

2.5.1 Estrategias físico-químicas

La molienda o triturado de cereal es el método más utilizado para eliminar el ácido fítico de la semilla (Lestienne *et al.*, 2005), aunque tiene la desventaja de que elimina, simultáneamente, los minerales y las fibras dietéticas. En maíz, la molienda se utiliza para eliminar el ácido fítico presente en el germen de la semilla (Slavin *et al.*, 2000).

El remojo consiste en la inmersión de los granos durante un periodo que permita la activación de las fitasas endógenas (Greiner & Konietzny, 2006). Este método es el que más se utiliza en el proceso de germinación y fermentación de los cereales (Lestienne *et al.*, 2005). Según Lestienne *et al.* (2005) demostraron que el remojo del mijo perla (*Pennisetum glaucum*) puede activar la con fitasa endógena o exógena hasta un 23 %. En maíz, esta práctica aumenta la actividad de las fitasas (endógena y exógena) hasta un 57 % (Hotz & Gibson, 2001; Lestienne *et al.*, 2005).

La fermentación es un proceso metabólico en el que los carbohidratos se oxidan para liberar la energía en ausencia de un aceptor de electrones, mejorando así la biodisponibilidad de los minerales (Egli *et al.*, 2002; Coulibaly *et al.*, 2011). Elyas *et al.* (2002) demostraron que la

fermentación natural del mijo perla (*Pennisetum glaucum*) promueve una reducción en el contenido de ácido fítico. Este método reduce su concentración hasta en un 27 % (Coulibaly *et al.*, 2011). La fermentación también reduce el ácido fítico en la harina de arroz; particularmente la forma hexa del ácido fítico (Ragon *et al.*, 2008).

La nixtamalización (proceso tradicional de preparación del maíz) consiste en la cocción y remojo de los granos secos en una solución alcalina (hidróxido de calcio) (Suri *et al.*, 2016). Posteriormente, los granos se escurren y enjuagan para quitar la cubierta exterior (pericarpio) (Suri *et al.*, 2016; CIMMYT, 2021). Dicho proceso conduce a la gelatinización del almidón y desnaturalización parcial de las proteínas, lo que reduce la concentración de ácido fítico en un 20 % (Suri *et al.*, 2016; CIMMYT, 2021).

La diversificación dietética refiere a la ingesta simultánea de nutrientes esenciales que mejoran el estado nutricional de las personas (Blanco-Rojo *et al.*, 2019; Maqbool & Beshir, 2019). La fortificación, por otro lado, consiste en la adición de óxido de zinc y sulfato de zinc en los alimentos (Hotz *et al.*, 2005; Maqbool & Beshir, 2019). En México, se utiliza un programa de fortificación con Zn para la preparación del pan y la tortilla (FAO/OMS, 2004; Maqbool & Beshir, 2019).

2.5.2 Estrategias genéticas

Las estrategias genéticas para reducir el contenido de fitato en la semilla de cereales, incluyen el mejoramiento genético, la mutagénesis, la biofortificación y utilización de la variabilidad genotípica contenida en la semilla.

2.5.2.1 Mutagénesis

La mutagénesis es un proceso de aislamiento de mutantes de ácido fítico (*Ipa*) que restringen la biosíntesis o almacenamiento del ácido fítico en la semilla, hasta en un 66 % (Raboy *et al.*, 2000; 2014). Estas mutantes *Ipa* se pueden clasificar principalmente en 3 categorías: i) las mutantes que afectan la ruta biosintética del ácido fítico, partiendo desde la glucosa 6-P hasta

el *myo*-inositol monofosfato; ii) las mutantes que alteran la última vía sintética del *myo*-inositol monofosfato hasta el ácido fítico y iii) las mutantes que afectan el transporte del ácido fítico a la vacuola (Raboy, 2009).

En general, una reducción de ácido fítico (*lpa*) en los mutantes (*lpa*), incrementa proporcionalmente, la concentración de P inorgánico (Pi) en la semilla (Raboy, 2009). En cebada (*Hordeum vulgare*), el mutante Hvlpa1-1 fue una excepción, ya que la pérdida de actividad del transportador de sulfato (HvST) condujo no solo a una reducción del fitato, sino también a una disminución de las concentraciones de P inorgánico en un 15 % (Raboy *et al.*, 2014). Zhao *et al.* (2016) también señalaron una pérdida de la función en el transportador de sulfato OsSULTR3 cuando se reduce la concentración de P total del grano de arroz (*Oryza sativa* L.). En trigo (*Triticum aestivum*) y soja (*Glycine max*) también identificaron otros mutantes tipo *Ipa* (Larson *et al.*, 2000; Yan *et al.*, 2004) que producen efectos pleiotrópicos (un solo gen es responsable de efectos fenotípicos distintos) que reducen la tasa de germinación y la emergencia de las plántulas (Raboy *et al.*, 2000; Maupin *et al.*, 2011).

2.5.2.2 Mejoramiento genético

El mejoramiento genético o fitomejoramiento consiste en la modificación de la herencia de las plantas para tener variedades o híbridos mejorados genéticamente, adaptados a condiciones específicas, teniendo mayores rendimientos y mejor calidad que las variedades nativas (Scott *et al.*, 2008; Lorenz *et al.*, 2008; Dudley & Lambert, 2010). El procedimiento de selección consta de 4 fases: i) integrar una población mixta que, en conjunto, contenga los alelos deseados, ii) realizar un proceso de selección de caracteres múltiples de individuos sobresalientes, iii) desarrollar, a partir de individuos sobresalientes, una población superior y iv) entrecruzar los individuos superiores para mejorar, a su vez, la población original y repetir el proceso (selección cíclica) (Hallauer, 2007).

2.5.2.3 Biofortificación

La biofortificación refiere al aumento en el contenido y disponibilidad de vitaminas y minerales esenciales en los cultivos, por medio de la combinación de prácticas agronómicas (aplicación de fertilizantes minerales al suelo y/o la planta), mejoramiento convencional (selección artificial, hibridación y mutagénesis) y/o biotecnológico (ingeniería genética) que incrementan la calidad nutricional (Bouis *et al.*, 2011; OMS, 2016; Finkelstein *et al.*, 2017; Balk *et al.*, 2019; Maqbool & Beshir, 2019). En algunos estudios realizados en cereales, se han desarrollado variedades con un alto contenido de Zn y Fe (12.6 a 28.7 mg kg⁻¹) (Gómez-Galera *et al.*, 2010; Rawat *et al.*, 2013; Saha *et al.*, 2017). Sin embargo, Chí-Sánchez *et al.*, (2021) y Azenón & Durán (2020) demostraron que en maíces nativos existe similar concentración de Zn y Fe (21.2 y 11.0 mg kg⁻¹).

2.5.2.4 Recursos genéticos de cereales y leguminosas con variación en la concentración de ácido fítico (fitato)

La agricultura convencional y el uso inadecuado de insumos químicos reducen la diversidad genética y la productividad de los cultivos (Newton *et al.*, 2010). Es por ello que, la utilización de variedades nativas de cereales y leguminosas, adaptadas a suelos poco fértiles, constituye una importante estrategia para incrementar la eficiencia en el uso de P y reducir la acumulación de ácido fítico en la semilla (Newton *et al.*, 2010; Fageria & Dos Santos, 2013). En la semilla de arroz, por ejemplo, existe una amplia variabilidad genotípica en la concentración de P, la cual varía de 1 a 5 mg P g⁻¹. En maíz nativo de Michoacán, también se identificó un importante acervo de variabilidad en la concentración de P (de 1.1 a 5.7 mg g⁻¹) (Vizcaíno-Ríos, 2015; Salazar-Mejía, 2019; Becerra-Romero, 2019). En particular, los maíces de madurez tardía son los que menos fitato acumulan en la semilla (< 2.5 mg g⁻¹).

Las leguminosas, por otro lado, constituyen un acervo crucial de variabilidad genotípica para esta característica. Zhou *et al.* (2016) observaron que la concentración de fitato en la semilla de soja (*Glycine max*) varía de 1.7 a 13.3 mg g⁻¹. En *Vigna subterranea* L, se reportó una concentración de 1.1 a 15.1 mg fitato g⁻¹) (Halimi *et al.*, 2019).

2.6 Función del fósforo en la planta

El P es un macronutriente esencial requerido para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Han *et al.*, 2022). Éste se encuentra en el ADN y ARN (0.04 %), lípidos (0.03 %), ésteres (0.02 %) y en la forma de P inorgánico (0.13 %) (White & Hammond, 2008). El P es fundamental en la división celular; es componente estructural de ácidos nucleicos, coenzimas, fosfolípidos y ácidos grasos (Cordell & White, 2014). Además, ocupa un papel importante en el aporte y transferencia de energía (AMP, ADP y ATP), la respiración y la fotosíntesis. Su función también está relacionada con el metabolismo energético de las células y la actividad de las ATP-etasas (hidrólisis y transferencia de energía) (Mackey & Paytan, 2009). El P acelera la formación y crecimiento de las raíces, estimula la formación de los frutos y semillas durante la etapa reproductiva y es el principal regulador de los ciclos vitales de la planta (Flores, 2016). Los requerimientos de P para un óptimo desarrollo de la planta están en el rango de 0.3 a 0.5 % de la materia seca producida durante la etapa de crecimiento (Richardson *et al.*, 2009). En maíz estos requerimientos van de 1 a 6.2 mg g⁻¹ en toda la planta (Salazar-Mejía, 2019) y varían según el tejido y estado de crecimiento (Barker & Pilbeam, 2015) (Cuadro 4).

Cuadro 4. *Concentración de fósforo en la planta de maíz.*

Etapa de crecimiento	Partes de la planta	Fósforo (mg g ⁻¹)
0-60 cm de alto	Toda la planta	2.2 - 5.0
Madurez	Sexta hoja	2.1 - 3.3
Inflorescencia	Hoja de la espiga	2.5
Madurez	Hojas	2.5
	Vainas	1.0
	Vástago	1.1
	Inflorescencia	1.0
Madurez fisiológica	Grano	2.9
	Mazorca	1.2

2.7 Eficiencia en el uso de fósforo (EUP)

2.7.1 Definición y componentes

La eficiencia en el uso de P (EUP) se define como el rendimiento que tiene el cultivo por unidad de nutriente suministrado del suelo y/o fertilizante (Wang *et al.*, 2010; Manschadi *et al.*, 2014). La EUP está determinada por la capacidad de la planta para absorber el P del suelo (eficiencia en la adquisición de P; EAP) y la capacidad para utilizarlo en la producción de grano por unidad de P adquirido (EUP) (Rose & Wissuwa, 2012; Manschadi *et al.*, 2014).

2.7.2 Mecanismos de eficiencia en la adquisición de fósforo (EAP)

El P es relativamente inmóvil en el suelo y se mueve principalmente por difusión (por gradientes de concentración) (Vance *et al.*, 2003). La distribución y disponibilidad de P es mayor en la superficie y disminuye en profundidad debido a la heterogeneidad espacial del pH, la actividad microbiana y la temperatura (Schneider *et al.*, 2019). La movilización y absorción de P crea zonas de agotamiento que varían en milímetros (Gahoonia & Nielsen, 2003; 2004), lo que promueve un crecimiento continuo de las raíces y la exploración de nuevos dominios en el suelo (Vance *et al.*, 2003).

Las plantas se han adaptado a la reducida disponibilidad de P mediante la modificación de la arquitectura y/o morfología de la raíz (mayor densidad y longitud de pelos radicales) (Lynch, 2019), el incremento del número y ramificación de raíces laterales (Lynch, 2007; Wang *et al.*, 2010), la secreción de ácidos orgánicos (malato y citrato) que facilitan la solubilización del P en el suelo (Manschadi *et al.*, 2014; Lambers *et al.*, 2015; Wen *et al.*, 2019) y las asociaciones micorrícicas que aumentan el espacio de suelo utilizado para la adquisición del nutriente (Lynch, 2011; Manschadi *et al.*, 2014; Lynch, 2019).

En maíz, se encuentra una amplia variación genotípica en la EAP (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2011). Los genotipos considerados eficientes presentan raíces axilares más superficiales (seminales y nodales) y ramificadas (mayor número de raíces laterales) y producen pelos

radicales más largos, incrementando la superficie de absorción de P en el suelo (10-20 cm) que los genotipos ineficientes en condiciones de baja disponibilidad de P en el suelo (Magdaleno-Armas, 2010; Pérez-Decelis, 2010; Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2011). Mientras que otros genotipos eficientes incrementan la absorción de P por unidad de peso radical o longitud (Bayuelo-Jiménez & Ochoa Cadavid, 2014). Esta variabilidad se manifiesta en diferentes fases de su desarrollo como en la etapa de plántula (Pérez-Decelis, 2010), la etapa vegetativa temprana (Magdaleno-Armas, 2010) y la etapa vegetativa tardía (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2011).

2.7.3 Mecanismos de eficiencia en la utilización de fósforo (EUtP)

La eficiencia en la utilización de P (EUtP) refiere a la habilidad de los cultivos para convertir el nutriente absorbido en materia seca en la semilla, teniendo un mayor rendimiento con una baja disponibilidad de P (Gourley *et al.*, 1994; Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2014; Nebiyu *et al.*, 2016). Las diferencias en la EUtP, se atribuyen principalmente a la eficiencia en el reciclaje, la movilización y el uso del P almacenado en órganos maduros y senescentes (Veneklaas *et al.*, 2012; Van de Wiele *et al.*, 2016; Heuer *et al.*, 2017). Además, un mejor balance entre la fuente y la demanda, así como una mejor redistribución del P de los órganos vegetativos a la semilla y una reducción de la concentración de P en la semilla (mayormente en la forma de fitato) incrementa la EUtP (Ortíz-Monasterio *et al.*, 2001; Rose *et al.*, 2010; Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014; Manschadi *et al.*, 2014; Raboy *et al.*, 2014; Han *et al.*, 2022). Otro mecanismo importante es la removilización interna de P, particularmente cuando el suministro de P en el suelo es limitado (Cong, Suriyagoda & Lambers, 2020). La removilización interna de P consiste en el transporte de P desde tejidos senescentes a tejidos jóvenes o en crecimiento activo (Kuga *et al.*, 2008; Cong *et al.*, 2020). En promedio, las plantas removilizan el 50 % del P contenido en las hojas senescentes (Cong *et al.*, 2020). En cereales, las hojas senescentes actúan como una fuente de P para el grano; aproximadamente del 10-70 % del P absorbido se moviliza desde las hojas viejas a la semilla en desarrollo (Abbas *et al.*, 2018; Suriyagoda *et al.*, 2019; Wang & Ning, 2019).

La EUP está constituida por dos componentes: (i) el índice de cosecha (IC) e (ii) índice de acumulación de P (IAP) (Wang *et al.*, 2010; Bayuelo *et al.*, 2014; 2018). El índice de cosecha refiere a la fracción de la materia seca total acumulada en la planta que se asigna a la semilla (Ciampitti & Vyn, 2012; Manschadi *et al.*, 2014; Bayuelo *et al.*, 2014; 2018). En cultivares mejorados de maíz se ha registrado un IC que varía de 0.4 a 0.6 (Hay, 1995; Heuer *et al.*, 2017). El IC de los maíces nativos varía de 0.40 a 0.45 (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2014). El índice de acumulación de fósforo (IAP), por otro lado, refiere a la proporción del P total de la planta que se particiona a la semilla (Fageria, Baligar & Li, 2008; Bayuelo *et al.*, 2018). En general, las plantas acumulan la mayor parte del P en el grano en desarrollo presentando un IAP de 0.7 a 0.9 (Rose *et al.*, 2010; Heuer *et al.*, 2017). En maíces nativos se ha reportado un IAP que varía de 0.14 a 0.40, independientemente de la dosis de P administrada (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2014).

Existen diversos estudios que demuestran la variabilidad genotípica en la EUP y su respuesta a la diferente fertilización fosfatada (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014; Sandaña, 2016; Wang & Ning, 2019, Irfan *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2022). Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid (2014) señalaron que la EUP en maíz nativo se relacionó con una mayor EAP y EUP. Las variedades de madurez tardía (SHUI-2, CB-2, AS-4 Y ZR-6) fueron más eficientes en adquirir el P en ambientes de BP, mientras que las variedades precoces presentaron una mejor eficiencia interna del recurso. La mayor EUP se relacionó con una mejor distribución de materia seca en la planta (de 794 a 915 kg MS kg⁻¹ P) y una menor absorción de P asignado al grano (de 0.23 a 0.46 g P kg⁻¹) en BP.

Zhang *et al.* (2022) reportaron que la EUP en maíz se atribuyó a un incremento en la acumulación y distribución de materia seca entre sus órganos, independientemente de la dosis de fertilización administrada. Además, que los patrones de removilización de P varían según la demanda del mismo. Particularmente, desde las hojas maduras (de 50 a 85 %) y el tallo (de 15 a 50 %). Irfan *et al.* (2020) señalaron que, en ambientes de BP, el arroz es más EUP. Dicha eficiencia se atribuyó a una mayor adquisición del nutriente. Las variedades eficientes absorbieron más P (3.37 mg g⁻¹) en condiciones de BP que en las de alta fertilización (2.24 mg g⁻¹). Además, la eficiencia interna de P se debió a una mayor capacidad para redistribuir

el P desde tallo y hojas maduras hacia la semilla en crecimiento. En el germoplasma de papa (*Solanum tuberosum L.*) se identificó variabilidad genotípica para EUP en ambientes de BP (Sandaña, 2016). Los genotipos nativos fueron más eficientes en adquirir P y utilizarlo en la producción de tubérculos. Según Wang & Ning (2019), la mayor EUtP de maíz (*Zea mays L.*) se relacionó con una menor movilización de carbohidratos.

3. JUSTIFICACIÓN

La variabilidad genotípica que se encuentra contenida en los cultivos (cereales) es crucial para satisfacer la necesidad de alimentos y nutrición humana (FAO, 2019). La sub-provincia P'urhépecha, en el estado de Michoacán, constituye uno de los centros de mayor diversidad de variedades nativas de maíz. Éstas presentan una alta EUP (definida como el incremento de la producción de materia seca o rendimiento por unidad del nutriente absorbido), la cual se refleja en el mantenimiento de una alta actividad metabólica con una reducida concentración de P en el tejido y producción de biomasa y/o rendimiento de grano por unidad de P absorbido (4 a 5 ton ha⁻¹) (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014). La EUP también se vincula con una menor movilización de fitato a la semilla (< 3 mg P g⁻¹) (Bayuelo & Ochoa, 2018).

Los estudios realizados por Vizcaíno-Ríos (2015) y Salazar-Mejía (2019) demostraron que en maíz nativo existe variabilidad genotípica en la concentración de fitato en la semilla (1.1 a 5.7 mg g⁻¹) siendo los genotipos tardíos los que menor concentración presentaron (< 2.5 mg g⁻¹). Resultados similares se reportaron en arroz nativo, cuyo contenido de fitato varió de 1 a 5 mg P g⁻¹ (Rose *et al.*, 2013). En *Vigna subterranea* L. se reportó variabilidad genotípica en el contenido de fitato (1.1 a 15.11 mg g⁻¹), mismo que estuvo relacionado con el contenido de micronutrientes (11.4 a 149.5 mg Fe g⁻¹ y 2.14 a 19.7 mg Zn g⁻¹) (Halimi *et al.*, 2019). Es plausible que una reducción del acomplejamiento del grupo fosfato con el Zn, Fe y otros metales, pueda reflejarse en una mayor biodisponibilidad de micronutrientes en la semilla. Para demostrar lo anterior, es necesario elucidar la relación que existe entre el P absorbido, el P distribuido hacia los diferentes órganos de la planta y el que se acumula como fitato en la semilla en desarrollo.

4. HIPÓTESIS

Las variedades de maíz nativo eficientes en la utilización fisiológica de fósforo y que movilizan una menor concentración de fitato durante el llenado de la semilla, promueven una mayor biodisponibilidad de Fe y Zn, a madurez fisiológica.

5. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la eficiencia en la utilización de fósforo en maíz nativo y su relación con la acumulación de fitato y biodisponibilidad de Zn y Fe, durante el desarrollo de la semilla.

5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar la tasa de acumulación y distribución de biomasa y fósforo entre los órganos de la planta durante la etapa vegetativa y el desarrollo de la semilla.
2. Estimar la concentración de P inorgánico, fitato, Fe y Zn durante el desarrollo de la semilla.
3. Estimar la eficiencia en la utilización de P en cuatro variedades de maíz nativo de la Meseta P'urhépecha, cultivadas en un suelo ácido con una contrastante disponibilidad de fósforo.
4. Establecer la relación entre los componentes de eficiencia en la utilización de fósforo (índice de cosecha e índice de acumulación de P) con la disponibilidad de fitato, Zn y Fe durante el desarrollo de la semilla.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Estimación del peso seco, concentración y contenido de fósforo durante la etapa vegetativa

6.1.1 Área de estudio

El experimento se realizó en condiciones de invernadero (HR de 60 %; y temperatura de 32°C) ubicado en el Instituto de Investigaciones de Recursos Naturales de la UMSNH, en San Juanito Itzicuaró (19° 42' 2" LN y 101° 11' 10" LO), Morelia, Michoacán. El clima templado subhúmedo con lluvias en verano (Cwb), con una temperatura media anual de 16.6°C y precipitación media de 754 mm (García, 2004).

6.1.2 Material vegetal

Con base a estudios realizados en maíz nativo (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014), se eligieron cuatro variedades de contrastante precocidad de acuerdo al número de días en alcanzar la floración masculina: de 75 a 85 d para los precoces y de 95 a 110 d para los tardíos, el contenido de fitato base presente en la semilla y el índice de eficiencia a P, el cual se define como el crecimiento sostenido en condiciones de baja disponibilidad de P (BP) (Flores, 2016) (Cuadro 5).

6.1.3 Condiciones de crecimiento

El experimento incluyó dos niveles de fertilización con una baja (25 kg ha⁻¹) y alta (50 kg ha⁻¹) aplicación de P₂O₅ proveniente de superfosfato triple, combinados con cuatro variedades de maíz. De acuerdo al número de días en alcanzar el 50 % de la floración masculina, se incluyeron dos materiales precoces (de 75 a 85 d) y dos tardíos (de 95 a 110 d). Se empleó un diseño completo al azar con cuatro repeticiones por tratamiento. Las semillas se sembraron en una maceta de 3 kg a profundidad de 2 cm. El substrato consistió de una mezcla compuesta

de un suelo ácido (Andisol), Peat Moss y agrolita en una relación 2:1:1. A todas las unidades experimentales se les aplicó una dosis de 60 kg N ha⁻¹ 10 días después de la siembra.

Cuadro 5. *Variedades de maíz distribuidas por su precocidad, concentración de fitato e índice de eficiencia a fósforo (IEP).*

ID	Material	Precocidad	Fitato mg g ⁻¹	IEP [£]
113	Paso del Muerto	Tardío	4.14	E
127	DP × Tromba	Tardío	6.43	E
135	HV313 × DE	Precoz	5.45	E
243	Leopardo	Precoz	3.62	ME

IEP[£]: Crecimiento sostenido en condiciones de baja disponibilidad de fósforo. E: Eficiente; ME: Moderadamente eficiente (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2014).

6.1.4 Peso seco y fósforo inorgánico

Los muestreos correspondieron a diferentes etapas de crecimiento del maíz (Ransom y Endres, 2020). Se extrajeron cuatro plantas por genotipo y nivel de P en las etapas fenológicas V3 (tercera hoja), V5 (quinta hoja), V7 (séptima hoja) y V9 (novena hoja). En cada etapa fenológica se cosecharon cuatro plantas por nivel de P/genotipo. La raíz y vástago Tallo + hojas) se deshidrataron en una estufa a 65 °C por 72 h, para luego registrar su peso seco. El tejido se molió en un molino (Retsch Modelo MM 200) y se utilizaron submuestras de 70 mg para calcinarlas en una mufla (Marconi Novus N1200) a 500 °C por 4 h. El análisis de fósforo inorgánico se realizó por el método colorimétrico de Murphy & Riley (1962). El método se basa en la reacción entre el molibdeno de amonio [(NH₄)₆Mo₇O₂₄] y el ácido ascórbico (C₆H₈O₆), que resulta en la producción de un complejo fosfo-molibdico que produce una coloración azul (Borrero *et al.*, 2017). Se usó un espectrofotómetro de la marca Perkin Elmer Modelo Lambda 40 para realizar la lectura de absorbancia a 840 nm. La concentración de P inorgánico se realizó con base en los datos de absorbancia de cada muestra y la ecuación de la recta obtenida de la curva estándar como sigue: Y= AX +B (donde Y es la concentración

buscada, X = la absorbancia, A = la constante dada por la ecuación y representa la pendiente, B = la constante dada por la ecuación y representa el intercepto) (Borrero *et al.*, 2017). El contenido de P (mg g^{-1}) se calculó mediante la multiplicación de la concentración de P con el peso seco acumulado en cada órgano.

6.2 Estimación del peso seco, concentración y contenido de fósforo durante el desarrollo de la semilla

6.2.1 Área de estudio, condiciones de cultivo y material vegetal

El estudio se realizó en condiciones de temporal, de junio a diciembre de 2019. El sitio experimental se ubicó en Pablo Cuiñ, en el Municipio de Ario de Rosales, Michoacán ($19^{\circ} 13' 19''$ LN y $101^{\circ} 39' 42''$ LO). El clima del municipio es templado subhúmedo con lluvias en verano [C (w2) (w)], con una temperatura media anual de 25°C y precipitación media de 761.6 mm. El suelo es del tipo Andisol caracterizado por tener una alta capacidad de retención de fosfatos ($\geq 85\%$), alta densidad aparente ($\leq 0.9 \text{ g cm}^3$), alta capacidad de retención de agua y contenido de materia orgánica (Alcalá *et al.*, 2009).

El experimento incluyó dos niveles de fertilización con una baja (25 kg ha^{-1}) y alta (50 kg ha^{-1}) aplicación de P_2O_5 proveniente de superfosfato triple, combinados con cuatro variedades de maíz de Michoacán. De acuerdo al número de días en alcanzar el 50 % de la floración masculina, se incluyeron dos materiales precoces (de 75 a 85 d) y dos tardíos (de 95 a 110 d) (Cuadro 5). Se empleó un diseño de bloques completos al azar con un arreglo de tratamientos en parcelas divididas con cuatro repeticiones por tratamiento. Los niveles de P correspondieron a la parcela principal y las variedades, distribuidas aleatoriamente dentro de cada parcela, a las sub-parcelas. Cada unidad experimental se conformó con dos surcos de 5 m de longitud por variedad. Las semillas se sembraron a una profundidad de 6 cm y a una distancia de 25 cm entre cada planta y a 60 cm de distancia entre cada surco. A todas las unidades experimentales se les aplicó una dosis de 60 kg N ha^{-1} en forma de urea a la siembra y otra a floración.

6.2.2 Peso seco y concentración de fósforo en los diferentes órganos de la planta

Los muestreos correspondieron a diferentes etapas de crecimiento del maíz (Ransom & Endres, 2020). El periodo reproductivo incluyó las siguientes etapas: el periodo entre floración masculina (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez (R6). En cada etapa fenológica se cosecharon tres plantas por nivel de P/genotipo. De cada planta se separó la raíz, vástago (tallo + hojas), espiga y semilla para su deshidratación en una estufa (Felisa-Horno) de aire forzado a 60°C durante 72 h. Una vez deshidratadas las muestras, se registró el peso seco de raíz (PSR), tallo y hoja (PSV), espiga (PSE) y semilla (PSS). La cuantificación del P en los diversos órganos de la planta se realizó de la misma forma descrita en el apartado 6.1.4.

6.2.3 Concentración de fitato en la semilla de maíz

El fósforo orgánico (fitato) se analizó por medio del método colorimétrico modificado por Vaintraub y Lapteva (1988). El método se basa en la reacción entre el cloruro férrico (FeCl_3) y el ácido sulfosalicílico ($\text{C}_7\text{H}_6\text{O}_6\text{S}\cdot\text{H}_2\text{O}$) que resulta en una coloración rojiza [$\text{FeCl}_3 + \text{C}_7\text{H}_6\text{O}_6\text{S} + \text{H}_2\text{O} = \text{Fe}(\text{C}_7\text{H}_6\text{O}_6\text{S})_3 + \text{HCl} + \text{O}_2$]. A una muestra de 70 mg de semilla se le agregaron 700 μl de HCl 0.65 M, para su digestión por un periodo de 14 h. Posteriormente, se centrifugó durante 20 min a 3000 rpm en una centrifuga (Eppendorf modelo 5417 C). Se obtuvo un extracto de fitato de 30 μL y a cada muestra se le adicionó 200 μL de reactivo de Wade (2.5 g de ácido 5-sulfosalicílico monohidratado y 0.25 g de cloruro de férrico hexa hidratado en 150 mL de agua desionizada, refrigerado por 12 horas previas y ajustado a un pH de 3.05 con NaOH hasta completar un volumen de 200 mL. Se preparó una curva de calibración con 5 concentraciones (0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 3.0 mg/ml) de ácido fítico [SIGMA P-8810 (250 mg de sal ácido fítico en 250 mL de agua desionizada)]. Se utilizaron placas de ELISA colocadas en un Multiskan Modelo 354. Cada muestra triplicada reposó durante 15 min a temperatura ambiente; posteriormente se realizó la lectura a una longitud de onda de 492 nm. La concentración de fitato se realizó con base en los datos de absorbancia de cada muestra y la ecuación de la recta obtenida de la curva estándar como sigue: $Y = AX + B$ (donde Y es la concentración buscada, X= abs, A= constante dada por la ecuación y que representa

la pendiente, B= constante dada por la ecuación y que representa el intercepto) (Borrero *et al.*, 2017).

6.2.4 Concentración de micronutrientes (Fe y Zn) de la semilla de maíz

Se analizó la concentración de hierro y zinc en la semilla de maíz por el método de espectrofotometría de absorción atómica (Sadzawka *et al.*, 2007). Este método se basa en la respuesta óptica que es causada por la radiación absorbida por los átomos libres del metal al incidir radiación en ellos (Álvarez, 2016). En principio, las muestras de semilla se calcinaron a 500° C en una mufla (Marconi Novus Modelo N1200). Una vez calcinadas, se digirieron con una solución de HCl 2 M y se filtraron al vacío con papel (Papel Whatman No.1). Posteriormente, se utilizó una curva de calibración con cinco puntos para Fe (0.125, 0.250, 0.500, 1.0 y 1.5 mg/L) y Zn (0.100, 0.125, 0.250, 0.500 y 0.750 mg/L), respectivamente preparada con una solución estándar de 1000 mg/L de Fe y Zn (Sadzawka *et al.*, 2007). Se leyeron las muestras en un espectrofotómetro de absorción atómica (SpectrAA Modelo 220FS) con lámparas de Fe y Zn (Varian 7 mA, 10 mA) a una longitud de onda de 248.3 nm para el Fe y 213.8 nm para el Zn para obtener la concentración de los micronutrientes. La concentración de Fe y Zn se obtuvo en partes por millón (ppm) y se transformaron los datos a mg kg⁻¹.

6.3 Estimación de la eficiencia en la utilización de fósforo y componentes

Durante la etapa vegetativa y durante el desarrollo de la semilla se estimó la eficiencia en la utilización de P (EUtP) como una medida de la producción de peso seco de la planta por unidad de P adquirido (g PS mg⁻¹ P) y se calculó como la relación del peso seco total y el contenido total de P en la planta (Fageria *et al.*, 2008). A madurez fisiológica, se estimó el índice de cosecha (IC) como la relación entre el peso seco de la semilla y el peso seco total. El índice de acumulación de P (IAP) se calculó como la relación entre el contenido de P en la semilla y el contenido de P total (Fageria *et al.*, 2008).

6.4 Análisis estadístico

Se realizaron pruebas de F mediante procedimiento GLM (SAS, 2000) para verificar las diferencias en las variables evaluadas. Previamente se aplicó la prueba de Bartlett's para confirmar el supuesto de homogeneidad (SAS, 2000). Se utilizó la prueba protegida DMS (diferencia mínima significativa) de Fisher para comparar las diferencias entre genotipos, precocidad y tratamientos de fósforo. El análisis de correlación de Pearson se utilizó para probar la relación entre los componentes de eficiencia en la utilización de P con la concentración de Pi, fitato, Zn y Fe.

7. RESULTADOS

7.1 Tasa de acumulación y distribución de peso seco, contenido y concentración de P durante la etapa vegetativa del maíz

7.1.1 Acumulación y distribución de materia seca durante la etapa vegetativa

Las diferencias entre niveles de P, grupos de madurez e interacción $P \times G$ para el peso seco de la raíz, vástago, peso seco total e índice de cosecha del vástago (ICV) fueron significativos ($P \leq 0.05$), en todas las etapas fenológicas, excepto para la acumulación de biomasa total y del vástago en etapa V7 (Cuadro 6).

La materia seca acumulada por la planta (de V3 a V9) fue de 2.6 y 3.2 g planta⁻¹. El peso seco del vástago fue de 1.7 y 2.2 g y el de la raíz de 0.9 y 1.0 g, en ambientes de BP y AP, respectivamente. En términos relativos, el 68 % del peso total se distribuyó al vástago y el 32 % a la raíz. Durante la etapa V3, la dosis de BP promovió un mayor crecimiento de la raíz (30 %) y el vástago (29 %). Entre las etapas V5 y V7, la acumulación de biomasa entre los órganos de la planta se mantuvo inalterable entre niveles de P (Cuadro 7). Posteriormente, hubo un decremento de la biomasa del vástago (44 %) en BP.

En la etapa V9, la interacción genotipo \times nivel de P demostró que, entre tipos de precocidad, los genotipos tardíos acumularon mayor biomasa en vástago y raíz en comparación a los precoces, en BP (Figura 3). La proporción del incremento fue de 29 a 55 % en el vástago y 26 al 100 % en la raíz. Por el contrario, los genotipos precoces, disminuyeron la proporción de biomasa acumulada en el vástago y la raíz, en el orden de 22 a 35 % y de 25 a 44 %, respectivamente (Cuadro 7). Además, las diferencias dentro de grupos de precocidad se observaron en los genotipos tardíos. Paso del Muerto, incrementó en 42 % y 72 %, la materia seca del vástago y la raíz, con respecto a DP \times Tromba, en BP. (Figura 3). Entre genotipos precoces, el cv. Leopardo, acumuló mayor biomasa en vástago (18 %) y raíz (50 %) en comparación a HV313 \times DE, respectivamente. En promedio, la materia seca que se particionó al vástago varió de 62 a 64 %, independientemente de la dosis de P y tipo de madurez (Figura 3).

Cuadro 6. Nivel de significancia del análisis de varianza para el peso seco de raíz, vástago y total durante la fase vegetativa del maíz cultivado con una contrastante fertilización fosforada.

Variables	Tercera hoja (V3)			Quinta hoja (V5)			Séptima hoja (V7)			Novena hoja (V9)		
	P ^β	G [†]	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G
Raíz	0.0322	0.0001	0.0001	0.0124	0.0001	0.0001	0.0358	0.0001	0.0001	0.0531	0.0001	0.0020
Vástago	0.0188	0.0001	0.0001	0.0008	0.0001	0.0024	0.1123	0.0001	0.0001	0.0066	0.0001	0.0001
Total	0.0781	0.0001	0.0001	0.0024	0.0001	0.0030	0.2362	0.0001	0.0001	0.0112	0.0001	0.0001
ICV	0.0322	0.0001	0.0001	0.0124	0.0001	0.0001	0.0358	0.0001	0.0001	0.0531	0.0001	0.0020

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo, P < 0.0001, P < 0.001, P ≤ 0.05: significativo, P > 0.05: no significativo.

Cuadro 7. Efecto del genotipo en el peso seco en raíz, vástago, total e índice de cosecha en vástago (ICV) de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.

Etapa	Variedad	Precocidad	Peso seco (g planta ⁻¹)				
			Raíz	Vástago	Total	ICV	
V3	Paso del Muerto	Tardío	0.25 b	0.26 b	0.51 b	0.55 a	
	DP × Tromba	Tardío	0.27 b	0.35 a	0.61 b	0.56 a	
	HV313 × DE	Precoz	0.29 b	0.30 a	0.59 b	0.51 a	
	Leopardo	Precoz	0.40 a	0.37 a	0.77 a	0.48 a	
	DMS _{0.05}		0.06	0.08	0.11	0.07	
	Dosis de P	BP	0.34 a	0.36 a	0.70 a	0.51 a	
		AP	0.26 b	0.28 a	0.54 b	0.53 a	
	DMS _{0.05}		0.06	0.16	0.14	0.12	
	V5	Paso del Muerto	Tardío	0.56 b	0.84 a	1.40 b	0.60 b
		DP × Tromba	Tardío	0.52 b	0.73 b	1.25 c	0.58 b
HV313 × DE		Precoz	0.43 c	0.77 b	1.20 c	0.64 a	
Leopardo		Precoz	0.73 a	0.87 a	1.60 a	0.55 c	
DMS _{0.05}			0.08	0.09	0.16	0.02	
Dosis de P		BP	0.58 a	0.77 a	1.35 a	0.58 a	
		AP	0.54 a	0.83 a	1.37 a	0.61 a	
DMS _{0.05}			0.13	0.06	0.16	0.05	
V7		Paso del Muerto	Tardío	0.83 b	1.70 b	2.53 b	0.67 b
		DP × Tromba	Tardío	0.77 b	1.52 b	2.29 c	0.66 b
	HV313 × DE	Precoz	0.77 b	1.87 b	2.64 b	0.71 a	
	Leopardo	Precoz	1.52 a	2.48 a	4.00 a	0.62 c	
	DMS _{0.05}		0.10	0.24	0.30	0.03	
	Dosis de P	BP	0.95 b	1.86 b	2.81 b	0.67 a	
		AP	1.00 a	1.93 a	2.92 a	0.67 a	
	DMS _{0.05}		0.02	0.05	0.06	0.01	
	V9	Paso del Muerto	Tardío	2.54 a	6.06 a	8.60 a	0.70 b
		DP × Tromba	Tardío	1.48 c	4.26 b	5.74 c	0.74 a
HV313 × DE		Precoz	1.11 d	3.95 b	5.06 d	0.78 a	
Leopardo		Precoz	2.21 b	4.83 b	7.04 b	0.69 b	
DMS _{0.05}			0.29	0.61	0.55	0.04	
Dosis de P		BP	1.52 a	3.82 b	5.34 b	0.73 a	
		AP	2.14 a	5.73 a	7.88 a	0.73 a	
DMS _{0.05}			1.02	0.92	1.86	0.08	

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. DMS: Diferencia mínima significativa.

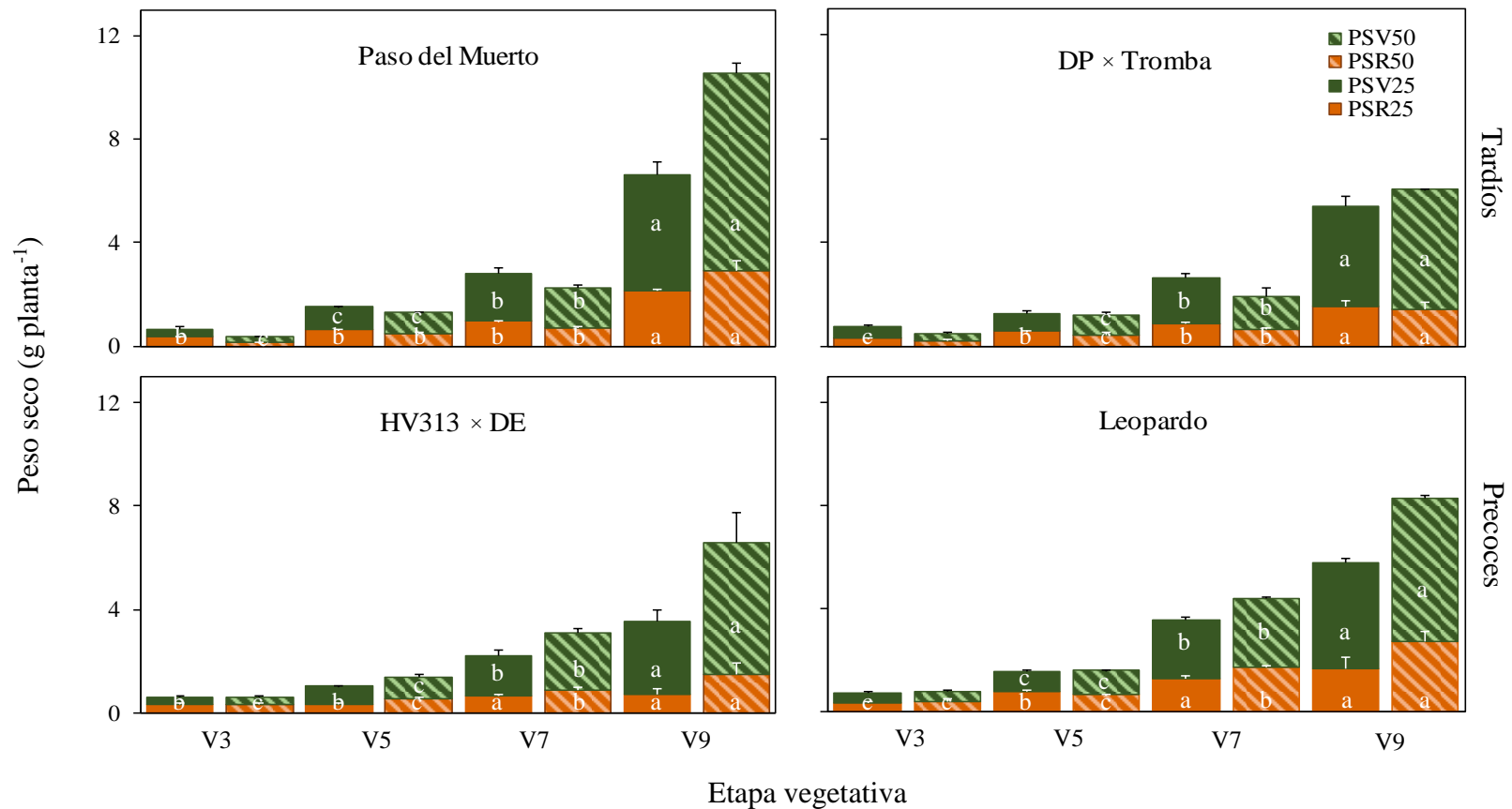


Figura 3. Distribución del peso seco de vástago (PSV) y raíz (PSR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas vegetativas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.

7.1.2 Acumulación y distribución de fósforo durante la etapa vegetativa

El análisis de varianza detectó diferencias entre dosis de P, genotipos y la interacción $P \times G$ para el contenido de P acumulado en la raíz, vástago, total e IAPV ($P \leq 0.001$), en todas las etapas fenológicas, excepto para el contenido de P total en etapa V9 (Cuadro 8).

Durante la etapa vegetativa (de V3 a V9), las plantas acumularon 3.7 y 4.9 mg P, en los ambientes de BP y AP. El vástago acumuló 2.8 y 3.9 mg P, mientras que la raíz 0.8 y 1.0 mg P (Cuadro 9). Del contenido de P total, el 78 % se particionó al vástago y 22 % a la raíz. Entre etapas fenológicas, el efecto de una reducida disponibilidad de P, propició un aumento en el contenido de P de la planta, en promedio de 29 %. A partir de la etapa V7 y hasta V9, el contenido de P total disminuyó entre 30 y 34 % en BP. Similarmente, el P contenido en el vástago se redujo entre 32 y 35 %.

Entre tipos de maduración, los genotipos precoces exhibieron un alto contenido de P en la planta en BP y AP (4.0 y 5.6 mg P), en comparación a los tardíos (3.3 y 4.3 mg P). La proporción del incremento fue de 21 y 30 %, respectivamente. En particular, la mayor acumulación de P en la planta se obtuvo durante el desarrollo de la séptima y novena hoja. Durante la etapa V7, la acumulación de P en la planta fue 39 y 100 % mayor que la obtenida en los tardíos en BP y AP, mientras que en V9, la proporción fue de 28 y 9 %, respectivamente (Cuadro 9).

Dentro de grupos de precocidad, las mayores diferencias del P acumulado se obtuvieron en el P acumulado en el vástago durante la etapa V9, en AP (Figura 4). El genotipo tardío, Paso del Muerto, acumuló más P en el vástago (100 %), en comparación a DP x Tromba (Figura 4). Una proporción similar se obtuvo en el cv. Leopardo, con respecto a HV313 \times DE (Figura 4). En promedio, el contenido de P que se particionó al vástago fue del orden de 63 y 65 %, independientemente de la dosis de P y tipo de madurez (Figura 4).

Cuadro 8. Nivel de significancia del análisis de varianza para el contenido de fósforo en raíz, vástago y total durante la fase vegetativa del maíz cultivado con una contrastante fertilización fosforada.

Variables	Tercera hoja (V3)			Quinta hoja (V5)			Séptima hoja (V7)			Novena hoja (V9)		
	P ^β	G [†]	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G
Raíz	0.0592	0.0001	0.0001	0.0226	0.0001	0.0001	0.3875	0.0001	0.0001	0.0250	0.0001	0.0002
Vástago	0.0274	0.0001	0.0001	0.0015	0.0001	0.0001	0.0239	0.0001	0.0001	0.4526	0.0001	0.0001
Total	0.0333	0.0660	0.2640	0.0165	0.0004	0.0001	0.0001	0.0001	0.0002	0.0747	0.0001	0.0001
IAPV	0.0188	0.0001	0.0001	0.0008	0.0001	0.0001	0.1123	0.0001	0.0001	0.0066	0.0001	0.0001

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo, P < 0.0001, P < 0.001, P ≤ 0.05: significativo, P >0.05: no significativo.

Cuadro 9. Efecto del genotipo en el contenido de fósforo en raíz (CPR), vástago (CPV) y fósforo total (CPT) e índice de acumulación de fósforo en vástago (IAPV) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja.

Etapa	Variedad	Precocidad	Contenido de fósforo (mg planta ⁻¹)				
			Raíz	Vástago	Total	IAPV	
V3	Paso del Muerto	Tardío	0.47 c	0.96 b	1.43 b	0.67 a	
	DP × Tromba	Tardío	0.46 c	1.06 b	1.52 b	0.70 a	
	HV313 × DE	Precoz	0.71 b	1.09 a	1.80 b	0.61 a	
	Leopardo	Precoz	0.93 a	1.38 a	2.31 a	0.60 a	
	DMS _{0.05}		0.19	0.31	0.39	0.11	
	Dosis de P		BP	0.71 a	1.28 a	1.99 a	0.64 a
			AP	0.58 b	0.97 b	1.54 b	0.63 a
	DMS _{0.05}		0.02	0.25	0.16	0.04	
	V5	Paso del Muerto	Tardío	0.65 b	2.25 a	2.90 a	0.79 ^a
		DP × Tromba	Tardío	0.51 c	1.73 b	2.24 b	0.77 a
HV313 × DE		Precoz	0.54 c	1.83 b	2.37 b	0.77 a	
Leopardo		Precoz	0.95 a	1.71 b	2.66 a	0.66 b	
DMS _{0.05}			0.08	0.25	0.25	0.05	
Dosis de P			BP	0.64 a	1.84 a	2.48 a	0.74 a
			AP	0.69 a	1.92 a	2.61 a	0.74 a
DMS _{0.05}			0.22	0.48	0.41	0.13	
V7		Paso del Muerto	Tardío	0.66 b	2.89 c	3.55 c	0.81 ^a
		DP × Tromba	Tardío	0.56 b	2.35 c	2.91 c	0.81 a
	HV313 × DE	Precoz	0.77 b	4.04 b	4.81 b	0.84 a	
	Leopardo	Precoz	1.13 a	5.47 a	6.60 a	0.83 a	
	DMS _{0.05}		0.14	0.66	0.65	0.06	
	Dosis de P		BP	0.70 a	2.98 b	3.68 b	0.81 a
			AP	0.86 a	4.40 a	5.26 a	0.84 a
	DMS _{0.05}		0.06	0.42	0.13	0.09	
	V9	Paso del Muerto	Tardío	2.29 a	7.95 b	10.24 a	0.78 a
		DP × Tromba	Tardío	1.21 b	3.88 d	5.04 c	0.77 a
HV313 × DE		Precoz	1.24 b	4.89 c	6.13 b	0.80 a	
Leopardo		Precoz	1.61 b	10.0 a	11.61 a	0.86 a	
DMS _{0.05}			0.38	0.77	0.71	0.08	
Dosis de P			BP	1.29 a	5.25 b	6.54 b	0.80 a
			AP	1.88 a	8.10 a	9.98 a	0.81 a
DMS _{0.05}			1.20	0.56	2.30	0.17	

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. DMS: Diferencia mínima significativa.

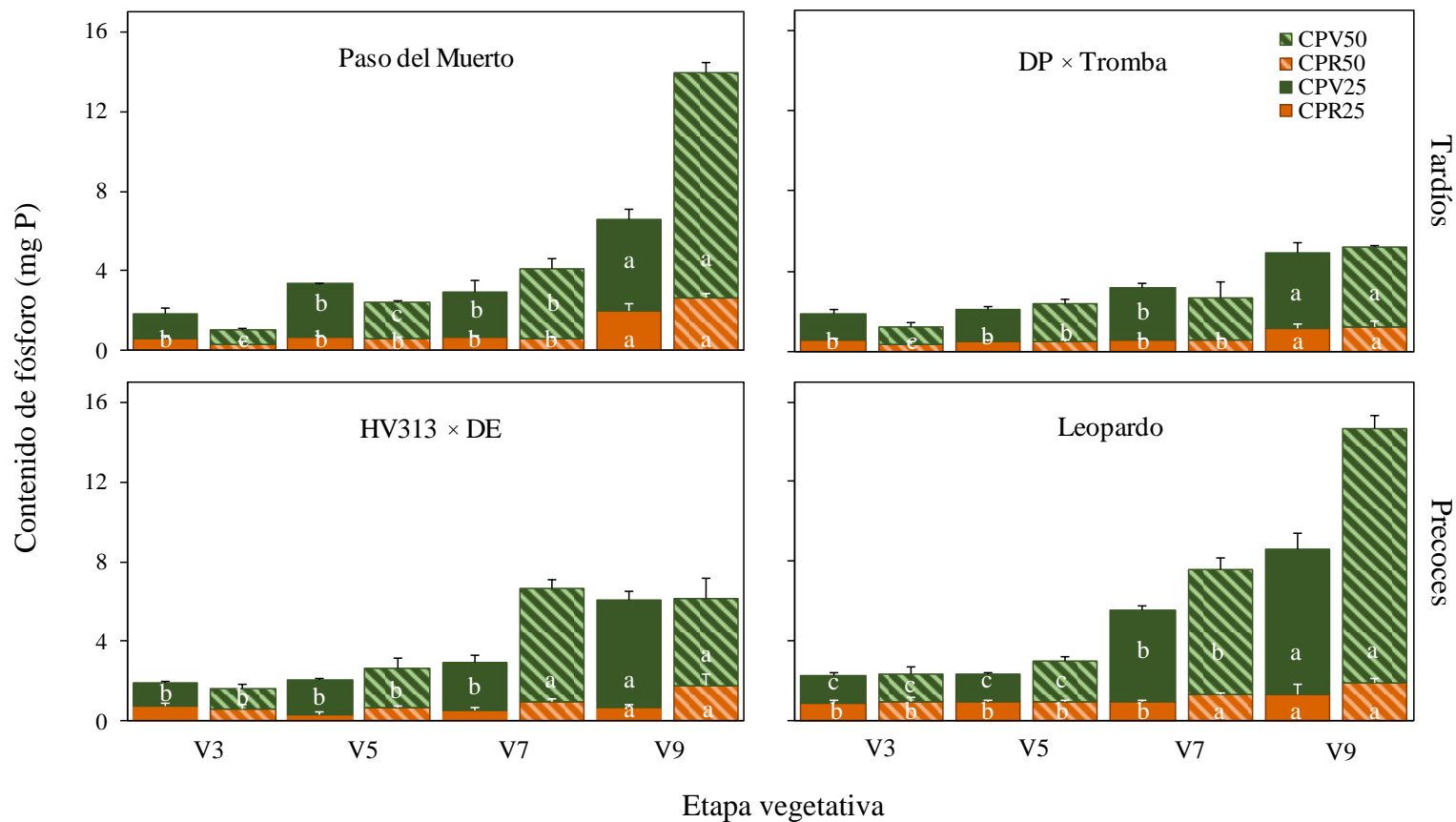


Figura 4. Contenido de fósforo de vástago (CPV) y raíz (CPR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.

7.1.3 Concentración de fósforo durante la etapa vegetativa

La concentración de P en raíz, vástago y P total, mostró diferencias significativas entre dosis de P, genotipos y la interacción $P \times G$ ($P \leq 0.001$) (Cuadro 10). En todas las etapas fenológicas, excepto V7, la concentración de P fue similar en BP y AP. En etapa V7, la dosis de AP promovió un aumento de la concentración de P en vástago (25 %) y raíz (16 %). En promedio, la concentración de P varió entre 3.4 y 3.7 mg g^{-1} . La concentración en el vástago fue de 2.3 y 2.3 mg g^{-1} y en raíz de 1.2 y 1.4 mg g^{-1} (Cuadro 11).

Dentro de etapas fenológicas, la mayor concentración de P se obtuvo en la etapa V3 (5.7 y 5.6 mg g^{-1}) y la menor en V9 (2.3 y 2.3 mg g^{-1}), en BP y AP. Entre grupos de precocidad, no hubo diferencias entre genotipos precoces (3.7 y 3.9 mg g^{-1}) y tardíos (3.2 y 3.4 mg g^{-1}) en ambos ambientes de P, excepto en V7. En esta etapa, los genotipos precoces, presentaron una mayor acumulación de P en el vástago (2.5 mg g^{-1}) en AP, en comparación a los tardíos (1.9 mg g^{-1}) (Figura 5). Sin embargo, dentro de grupos de precocidad, HV313 \times DE superó en 32 y 51 % la concentración de P en la raíz, en comparación a cv. Leopardo, en V7 y V9. Además, el genotipo tardío DP \times Tromba presentó un incremento de 44 % de P en vástago en comparación a Paso del Muerto (Figura 5).

Cuadro 10. Nivel de significancia del análisis de varianza para la concentración de fósforo en raíz, vástago y total durante la fase vegetativa de maíz.

Variables	Tercera hoja (V3)			Quinta hoja (V5)			Séptima hoja (V7)			Novena hoja (V9)		
	P ^β	G [†]	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G
Raíz	0.0032	0.0001	0.0041	0.1148	0.0001	0.0140	0.0044	0.0001	0.0001	0.0655	0.0001	0.0018
Vástago	0.0770	0.0001	0.0001	0.0079	0.0001	0.0001	0.0108	0.0001	0.0001	0.0089	0.0001	0.0001
Total	0.0377	0.0001	0.0007	0.0038	0.0001	0.0002	0.1829	0.0001	0.0083	0.0435	0.0001	0.4422

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo, P < 0.0001, P < 0.001, P ≤ 0.05: significativo; P > 0.05: no significativo.

Cuadro 11. Efecto del genotipo en la concentración de fósforo en raíz, vástago y total de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.

Etapa	Variedad	Precocidad	Concentración de fósforo (mg g ⁻¹)			
			Raíz	Vástago	Total	
V3	Paso del Muerto	Tardío	2.12 a	3.60 a	5.73 b	
	DP × Tromba	Tardío	1.73 b	3.10 b	4.82 c	
	HV313 × DE	Precoz	2.41 a	3.60 a	6.06 a	
	Leopardo	Precoz	2.33 a	3.70 a	6.08 a	
	DMS _{0.05}		0.37	0.35	0.29	
	Dosis de P	BP	2.10 a	3.60 a	5.72 a	
		AP	2.20 a	3.40 a	5.61 a	
	DMS _{0.05}		0.39	0.23	0.24	
	V5	Paso del Muerto	Tardío	1.16 b	2.70 a	3.82 a
		DP × Tromba	Tardío	0.99 c	2.40 b	3.37 c
HV313 × DE		Precoz	1.22 b	2.40 b	3.62 b	
Leopardo		Precoz	1.33 a	1.90 c	3.28 c	
DMS _{0.05}			0.10	0.19	0.11	
Dosis de P		BP	1.08 b	2.40 a	3.44 a	
		AP	1.27 a	2.30 a	3.60 a	
DMS _{0.05}			0.18	0.44	0.19	
V7		Paso del Muerto	Tardío	0.80 b	1.70 b	2.54 b
		DP × Tromba	Tardío	0.75 b	1.50 b	2.29 c
	HV313 × DE	Precoz	0.98 a	2.10 a	3.05 a	
	Leopardo	Precoz	0.74 b	2.20 a	2.94 a	
	DMS _{0.05}		0.14	0.26	0.17	
	Dosis de P	BP	0.75 b	1.60 b	2.32 b	
		AP	0.89 a	2.20 a	3.09 a	
	DMS _{0.05}		0.11	0.30	0.10	
	V9	Paso del Muerto	Tardío	0.90 b	1.30 b	2.15 c
		DP × Tromba	Tardío	0.82 b	0.90 c	1.73 d
HV313 × DE		Precoz	1.10 a	1.40 b	2.51 b	
Leopardo		Precoz	0.73 b	2.00 a	2.77 a	
DMS _{0.05}			0.15	0.15	0.11	
Dosis de P		BP	0.86 a	1.40 a	2.29 a	
		AP	0.91 a	1.40 a	2.29 a	
DMS _{0.05}			0.09	0.17	0.05	

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. DMS: Diferencia mínima significativa.

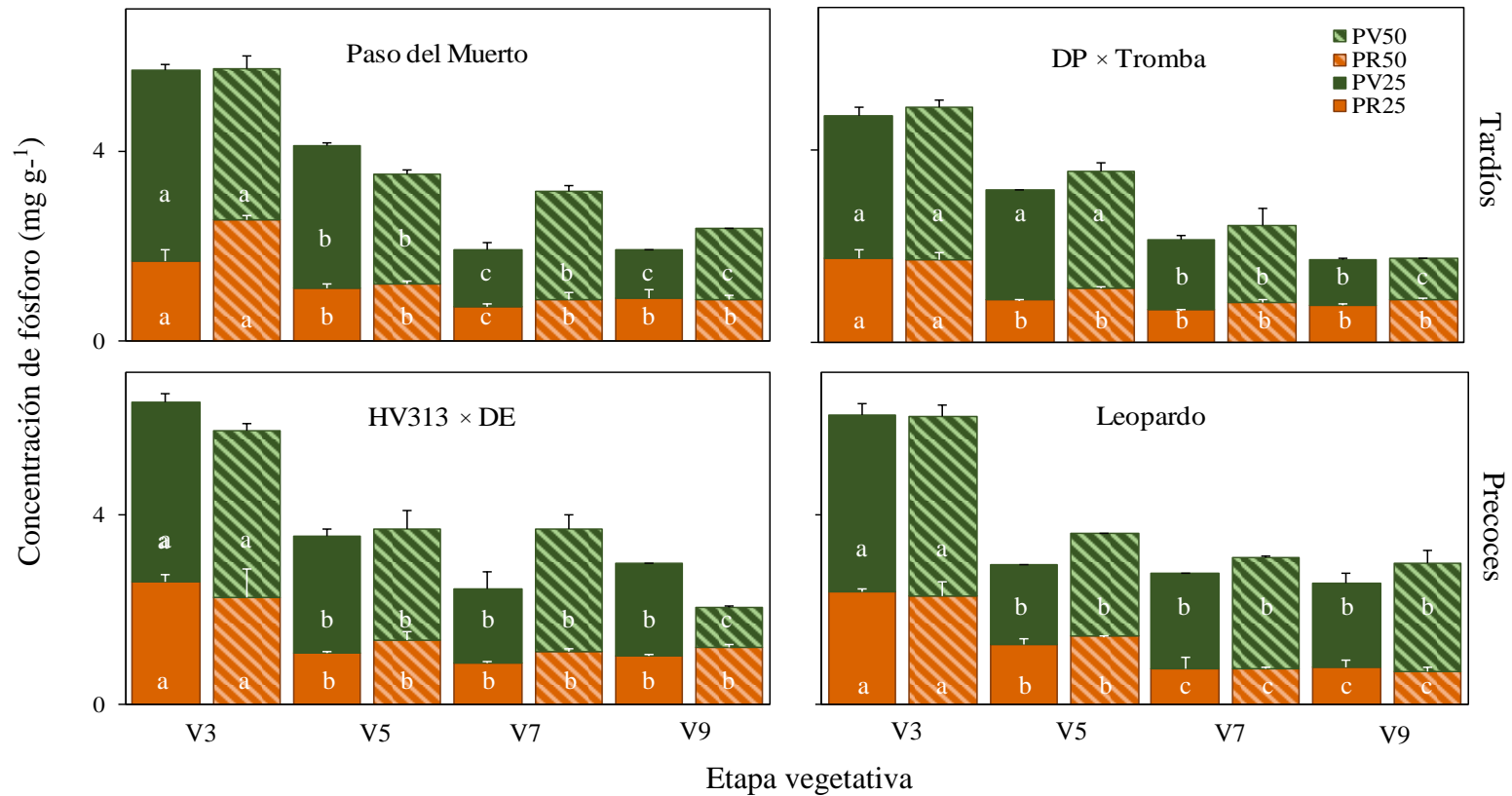


Figura 5. Concentración de fósforo de vástago (PV) y raíz (PR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 4$). Letras diferentes entre etapas vegetativas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.

7.2 Acumulación de materia seca, fósforo, Fe y Zn durante la etapa reproductiva

7.2.1 Acumulación y distribución de peso seco durante la etapa reproductiva

En etapa reproductiva, hubo diferencias significativas ($P \leq 0.0001$) entre niveles de P, genotipos e interacción $P \times G$ para el peso seco del vástago, semilla, peso seco total e índice de cosecha de vástago (ICV) (Cuadro 12). En las etapas R3, R4 y R5 no hubo diferencias entre niveles de P para el peso seco de la raíz y espiga.

Durante la etapa reproductiva (de R1 a R6), el peso seco total acumulado en la planta fue de 94 y 100 g, en BP y AP. De la materia seca total, 7.2 y 8.6 g se acumuló en la raíz, 38 y 45.4 g en vástago, 2.1 y 2.7 g en espiga y 49 y 44 g en la semilla, respectivamente (Cuadro 13). De la etapa de espiga (R1) a grano masoso (R4), se redujo la acumulación de materia seca de la planta (entre 21 a 35 %) en el ambiente de BP (Cuadro 13). Dicha reducción se debió a un menor crecimiento del vástago (26 a 41 %). Sin embargo, a partir de la etapa R3 y hasta madurez (R6), el peso seco de la semilla aumentó con una reducida dosis de fertilización (entre 10 y 31 %) (Cuadro 13).

La comparación entre grupos de madurez mostró que los genotipos precoces acumularon más biomasa en la planta (100 y 117 g planta⁻¹) con respecto a los tardíos (88 y 85 g planta⁻¹) (Figura 6). En particular, el incremento de la materia seca se canalizó al crecimiento del vástago (42 y 54 g planta⁻¹) seguido de la semilla (49 y 43 g planta⁻¹), en BP y AP. Por el contrario, los genotipos tardíos acumularon menos biomasa en el vástago (33 y 37 g planta⁻¹) y mayor biomasa en semilla (49 y 44 g planta⁻¹) (Figura 6). Dentro de tipos de madurez, el cv. Leopardo acumuló mayor biomasa (88 %) en la planta en comparación a HV313 x DE, en AP. Entre genotipos tardíos (Paso del Muerto y DP x Tromba), la acumulación de materia seca en la planta fue similar entre niveles de P (Figura 6).

A madurez fisiológica (R6), el peso seco de la semilla no varió entre niveles de P y tipos de madurez. En promedio, el peso seco acumulado en la semilla fue de 106 y 100 g planta⁻¹ en BP y AP, respectivamente (Figura 6). La cantidad de biomasa particionada a la semilla (IC) (0.63 y 0.60) y vástago (0.31 y 0.31) fue similar en ambas dosis de P y madurez (Cuadro 13).

Cuadro 12. Nivel de significancia del análisis de varianza para el peso seco y contenido de P en raíz (R), vástago (V), espiga (E), semilla (S), total (tot), índice de cosecha en vástago (ICV) y semilla (ICS) durante la etapa reproductiva (R1 a R6).

	Floración (R1)			Ámpula (R2)			Grano lechoso (R3)			Grano masoso (R4)			Grano dentado (R5)			Madurez fisiológica (R6)		
Fuentes de Variación																		
Var	P ^β	G [†]	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G
Peso seco (g planta⁻¹)																		
R	0.887	0.0001	0.0083	0.161	0.0001	0.0001	0.099	0.0001	0.0001	0.0397	0.0001	0.0001	0.010	0.0001	0.0001	0.017	0.0001	0.0016
V	0.009	0.0001	0.0001	0.010	0.0001	0.0001	0.036	0.0001	0.0001	0.0372	0.0001	0.0001	0.267	0.0001	0.0001	0.654	0.0001	0.0001
E	0.012	0.0001	0.0001	0.423	0.0001	0.0022	0.004	0.0001	0.0001	0.0003	0.0001	0.0001	-	-	-	-	-	-
S	-	-	-	-	-	-	0.774	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.020	0.0001	0.0244	0.264	0.0004	0.0001
Tot	0.013	0.0001	0.0001	0.006	0.0001	0.0001	0.010	0.0001	0.0001	0.9215	0.0001	0.0001	0.393	0.0001	0.0007	0.874	0.0001	0.0001
ICV	0.003	0.0001	0.0573	0.093	0.0001	0.0006	0.628	0.0001	0.0240	0.0170	0.0001	0.0001	0.080	0.0004	0.0595	0.073	0.0001	0.0284
ICS	-	-	-	-	-	-	0.044	0.0001	0.0003	0.0139	0.0001	0.0001	0.027	0.0001	0.0015	0.042	0.0001	0.0979
Contenido de fósforo (mg planta⁻¹)																		
R	0.049	0.0001	0.1872	0.023	0.0001	0.0001	0.068	0.0001	0.0001	0.0190	0.0001	0.0001	0.119	0.0001	0.0001	0.739	0.0001	0.0038
V	0.003	0.0001	0.0001	0.015	0.0001	0.0001	0.023	0.0001	0.0001	0.0168	0.0001	0.0001	0.222	0.0001	0.0001	0.095	0.0001	0.0001
E	0.095	0.0071	0.0001	0.065	0.0001	0.0001	0.035	0.0001	0.0001	0.0023	0.0001	0.0001	-	-	-	-	-	-
S	-	-	-	-	-	-	0.001	0.0001	0.0001	0.009	0.0002	0.0001	0.079	0.0001	0.0721	0.464	0.0027	0.0058
Tot	0.006	0.0001	0.0001	0.009	0.0001	0.0001	0.009	0.0001	0.0001	0.2868	0.0001	0.0001	0.279	0.0001	0.4564	0.392	0.0844	0.0136
IAPV	0.023	0.0001	0.0001	0.047	0.0001	0.0001	0.145	0.0001	0.0001	0.0114	0.0001	0.0001	0.029	0.0001	0.0001	0.605	0.0001	0.0001
IAPS	-	-	-	-	-	-	0.006	0.0001	0.0001	0.0077	0.0001	0.0001	0.003	0.0001	0.0001	0.332	0.0001	0.0010

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo; P < 0.0001, P < 0.001, P ≤ 0.05: significativo, P > 0.05: no significativo, -: Sin datos.

Cuadro 13. Efecto del genotipo en el peso seco de raíz, vástago, espiga, semilla, total e índice de cosecha en semilla y vástago (ICS, ICV) durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).

Etapa	Variedad	Precocidad	Peso seco (g planta ⁻¹)						
			Raíz	Vástago	Espiga	Semilla	Total	ICV	ICS
R1	Paso del Muerto	Tardío	2.96 b	27.1 b	3.46 a	-	33.5 b	0.80 c	-
	DP × Tromba	Tardío	1.23 d	17.0 c	3.38 a	-	21.6 c	0.79 c	-
	HV313 × DE	Precoz	1.58 c	18.3 c	2.07 c	-	21.9 c	0.84 b	-
	Leopardo	Precoz	4.93 a	58.5 a	2.47 b	-	65.9 a	0.89 a	-
	DMS _{0.05}		0.25	4.00	0.31	-	4.03	0.02	-
	Dosis de P	BP	2.59 a	22.4 b	3.26 a	-	28.2 b	0.79 b	-
		AP	2.76 a	38.0 a	2.42 b	-	43.2 a	0.88 a	-
	DMS _{0.05}		0.55	5.71	0.32	-	6.19	0.02	-
R2	Paso del Muerto	Tardío	3.46 b	35.2 b	3.08 b	-	41.7 b	0.84 a	-
	DP × Tromba	Tardío	2.04 c	24.0 c	3.54 a	-	29.6 c	0.81 b	-
	HV313 × DE	Precoz	3.60 b	21.7 c	2.75 c	-	28.1 c	0.77 d	-
	Leopardo	Precoz	15.3 a	67.1 a	2.47 d	-	84.8 a	0.79 c	-
	DMS _{0.05}		1.06	3.83	0.22	-	4.44	0.01	-
	Dosis de P	BP	5.71 a	30.8 b	2.92 a	-	39.4 b	0.78 a	-
		AP	6.47 a	43.2 a	2.99 a	-	52.7 a	0.82 a	-
	DMS _{0.05}		1.54	5.04	0.48	-	4.63	0.05	-
R3	Paso del Muerto	Tardío	5.24 b	44.9 b	5.35 a	52.3 b	107.8 b	0.41 b	0.49 c
	DP × Tromba	Tardío	2.50 d	29.6 c	3.54 b	56.8 a	90.6 c	0.33 c	0.63 a
	HV313 × DE	Precoz	4.48 c	28.3 c	3.25 c	51.9 b	88.0 c	0.32 c	0.59 b
	Leopardo	Precoz	14.6 a	81.9 a	3.70 b	34.1 c	118.3 a	0.69 a	0.34 d
	DMS _{0.05}		0.33	7.68	0.23	2.78	8.76	0.03	0.03
	Dosis de P	BP	6.85 a	37.0 b	3.17 b	51.1 a	89.2 b	0.27 b	0.57 a
		AP	6.54 a	55.3 a	4.75 a	46.5 b	113.1 a	0.49 a	0.46 b
	DMS _{0.05}		0.40	11.8	0.32	4.59	10.2	0.07	0.08

R4	Paso del Muerto	Tardío	6.91 b	39.4 b	5.35 a	54.5 b	100.8 c	0.39 b	0.54 b
	DP × Tromba	Tardío	3.96 d	32.5 c	4.60 b	49.6 c	88.9 d	0.37 b	0.54 b
	HV313 × DE	Precoz	5.22 c	29.1 d	3.85 c	67.3 a	105.5 b	0.28 c	0.64 a
	Leopardo	Precoz	16.7 a	87.1 a	4.78 b	43.4 d	152.0 a	0.57 a	0.30 c
	DMS _{0.05}		0.68	4.45	0.20	0.02	4.17	0.02	0.02
	Dosis de P	BP	7.28 b	40.1 b	3.44 b	61.0 a	110.1 a	0.36 b	0.56 a
		AP	9.10 a	54.0 a	5.84 a	46.4 b	113.5 a	0.48 a	0.45 b
	DMS _{0.05}	1.14	9.10	0.13	0.00	8.15	0.04	0.03	
R5	Paso del Muerto	Tardío	7.51 b	40.2 b	-	67.4 b	115.1 b	0.35 b	0.59 a
	DP × Tromba	Tardío	5.30 c	38.0 b	-	59.9 b	103.2 b	0.37 a	0.58 a
	HV313 × DE	Precoz	7.14 b	35.2 c	-	68.3 b	110.7 b	0.32 c	0.62 a
	Leopardo	Precoz	21.2 a	68.8 a	-	93.3 a	183.3 a	0.38 a	0.51 b
	DMS _{0.05}		1.40	2.35	-	7.78	7.98	0.02	0.03
	Dosis de P	BP	9.04 b	44.1 a	-	75.6 a	128.8 a	0.34 a	0.60 a
		AP	11.5 a	47.0 a	-	68.8 b	127.4 a	0.37 a	0.55 b
	DMS _{0.05}	1.72	7.33	-	6.16	10.67	0.04	0.03	
R6	Paso del Muerto	Tardío	10.9 b	48.7 b	-	108.1 a	167.7 b	0.29 b	0.65 a
	DP × Tromba	Tardío	7.03 d	46.9 b	-	108.2 a	162.3 b	0.29 b	0.67 a
	HV313 × DE	Precoz	8.71 c	45.2 b	-	98.4 b	152.4 c	0.30 b	0.65 a
	Leopardo	Precoz	27.0 a	71.0 a	-	97.5 b	195.5 a	0.36 a	0.50 b
	DMS _{0.05}		0.96	3.12	-	6.59	5.99	0.02	0.03
	Dosis de P	BP	11.6 b	53.1 a	-	105.7 a	170.4 a	0.31 a	0.63 a
		AP	15.3 a	52.8 a	-	100.4 a	168.6 a	0.31 a	0.60 a
	DMS _{0.05}	1.20	5.11	-	16.42	20.31	0.01	0.03	

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05, -: Sin datos.

DMS: Diferencia Mínima Significativa.

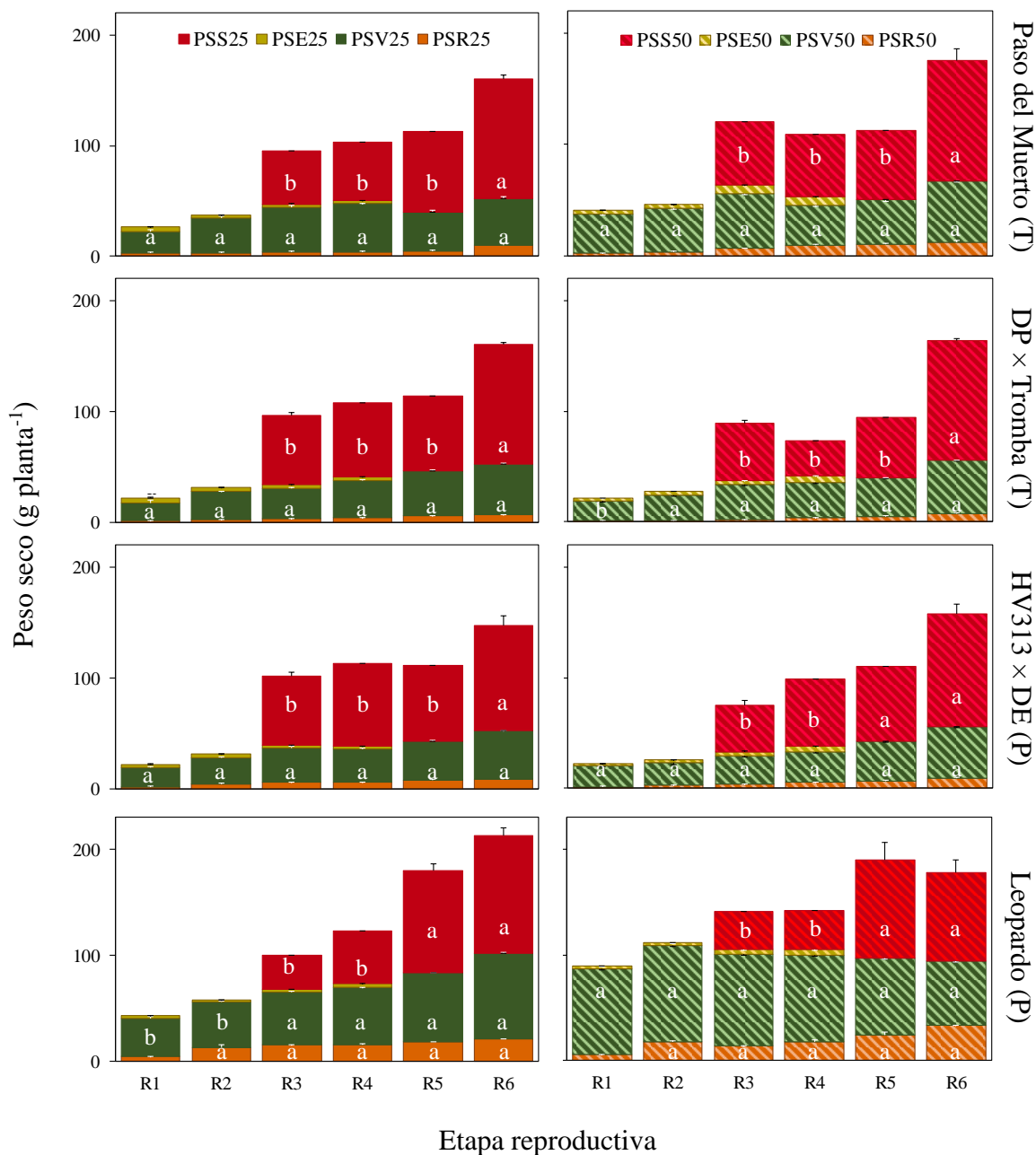


Figura 6. Distribución de peso seco de semilla (PSS), espiga (PSE), vástago (PSV) y raíz (PSR) durante floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosforada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre órganos y niveles de P son significativas ($P \leq 0.05$).

7.2.2 Acumulación y distribución del contenido de fósforo durante la etapa reproductiva

El análisis de varianza mostró que hubo diferencias significativas entre genotipos y la interacción $P \times G$ ($P \leq 0.0001$) para el contenido de P de la raíz, vástago, espiga e índice de acumulación de P en el vástago (IAPV) (Cuadro 12). La dosis de P, sin embargo, no afectó la acumulación de P en la planta, excepto el P contenido en el vástago (Cuadro 12).

En etapa reproductiva, la planta acumuló 232 y 216 mg de P, en BP y AP. La mayor acumulación se registró en la semilla (191 y 159 mg P), seguido del vástago (33.1 y 46.4 mg P), raíz (4.6 y 5.9 mg P) y espiga (3.5 y 4.4 mg P), en AP y BP (Cuadro 14). En etapa de espiga (R1) y ámpula (R2), se presentó una reducción del nutriente acumulado (de 30 a 39 %) en el ambiente de BP (Cuadro 14). Esta reducción se debió a una menor acumulación de P en el vástago (32 a 47 %) y la raíz (de 17 a 34 %). En etapas posteriores, el contenido de P total fue similar entre dosis de P aplicado (Cuadro 14).

Entre tipos de madurez, los genotipos precoces acumularon más P en la planta (266 y 246 mg P) en comparación a los tardíos (198 y 186 mg P), en BP y AP (Figura 7). El mayor contenido se registró en semilla (de 213 a 172 mg P y de 168 a 146 mg P), seguido del vástago (de 42 a 62 mg P y de 24 a 31 mg P) y raíz (de 6.5 a 8 mg P y de 2.8 a 3.4 mg P), en BP y AP (Figura 7). Durante las etapas R3 y R4, los genotipos precoces incrementaron el contenido de P en la semilla (de 32 a 35 %) en el ambiente de BP. En tardíos, dicho incremento ocurrió en las etapas R4 y R5 (47 y 29 %). Las diferencias en el patrón de acumulación de P entre los órganos de la planta también variaron dentro de tipos de maduración. El genotipo tardío DP x Tromba acumuló un mayor contenido de P en la semilla (9 %) en comparación a Paso del Muerto, en BP. Por el contrario, la proporción de P acumulado en raíz y vástago en el cv. Leopardo superó el 200% con respecto al genotipo HV13 x DE (Figura 7).

En promedio, el contenido de P que se asignó al vástago (IAPV), del total acumulado por la planta, fue mayor durante las etapas R1 y R2 (24 al 30 %) y disminuyó hasta 8 % en madurez (R6). A partir de R3, el contenido asignado a la semilla incrementó de 82 a 94 %, en R6, independientemente del nivel de P y precocidad (Cuadro 14).

Cuadro 14. Efecto del genotipo en el contenido de P de raíz, vástago, espiga, semilla, total e índice de acumulación en vástago (IAPV) y semilla (IAPS) en floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).

Etapa	Variedad	Precocidad	Contenido de fósforo (mg planta ⁻¹)						IAPV	IAPS
			Raíz	Vástago	Espiga	Semilla	Total			
R1	Paso del Muerto	Tardío	3.32 b	31.9 b	7.99 a	-	43.2 b	0.74 b	-	
	DP × Tromba	Tardío	1.37 c	22.4 c	8.69 a	-	32.5 c	0.69 c	-	
	HV313 × DE	Precoz	1.41 c	22.7 c	7.05 b	-	31.2 c	0.73 b	-	
	Leopardo	Precoz	5.47 a	102.8 a	7.66 b	-	115.9 a	0.89 a	-	
	DMS _{0.05}		0.27	6.64	0.80	-	7.23	0.03	-	
	Dosis de P	BP	2.51 b	31.1 b	8.41 a	-	42.0 b	0.74 b	-	
		AP	3.28 a	58.8 a	7.29 a	-	69.4 a	0.85 a	-	
	DMS _{0.05}		0.40	4.77	1.50	-	4.75	0.05	-	
R2	Paso del Muerto	Tardío	3.54 b	34.4 b	4.00 c	-	41.9 b	0.82 a	-	
	DP × Tromba	Tardío	1.63 c	25.6 c	6.05 b	-	33.3 b	0.77 a	-	
	HV313 × DE	Precoz	2.73 b	24.4 c	7.56 a	-	34.7 b	0.70 b	-	
	Leopardo	Precoz	14.6 a	104.6 a	7.66 a	-	126.9 a	0.82 a	-	
	DMS _{0.05}		0.83	6.02	0.81	-	10.89	0.05	-	
	Dosis de P	BP	4.46 b	38.4 b	5.83 a	-	48.7 b	0.79 a	-	
		AP	6.77 a	56.1 a	6.80 a	-	69.7 a	0.80 a	-	
	DMS _{0.05}		0.92	7.78	1.30	-	17.2	0.33	-	
R3	Paso del Muerto	Tardío	4.47 b	38.6 b	5.67 a	182.6 c	231.3 c	0.17 b	0.79 a	
	DP × Tromba	Tardío	1.73 d	28.6 c	6.05 a	222.7 b	259.1 b	0.11 c	0.86 a	
	HV313 × DE	Precoz	3.00 c	28.4 c	3.28 c	274.4 a	309.1 a	0.09 c	0.89 a	
	Leopardo	Precoz	11.6 a	104.4 a	4.57 b	153.1 d	273.7 b	0.38 a	0.56 b	
	DMS _{0.05}		0.44	9.58	0.77	20.53	24.2	0.03	0.10	
	Dosis de P	BP	4.72 b	38.3 b	3.69 b	226.9 a	273.6 a	0.14 b	0.83 a	
		AP	5.69 a	61.7 a	6.09 a	189.5 b	263.0 a	0.23 a	0.72 a	

	DMS _{0.05}		0.77	13.6	1.7	7.24	29.3	0.02	0.21
R4	Paso del Muerto	Tardío	4.76 b	31.4 b	5.66 b	180.9 b	222.7 c	0.17 b	0.81 b
	DP × Tromba	Tardío	2.36 d	22.9 c	6.34 a	206.9 b	238.5 c	0.10 c	0.87 a
	HV313 × DE	Precoz	3.07 c	23.5 c	2.55 d	312.1 a	341.2 a	0.08 c	0.91 a
	Leopardo	Precoz	12.4 a	83.8 a	4.28 c	165.2 b	265.7 b	0.32 a	0.62 c
	DMS _{0.05}		0.37	4.04	0.47	36.83	24.09	0.02	0.06
	Dosis de P	BP	4.75 b	32.3 b	3.18 b	249.9 a	290.1 a	0.11 b	0.86 a
		AP	6.55 a	48.5 a	6.24 a	182.7 b	244.0 b	0.20 a	0.75 a
	DMS _{0.05}		0.4	8.19	0.5	40.62	21.77	0.02	0.14
R5	Paso del Muerto	Tardío	3.91 b	23.3 d	-	190.9 c	218.1 c	0.11 a	0.88 a
	DP × Tromba	Tardío	2.59 c	30.1 b	-	211.8 c	244.5 b	0.12 a	0.87 a
	HV313 × DE	Precoz	3.98 b	27.2 c	-	288.4 b	319.6 c	0.09 b	0.90 a
	Leopardo	Precoz	13.3 a	49.7 a	-	343.8 a	406.8 a	0.12 a	0.85 a
	DMS _{0.05}		0.78	1.92	-	63.87	31.59	0.01	0.10
	Dosis de P	BP	5.52 a	33.6 a	-	277.2 a	316.3 a	0.11 a	0.88 a
		AP	6.39 a	31.6 a	-	240.3 a	278.3 a	0.11 a	0.86 a
	DMS _{0.05}		1.14	5.53	-	83.43	40.42	0.03	0.16
R6	Paso del Muerto	Tardío	4.36 b	24.5 b	-	319.7 b	348.6 b	0.07 a	0.92 a
	DP × Tromba	Tardío	2.95 c	16.1 c	-	372.6 a	391.7 a	0.04 b	0.95 a
	HV313 × DE	Precoz	4.08 b	25.9 b	-	400.6 a	430.6 a	0.06 a	0.93 a
	Leopardo	Precoz	13.3 a	28.5 a	-	373.4 a	415.2 b	0.07 a	0.90 a
	DMS _{0.05}		0.85	2.31	-	66.39	36.05	0.01	0.07
	Dosis de P	BP	5.86 a	25.1 a	-	389.7 a	420.7 a	0.06 a	0.93 a
		AP	6.49 a	22.3 a	-	343.5 a	372.3 a	0.06 a	0.92 a
	DMS _{0.05}		1.97	3.37	-	215.1	105.8	0.03	0.17

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. - sin datos. DMS: Diferencia Mínima Significativa.

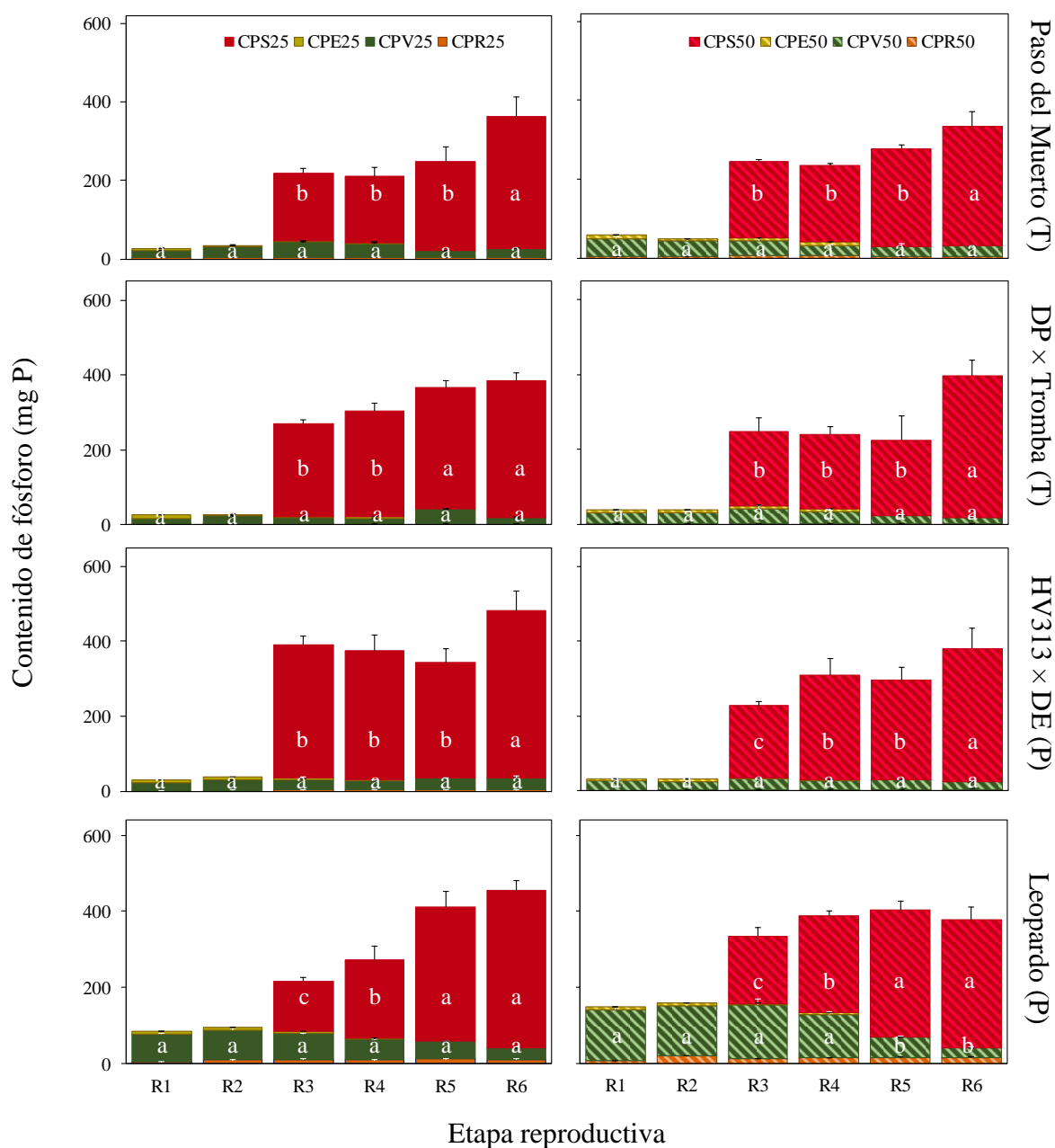


Figura 7. Contenido de fósforo en semilla (CPS), espiga (CPE), vástago (CPV) y raíz (CPR) durante la floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez (R6) en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.

7.2.3 Concentración de fósforo, fosfato, Zn y Fe durante el llenado de semilla

Las diferencias entre niveles de P, genotipos e interacción $P \times G$ fueron significativos ($P \leq 0.0001$) para la concentración de P de la raíz, vástago y espiga (Cuadro 15). La dosis de P e interacción $P \times G$ no afectaron la concentración de P en la semilla.

La concentración de P en la planta varió de 6 y 6.1 mg g^{-1} , en BP y AP (Cuadro 16). La mayor concentración se registró en la semilla (3.9 y 3.7 mg g^{-1}), seguido del vástago (0.9 y 1 mg g^{-1}), raíz (0.7 y 0.8 mg g^{-1}) y espiga (0.5 y 0.6 mg g^{-1}), en BP y AP (Cuadro 16). En las etapas de R5 y R6, los genotipos tardíos incrementaron la concentración de P en la raíz (28 a 39 %) y vástago (21 y 7 %), en BP. En los precoces, sin embargo, la concentración de P entre los órganos de la planta se mantuvo inalterable entre dosis de fertilización (Figura 8).

En lo que respecta a las fracciones de P en semilla, la concentración de P_i varió de 0.9 a 0.7 mg g^{-1} , mientras que en fitato fue de 3 a 3 mg g^{-1} , en BP y AP (Figura 9). La proporción con respecto al total fue de 22 y 19 % para P_i y de 78 y 81 % para fitato. Entre las etapas R3 y R6, se presentó un decremento de la concentración de P_i en la semilla (de 1.2 a 0.5 mg g^{-1} en BP y de 1.1 a 0.3 mg g^{-1} , en AP). Por el contrario, la concentración de fitato se mantuvo constante entre dosis de P, de 3.0 a 3.2 mg g^{-1} en BP y de 3.0 a 3.1 mg g^{-1} en AP.

Entre tipos de maduración, los genotipos tardíos presentaron una menor concentración de fitato en la semilla (de 2.5 a 2.6 mg g^{-1}) en comparación a los precoces (de 3.7 a 3.4 mg g^{-1}), en BP y AP (Cuadro 17). Lo anterior correspondió a una reducción de 68 y 76 % en ambas dosis de P. Durante el llenado de la semilla, los genotipos precoces incrementaron la concentración de fitato (de 8 a 14 %), en BP. Por el contrario, los tardíos exhibieron un aumento de P_i (de 13 a 56 %), en el mismo ambiente de P. Dentro de grupos de madurez, el genotipo tardío Paso del Muerto presentó menor proporción de fitato (19 %) en comparación a $DP \times Tromba$ en BP (Figura 9). Entre precoces, cv. Leopardo tuvo la menor proporción de fitato (22 %) en comparación a $HV313 \times DE$ (Figura 9).

La concentración de Zn y Fe variaron entre genotipos e interacción $P \times G$ durante el llenado de la semilla (Cuadro 15). La dosis de P aplicada no afectó la concentración de ambos micronutrientes.

En general, la concentración de Fe en la semilla (30 y 28 mg kg⁻¹) superó la concentración obtenida en Zn (21 y 20 mg kg⁻¹), en BP y AP. La proporción de incremento fue de 42 y 40 %, respectivamente. Entre etapas fenológicas, la mayor concentración de Zn se obtuvo en R4 (21 y 20 mg kg⁻¹) (Figura 10). En contraste, la máxima concentración de Fe se alcanzó hasta R6 (30 y 29 mg kg⁻¹), en los ambientes de BP y AP (Figura 10).

La comparación entre grupos de madurez mostró que, en etapa R4, los genotipos tardíos incrementaron la concentración de Zn (21 %) y Fe (33 %), en BP. En los genotipos precoces, sin embargo, solo hubo un aumento en Fe (26 %) en la misma etapa fenológica y ambiente de P (Figura 10).

Las diferencias dentro de tipos de maduración mostraron que, los genotipos tardíos superaron la concentración de Fe (24 a 16 %) (R3 a R6) en comparación a los precoces, en BP. En particular, Paso del Muerto aumentó la concentración de Fe (16 %) con respecto a DP \times Tromba, en AP. Similarmente, el genotipo precoz HV313 \times DE superó la concentración de Fe (22 %) con respecto a cv. Leopardo. La concentración de Zn, por el contrario, se mantuvo inalterable entre tipos de precocidad y nivel de P.

Cuadro 15. Nivel de significancia del análisis de varianza para la concentración de P en raíz (R), vástago (V), espiga (E), semilla (S), total (tot), hierro (Fe) y zinc (Zn) durante la etapa reproductiva.

	Floración (R1)			Ámpula (R2)			Grano lechoso (R3)			Grano masoso (R4)			Grano dentado (R5)			Madurez fisiológica (R6)		
	Fuentes de Variación																	
Var	P ^β	G [†]	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G
Concentración de fósforo (mg g⁻¹)																		
R	0.019	0.0001	0.0032	0.009	0.0001	0.0001	0.006	0.0001	0.1826	0.001	0.0001	0.0014	0.009	0.0001	0.0001	0.0750	0.0001	0.0043
V	0.006	0.0001	0.0001	0.009	0.0001	0.0001	0.006	0.0001	0.0001	0.001	0.0001	0.0001	0.003	0.0001	0.0001	0.0125	0.0001	0.0001
E	0.042	0.0001	0.0001	0.023	0.0001	0.0001	0.311	0.0001	0.0016	0.086	0.0001	0.0273	-	-	-	-	-	-
S	-	-	-	-	-	-	0.104	0.0022	0.0428	0.221	0.1754	0.9672	0.223	0.0009	0.3010	0.6408	0.0022	0.1703
Tot	0.020	0.0001	0.0001	0.004	0.0001	0.0001	0.046	0.0001	0.0001	0.189	0.0008	0.8488	0.024	0.0001	0.0001	0.4763	0.0018	0.4227
Concentración de micronutrientes (mg kg⁻¹)																		
Fe	-	-	-	-	-	-	0.018	0.0027	0.0047	0.0001	0.0020	0.0034	0.0930	0.0001	0.0001	0.0001	0.0006	0.0001
Zn	-	-	-	-	-	-	0.129	0.0008	0.2172	0.0470	0.0005	0.0589	0.0001	0.0023	0.0636	0.0356	0.0001	0.0079

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo; P < 0.0001, P < 0.001, P ≤ 0.05: significativo, P > 0.05: no significativo, -: Sin datos.

Cuadro 16. Efecto del genotipo en la concentración de fósforo de raíz, vástago, espiga, semilla y total durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).

Etapa	Variedad	Precocidad	Concentración de fósforo (mg g ⁻¹)				
			Raíz	Vástago	Espiga	Semilla	Total
R1	Paso del Muerto	Tardío	1.13 a	1.11 d	2.40 d	-	4.64 d
	DP × Tromba	Tardío	1.11 a	1.31 b	2.70 c	-	5.08 c
	HV313 × DE	Precoz	0.91 b	1.24 c	3.40 a	-	5.57 b
	Leopardo	Precoz	1.10 a	1.83 a	3.10 b	-	6.07 a
	DMS _{0.05}		0.06	0.05	0.29	-	0.11
	Dosis de P	BP	0.93 b	1.23 b	2.80 a	-	4.92 b
		AP	1.19 a	1.51 a	3.10 a	-	5.75 a
	DMS _{0.05}		0.15	0.13	0.39	-	0.20
R2	Paso del Muerto	Tardío	1.02 a	0.98 c	1.30 d	-	3.27 d
	DP × Tromba	Tardío	0.83 c	1.08 b	1.70 c	-	3.64 c
	HV313 × DE	Precoz	0.78 c	1.12 b	2.80 b	-	4.66 b
	Leopardo	Precoz	0.93 b	1.62 a	3.10 a	-	5.69 a
	DMS _{0.05}		0.03	0.08	0.25	-	0.07
	Dosis de P	BP	0.78 b	1.17 a	2.10 b	-	4.10 b
		AP	1.00 a	1.23 a	2.30 a	-	4.54 a
	DMS _{0.05}		0.08	0.08	0.14	-	0.10
R3	Paso del Muerto	Tardío	0.83 a	0.87 d	1.00 c	3.50 b	6.20 c
	DP × Tromba	Tardío	0.70 b	0.94 c	1.70 a	3.91 b	7.25 b
	HV313 × DE	Precoz	0.69 b	1.01 b	1.00 c	5.18 a	7.88 a
	Leopardo	Precoz	0.80 a	1.30 a	1.20 b	4.47 b	7.77 a
	DMS _{0.05}		0.05	0.04	0.18	0.59	0.16
	Dosis de P	BP	0.66 b	0.97 b	1.20 a	4.35 a	7.18 b
	AP	0.85 a	1.09 a	1.40 a	4.18 a	7.52 a	

	DMS _{0.05}		0.07	0.04	0.37	0.71	0.20
R4	Paso del Muerto	Tardío	0.70 a	0.79 b	1.00 b	3.32 b	5.81 c
	DP × Tromba	Tardío	0.60 b	0.71 c	1.40 a	4.17 a	6.88 a
	HV313 × DE	Precoz	0.59 b	0.81 b	0.70 c	4.64 a	6.74 a
	Leopardo	Precoz	0.74 a	0.97 a	0.90 b	3.76 b	6.37 b
	DMS _{0.05}		0.04	0.03	0.11	0.69	0.18
	Dosis de P	BP	0.62 b	0.78 b	0.90 b	4.04 a	6.34 b
		AP	0.70 a	0.86 a	1.10 a	3.90 a	6.56 a
	DMS _{0.05}		0.02	0.02	0.13	0.81	0.18
R5	Paso del Muerto	Tardío	0.56 b	0.58 c	-	2.81 c	3.98 d
	DP × Tromba	Tardío	0.49 c	0.78 a	-	3.57 b	4.84 c
	HV313 × DE	Precoz	0.56 b	0.77 a	-	4.22 a	5.55 a
	Leopardo	Precoz	0.63 a	0.72 b	-	3.69 b	5.04 b
	DMS _{0.05}		0.03	0.03	-	0.49	0.15
	Dosis de P	BP	0.59 a	0.77 a	-	3.66 a	5.02 a
		AP	0.53 b	0.66 b	-	3.48 a	4.67 b
	DMS _{0.05}		0.02	0.03	-	0.80	0.21
R6	Paso del Muerto	Tardío	0.41 b	0.50 b	-	2.89 c	3.80 d
	DP × Tromba	Tardío	0.41 b	0.34 d	-	3.45 b	4.20 c
	HV313 × DE	Precoz	0.47 a	0.58 a	-	4.09 a	5.14 a
	Leopardo	Precoz	0.50 a	0.40 c	-	3.65 a	4.55 b
	DMS _{0.05}		0.04	0.04	-	0.62	0.22
	Dosis de P	BP	0.49 a	0.49 a	-	3.72 a	4.70 a
		AP	0.40 a	0.42 b	-	3.32 a	4.14 a
	DMS _{0.05}		0.11	0.04	-	1.94	0.62

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a $P \leq 0.05$, -: no hay datos. DMS: Diferencia Mínima Significativa.

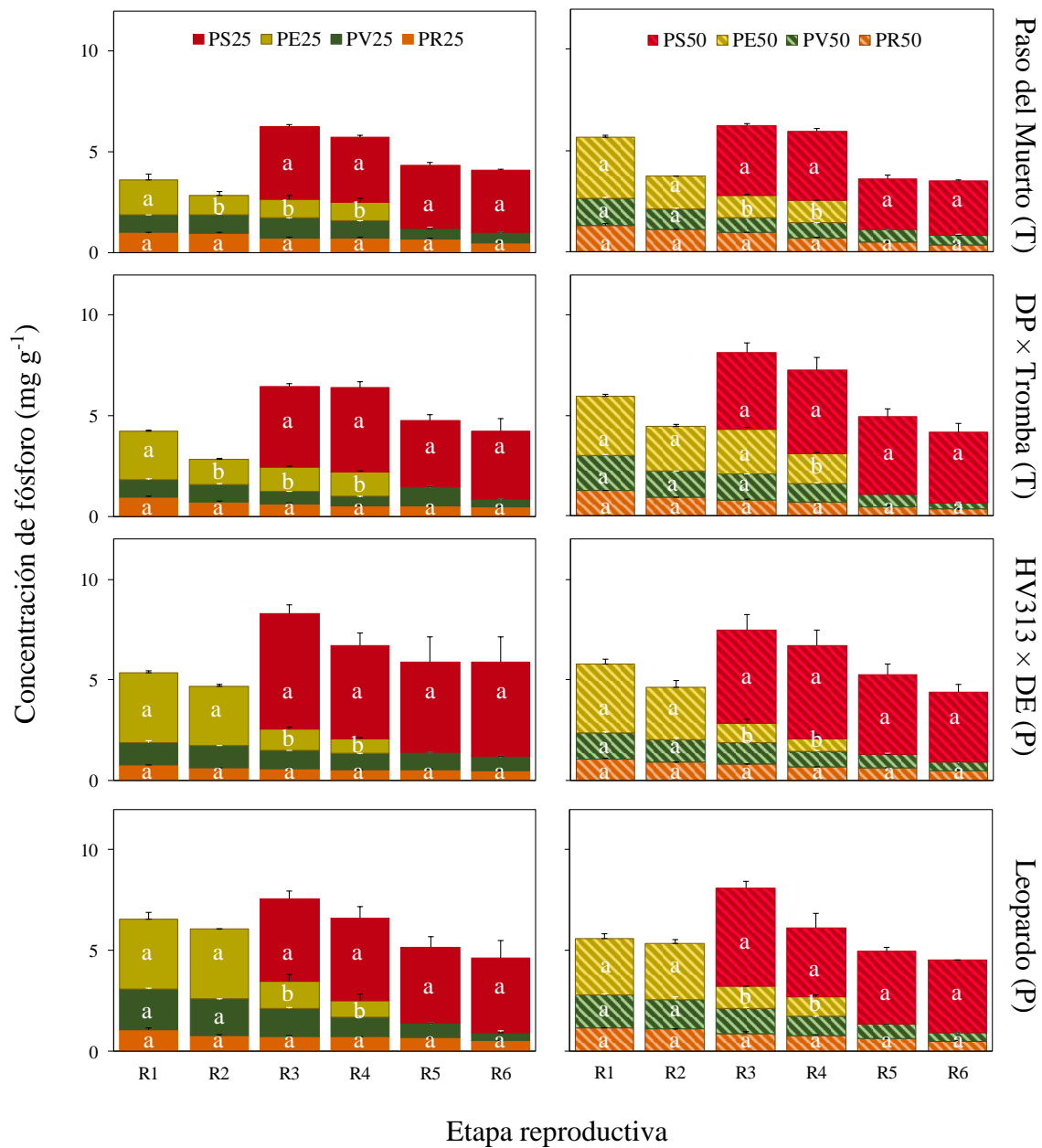


Figura 8. Concentración de fósforo en semilla (PS), espiga (PE), vástago (PV) y raíz (PR) durante floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.

Cuadro 17. Efecto del genotipo en la concentración de fósforo, fitato, hierro (Fe) y zinc (Zn) de la semilla de maíz durante la etapa reproductiva: grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).

Etapa	Variedad	Precocidad	Concentración en semilla			
			mg g ⁻¹		mg kg ⁻¹	
			Pi	Fitato	Fe	Zn
R3	Paso del Muerto	Tardío	0.92 d	2.59 c	34.9 c	19.4 a
	DP × Tromba	Tardío	1.40 a	2.51 d	38.8 a	17.8 c
	HV313 × DE	Precoz	1.18 b	3.99 a	31.8 d	18.4 b
	Leopardo	Precoz	1.10 c	3.36 b	35.5 b	19.4 a
	DMS _{0.05}		0.04	0.04	0.14	0.06
	Dosis de P	BP	1.16 a	3.19 a	41.9 a	18.7 a
		AP	1.14 a	3.04 b	28.7 b	18.8 a
	DMS _{0.05}		0.05	0.05	0.32	0.08
R4	Paso del Muerto	Tardío	0.90 c	2.42 d	31.2 c	27.2 a
	DP × Tromba	Tardío	1.26 a	2.90 c	31.5 b	18.3 d
	HV313 × DE	Precoz	0.96 b	3.68 a	24.9 d	18.7 c
	Leopardo	Precoz	0.61 d	3.14 b	32.8 a	19.9 b
	DMS _{0.05}		0.05	0.05	0.17	0.05
	Dosis de P	BP	1.02 a	3.02 a	25.3 b	21.3 a
		AP	0.85 b	3.05 a	34.9 a	20.9 b
	DMS _{0.05}		0.06	0.06	0.21	0.07
R5	Paso del Muerto	Tardío	0.60 b	2.21 d	29.8 b	21.2 d
	DP × Tromba	Tardío	0.95 a	2.63 c	31.9 a	23.3 a
	HV313 × DE	Precoz	0.62 b	3.60 a	26.4 c	22.4 c
	Leopardo	Precoz	0.35 c	3.34 b	30.6 a	23.2 b
	DMS _{0.05}		0.05	0.05	0.04	0.05
	Dosis de P	BP	0.69 a	2.96 a	29.7 a	24.0 a
		AP	0.56 b	2.92 a	29.7 a	21.0 b
	DMS _{0.05}		0.07	0.07	0.15	0.04
R6	Paso del Muerto	Tardío	0.41 b	2.47 c	25.4 b	22.1 b
	DP × Tromba	Tardío	0.62 a	3.92 a	25.1 c	22.9 a
	HV313 × DE	Precoz	0.42 b	3.68 b	25.9 a	21.8 c
	Leopardo	Precoz	0.31 c	1.78 d	25.0 c	21.5 d
	DMS _{0.05}		0.05	0.05	0.12	0.05
	Dosis de P	BP	0.54 a	3.06 a	23.8 b	21.8 b
		AP	0.34 b	2.87 b	26.9 a	22.3 a
	DMS _{0.05}		0.17	0.17	0.12	0.05

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. - sin datos. DMS: Diferencia Mínima Significativa.

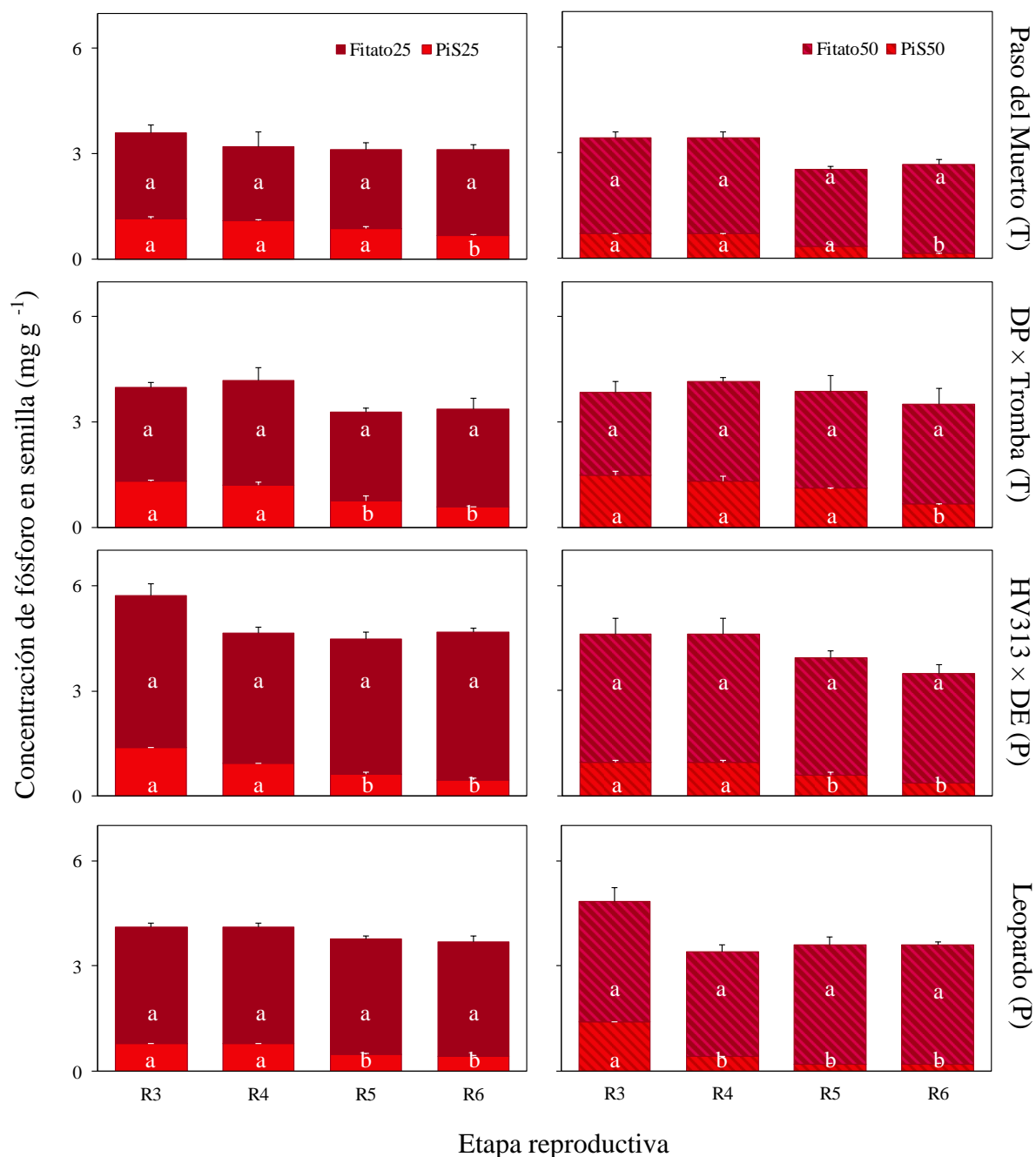


Figura 9. Concentración de fitato y P inorgánico (PiS) en semilla durante las etapas de grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.

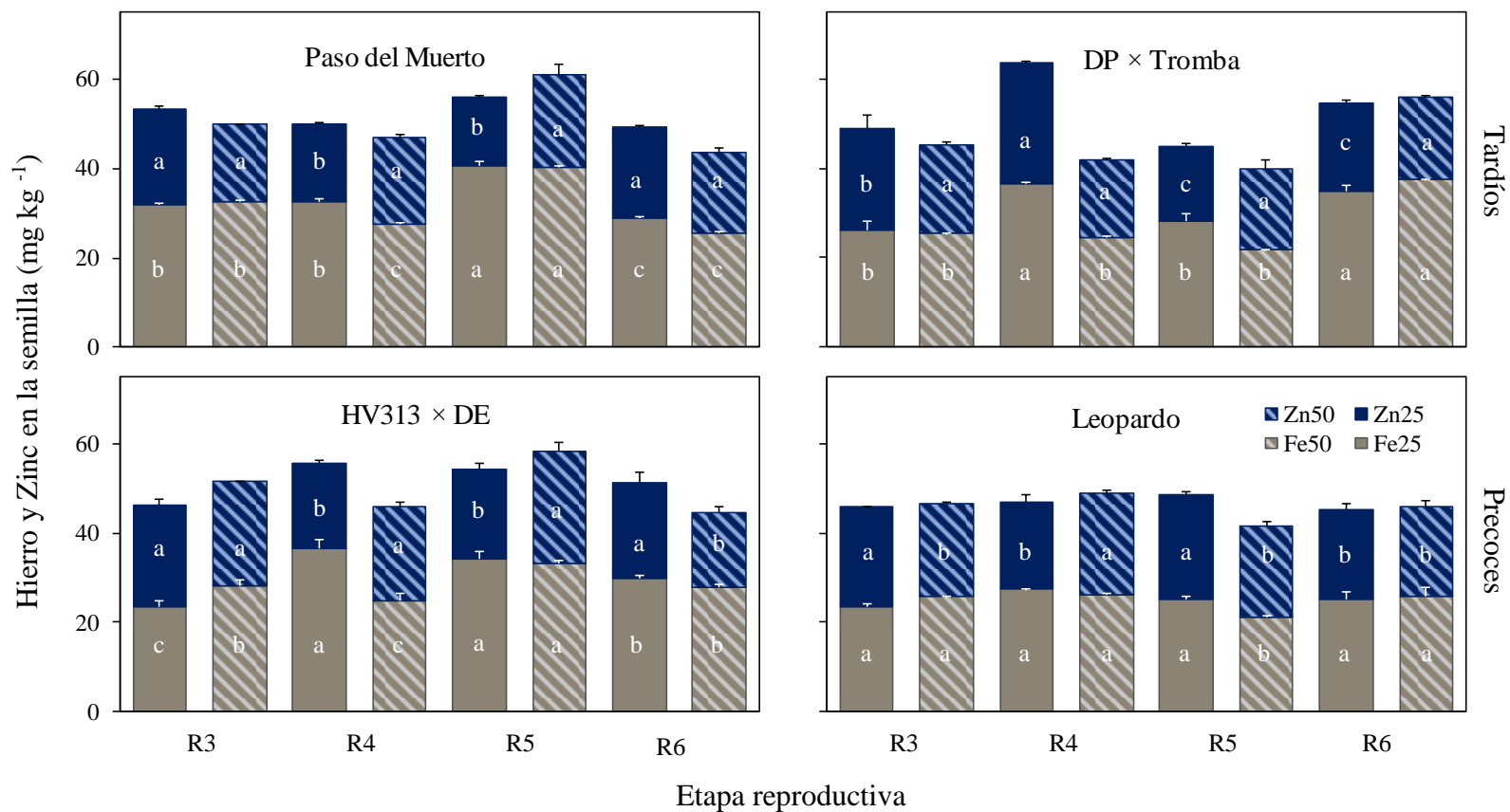


Figura 10. Concentración de hierro y zinc en la semilla de maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar ($n = 3$). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P por variedad son significativas a $P \leq 0.05$.

7.3 Eficiencia en la utilización fisiológica de fósforo durante la etapa vegetativa y llenado de la semilla

7.3.1 Eficiencia en la utilización de P durante la etapa vegetativa

Durante la etapa vegetativa, se presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.0001$) entre genotipos e interacción $P \times G$ para la eficiencia en la utilización de P (EUtP) en raíz y vástago (Cuadro 18). La dosis de P no tuvo efecto sobre la EUtP de la raíz durante el desarrollo de la tercera, quinta y novena hoja.

En promedio, la EUtP fue de 0.69 y 0.62 g PS mg^{-1} P, en BP y AP. La EUtP en raíz y vástago varió de 0.24 a 0.21 y de 0.44 y 0.41 g PS mg^{-1} P, respectivamente (Cuadro 19). En V7 se registró un incremento en la EUtP de raíz (32 %) y vástago (34 %), en BP.

Entre tipos de maduración, los genotipos tardíos obtuvieron una mayor EUtP en la planta (0.76 y 0.67 g PS mg^{-1} P) en comparación a los precoces (0.61 y 0.58 g PS mg^{-1} P) en los ambientes de BP y AP (Cuadro 19). El mismo patrón se presentó en la EUtP entre órganos; hubo una mayor EUtP en vástago que en raíz en ambas dosis de P y tipos de precocidad (Figura 11). Durante las etapas V3 a V9, los genotipos tardíos incrementaron la EUtP en raíz (14 a 35 %). En etapa V7, hubo un aumento de la EUtP del vástago (32 %), en BP. Además, la proporción de incremento en la EUtP fue menor en los genotipos precoces, de 16 a 25 % en raíz y de 11 a 32 % en vástago (Figura 11). En suma, los genotipos tardíos superaron la EUtP en raíz (29 a 83 %) y vástago (26 a 39 %), en comparación a la EUtP obtenida en los genotipos precoces en BP (Figura 11).

Dentro de grupos de madurez, la mayor EUtP del vástago se obtuvo en el genotipo DP \times Tromba, con un incremento de 13 a 29 %, respecto a Paso del Muerto, en BP y AP. En los genotipos precoces, la EUtP en raíz y vástago fue similar con ambas dosis de P (Figura 11).

Cuadro 18. Nivel de significancia del análisis de varianza para la eficiencia en la utilización de fósforo de raíz y vástago durante la fase vegetativa.

Variables	Tercera hoja (V3)			Quinta hoja (V5)			Séptima hoja (V7)			Novena hoja (V9)		
	P ^β	G [†]	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G	P	G	P×G
Raíz	0.2796	0.2132	0.0016	0.0915	0.0001	0.0001	0.0058	0.0003	0.0013	0.6657	0.0014	0.0146
Vástago	0.0171	0.0058	0.0488	0.8783	0.0121	0.0011	0.0064	0.0017	0.0864	0.7805	0.0001	0.0001

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo, P < 0.001, P < 0.001, P < 0.05: significativo; P > 0.05: no significativo.

Cuadro 19. Efecto del genotipo en la eficiencia en la utilización de fósforo de raíz y vástago, durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja de maíz.

Etapa	Variedad	Precocidad	Eficiencia en la utilización de fósforo (g PS mg ⁻¹ P)	
			Raíz	Vástago
V3	Paso del Muerto	Tardío	0.16 a	0.19 b
	DP × Tromba	Tardío	0.18 a	0.23 a
	HV313 × DE	Precoz	0.16 a	0.17 b
	Leopardo	Precoz	0.17 a	0.16 b
	DMS _{0.05}		0.13	0.04
	Dosis de P	BP	0.17 a	0.18 b
		AP	0.17 a	0.19 a
DMS _{0.05}		0.14	0.01	
V5	Paso del Muerto	Tardío	0.21 a	0.32 b
	DP × Tromba	Tardío	0.25 a	0.35 a
	HV313 × DE	Precoz	0.20 a	0.36 a
	Leopardo	Precoz	0.28 a	0.33 b
	DMS _{0.05}		0.09	0.02
	Dosis de P	BP	0.25 a	0.34 a
		AP	0.22 a	0.34 a
DMS _{0.05}		0.16	0.04	
V7	Paso del Muerto	Tardío	0.28 a	0.56 a
	DP × Tromba	Tardío	0.28 a	0.59 a
	HV313 × DE	Precoz	0.30 a	0.48 b
	Leopardo	Precoz	0.26 b	0.43 b
	DMS _{0.05}		0.04	0.07
	Dosis de P	BP	0.29 a	0.59 a
		AP	0.22 b	0.44 b
DMS _{0.05}		0.03	0.03	
V9	Paso del Muerto	Tardío	0.29 a	0.66 b
	DP × Tromba	Tardío	0.30 a	0.86 a
	HV313 × DE	Precoz	0.18 b	0.65 b
	Leopardo	Precoz	0.22 b	0.51 c
	DMS _{0.05}		0.05	0.03
	Dosis de P	BP	0.26 a	0.66 a
		AP	0.24 a	0.67 a
DMS _{0.05}		0.29	0.06	

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05. DMS: Diferencia Mínima Significativa.

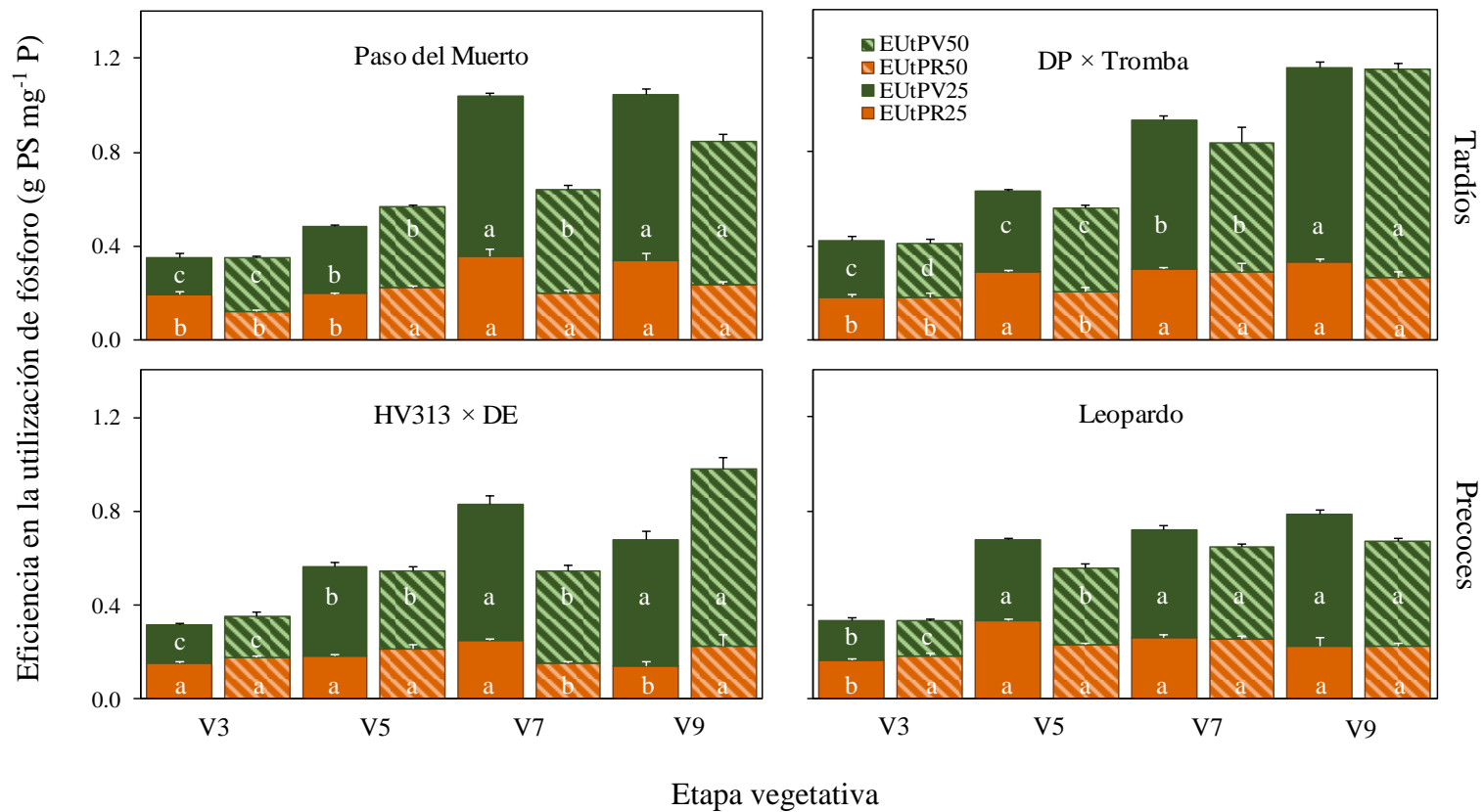


Figura 11. Variación en la eficiencia en la utilización de fósforo de vástago (EUpV) y raíz (EUpR) durante el desarrollo de la tercera (V3), quinta (V5), séptima (V7) y novena (V9) hoja en maíces tardíos y precoces con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar (n = 3). Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a P ≤ 0.05.

7.3.2 Eficiencia en la utilización de P durante el desarrollo de la semilla

El análisis de varianza mostró, en general, diferencias significativas ($P \leq 0.0001$) entre dosis de P, genotipos e interacción $P \times G$ para la eficiencia en la utilización de P (EUtP) en raíz, vástago y semilla (Cuadro 20).

La EUtP en maíz fue de 0.57 y 0.54 g PS mg^{-1} P, en BP y AP. La EUtP en raíz, vástago y semilla varió de 0.05 a 0.04, de 0.31 a 0.30 y de 0.22 a 0.20 g PS mg^{-1} P, en BP y AP, respectivamente (Cuadro 21). Particularmente, en las etapas R2 y R3 se registró un aumento de la EUtP en vástago (14 a 35 %), en BP (Cuadro 21).

Entre tipos de maduración, los genotipos tardíos obtuvieron una mayor EUtP en la planta (0.64 y 0.58 g PS mg^{-1} P) en comparación a los precoces (0.51 y 0.50 g PS mg^{-1} P) en BP y AP (Figura 12). La EUtP fue mayor en vástago (de 0.35 a 0.32 g PS mg^{-1} P; 0.26 y 0.27 g PS mg^{-1} P) que en la semilla (de 0.25 a 0.22 g PS mg^{-1} P; de 0.19 a 0.18 g PS mg^{-1} P) de tardíos y precoces, en BP y AP, respectivamente. Los resultados mostraron que, en las etapas R1 y R2, los genotipos tardíos incrementaron la EUtP en raíz (de 58 a 100 %) y vástago (18 a 32 %), en comparación a los precoces, en BP (Figura 12). A madurez fisiológica (R6), la EUtP de la semilla en los genotipos tardíos superó (21 %) a la exhibida por los genotipos precoces en BP (Figura 12).

En etapa R1, Paso del Muerto aumentó la EUtP en el vástago (16 %), en comparación a DP \times Tromba, en BP. Mientras que en R2, este genotipo incrementó dicha eficiencia en 66 %, en AP. Entre genotipos precoces, no hubo diferencia en la EUtP en raíz y vástago, en BP y AP (Figura 12). La EUtP de la semilla, sin embargo, fue similar entre tipos de maduración y dosis de P.

Cuadro 20. Nivel de significancia del análisis de varianza para la eficiencia en la utilización de P en raíz, vástago (Vás) y semilla (Sem) durante la etapa reproductiva.

	Floración (R1)			Ámpula (R2)			Grano lechoso (R3)			Grano masoso (R4)			Grano dentado (R5)			Madurez fisiológica (R6)		
Fuentes de Variación																		
Var	P ^β	G [†]	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G	P	G	P × G
Eficiencia en la utilización de fósforo (g PS mg⁻¹ P)																		
Raíz	0.0117	0.0001	0.0001	0.025	0.0003	0.0001	0.002	0.0001	0.0001	0.0446	0.0001	0.0001	0.975	0.0001	0.0001	0.104	0.0001	0.0001
Vás	0.0850	0.0001	0.0001	0.012	0.0001	0.0001	0.035	0.0001	0.0001	0.0258	0.0001	0.0001	0.047	0.0001	0.0001	0.269	0.0001	0.0563
Sem	0.0020	0.0001	0.0108	0.012	0.0001	0.0001	0.774	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.020	0.0001	0.0244	0.264	0.0004	0.0001

P^β: Fósforo, G[†]: Genotipo, P < 0.0001, P < 0.01, P < 0.05: significativo; P > 0.05: no significativo.

Cuadro 21. *Medias de las variables de la eficiencia en la utilización de fósforo en los diferentes órganos durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6).*

Etapa	Variedad	Precocidad	Eficiencia en la utilización de fósforo (g PS mg ⁻¹ P)			
			Raíz	Vástago	Semilla	
R1	Paso del Muerto	Tardío	0.07 a	0.53 a	-	
	DP × Tromba	Tardío	0.03 b	0.47 b	-	
	HV313 × DE	Precoz	0.04 b	0.45 c	-	
	Leopardo	Precoz	0.04 b	0.44 c	-	
	DMS _{0.05}		0.01	0.02	-	
	Dosis de P	BP	0.06 a	0.50 a	-	
		AP	0.03 b	0.45 a	-	
	DMS _{0.05}		0.01	0.06	-	
	R2	Paso del Muerto	Tardío	0.09 a	0.90 a	-
		DP × Tromba	Tardío	0.06 c	0.70 b	-
HV313 × DE		Precoz	0.08 b	0.50 c	-	
Leopardo		Precoz	0.08 b	0.32 d	-	
DMS _{0.05}			0.01	0.04	-	
Dosis de P		BP	0.09 a	0.65 a	-	
		AP	0.06 b	0.57 b	-	
DMS _{0.05}			0.03	0.06	-	
R3		Paso del Muerto	Tardío	0.02 b	0.19 b	0.25 c
		DP × Tromba	Tardío	0.01 c	0.13 d	0.27 b
	HV313 × DE	Precoz	0.02 b	0.16 c	0.30 a	
	Leopardo	Precoz	0.11 a	0.45 a	0.27 b	
	DMS _{0.05}		0.01	0.02	0.02	
	Dosis de P	BP	0.06 a	0.27 a	0.31 a	
		AP	0.02 b	0.20 b	0.23 b	
	DMS _{0.05}		0.003	0.03	0.07	
	R4	Paso del Muerto	Tardío	0.03 b	0.18 b	0.28 b
		DP × Tromba	Tardío	0.02 c	0.17 b	0.26 b
HV313 × DE		Precoz	0.03 b	0.15 c	0.37 a	
Leopardo		Precoz	0.06 a	0.28 a	0.17 c	
DMS _{0.05}			0.01	0.02	0.03	

	Dosis de P	BP	0.03 b	0.17 b	0.28 a
		AP	0.04 a	0.22 a	0.26 b
	DMS _{0.05}		0.01	0.03	0.02
R5	Paso del Muerto	Tardío	0.04 b	0.19 b	0.32 b
	DP × Tromba	Tardío	0.05 a	0.33 a	0.53 a
	HV313 × DE	Precoz	0.03 c	0.16 c	0.32 b
	Leopardo	Precoz	0.05 a	0.16 c	0.22 c
	DMS _{0.05}		0.01	0.02	0.03
	Dosis de P	BP	0.04 a	0.24 a	0.42 a
		AP	0.04 a	0.18 b	0.28 b
	DMS _{0.05}		0.01	0.04	0.03
R6	Paso del Muerto	Tardío	0.04 b	0.18 b	0.39 b
	DP × Tromba	Tardío	0.03 c	0.21 a	0.48 a
	HV313 × DE	Precoz	0.03 c	0.15 c	0.31 c
	Leopardo	Precoz	0.09 a	0.22 a	0.31 c
	DMS _{0.05}		0.01	0.02	0.04
	Dosis de P	BP	0.04 a	0.18 a	0.37 a
		AP	0.06 a	0.19 a	0.38 a
	DMS _{0.05}		0.03	0.05	0.28

BP: 25 kg ha⁻¹ P₂O₅, AP: 50 kg ha⁻¹ P₂O₅. Medias con diferente letra en cada columna son significativas a P ≤ 0.05, - no hay datos. DMS: Diferencia Mínima Significativa.

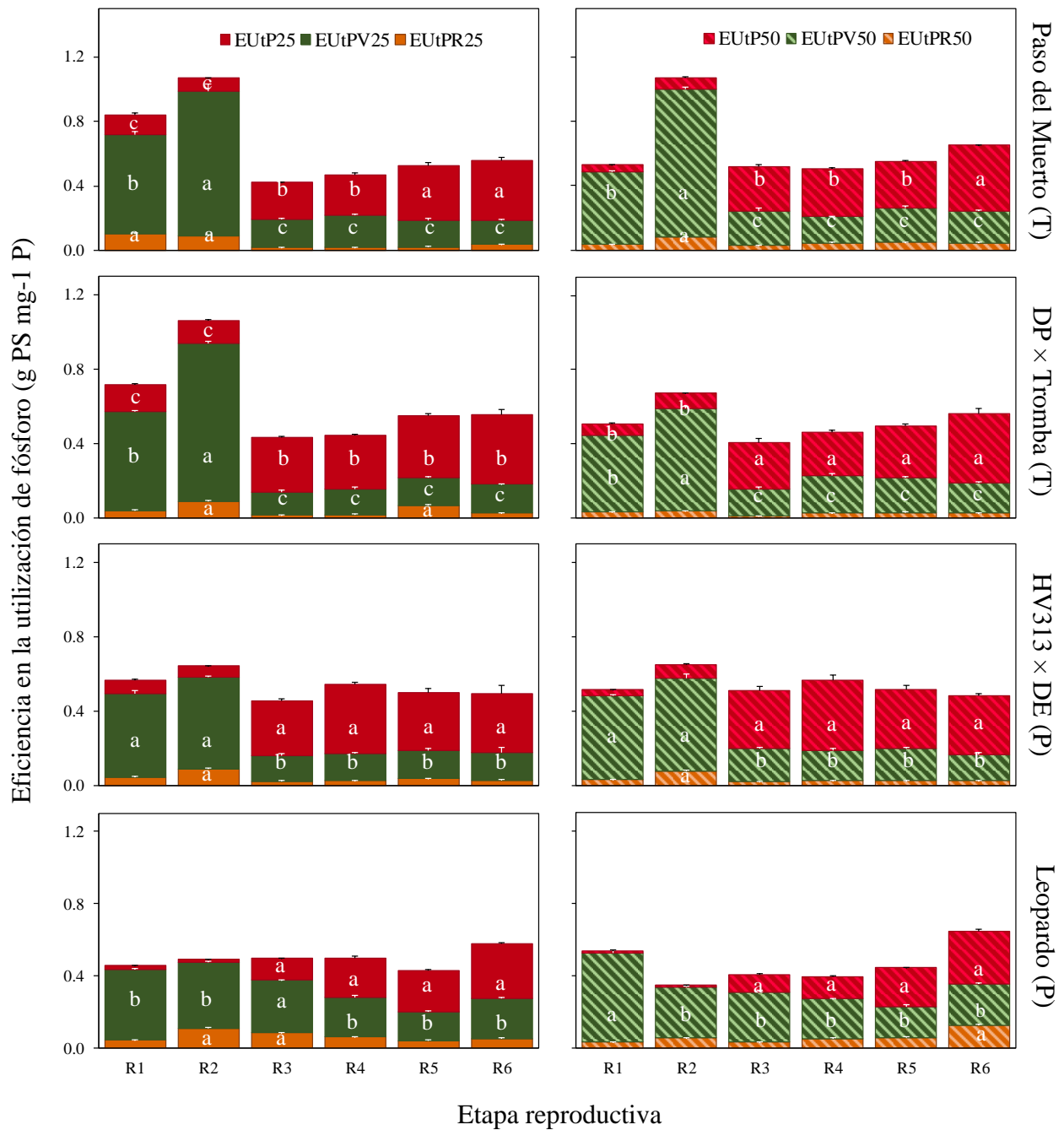


Figura 12. Eficiencia en la utilización de fósforo de semilla (EUtP), vástago (EUtPV) y raíz (EUtPR) durante la etapa reproductiva: floración (R1), ámpula (R2), grano lechoso (R3), grano masoso (R4), grano dentado (R5) y madurez fisiológica (R6) en maíces tardíos (T) y precoces (P) con una reducida (25 kg P₂O₅) y óptima (50 kg P₂O₅) fertilización fosfatada. La barra de cada columna representa el error estándar. Letras diferentes en las columnas entre etapas para cada órgano y nivel de P son significativas a $P \leq 0.05$.

7.4 Relación entre los componentes de eficiencia en la utilización (índice de cosecha e índice de acumulación de P) y concentración de fitato, Pi, Fe y Zn

En el Cuadro 22 se presenta la correlación entre el crecimiento, acumulación de P, Fe, Zn y los componentes de la eficiencia en la utilización de P, como índice de cosecha en vástago (ICV) y semilla (ICS) durante etapa reproductiva.

El peso seco total (PST) se correlacionó con el peso seco del vástago (PSV) ($r = 0.71$) y peso seco de la semilla (PSS) ($r = 0.69$) (Cuadro 22). La concentración de P inorgánico (Pi) de vástago (PiV) y semilla (PiS), se correlacionó negativamente con el PSS ($r = -0.77$), mientras que, el Pi de la semilla (PiS) se correlacionó con su fracción orgánica (Po) ($r = 0.80$) e inorgánica ($r = 0.55$). La concentración de Fe y Zn en la semilla, se correlacionó con el PSS ($r = 0.72$ y $r = 0.84$), el PST ($r = 0.68$ y $r = 0.69$), el P orgánico (PoS) ($r = 0.86$ y $r = 0.90$) y Pi de la semilla (PiS) ($r = 0.64$ y $r = 0.66$).

El P acumulado en vástago (CPV) se correlacionó con el PSV ($r = 0.82$) y PiV ($r = 0.59$) (Cuadro 22). El P acumulado en la semilla (CPS), por otro lado, se correlacionó con el PSS ($r = 0.78$) y PoS ($r = 0.60$).

Por último, los índices de cosecha en semilla (IC) y vástago (ICV) y los índices de acumulación de P en semilla (ICS) y vástago (ICV) se correlacionaron con sus respectivas contrapartes de materia seca (PSV, PSS), concentración (PiV) y contenido de P (CPV, CPS).

Cuadro 22. Correlación entre variables de peso seco en vástago (PSV), semilla (PSS) y total (PST), concentración de P inorgánico en vástago (PiV), fósforo en semilla (PoS, PiS, PTS), hierro y zinc (Fe, Zn), contenido de fósforo en vástago (CPV), semilla (CPS) y total (CPT), índice de cosecha e índice de acumulación de P en vástago (ICV, IAPV) y semilla (ICS, IAPS).

	PSV	PSS	PST	PiV	PoS	PiS	PTS	Fe	Zn	CPV	CPS	CPT	ICV	ICS
	g planta ⁻¹			mg g ⁻¹			mg kg ⁻¹		mg P					
PSS	0.01													
PST	0.71 ***	0.69 ***												
PiV	0.08	-0.77 ***	-0.50 **											
PoS	-0.10	0.04	-0.07	0.17										
PiS	-0.33	-0.60 ***	-0.67 ***	0.49	0.10									
PTS	-0.23	-0.25	-0.37	0.37	0.89 ***	0.55 **								
Fe	0.26	0.72 ***	0.68 ***	-0.68 ***	0.86 ***	0.64 **	0.86 ***							
Zn	0.14	0.84 ***	0.69 ***	-0.78 ***	0.90 ***	0.66 ***	0.90 ***	0.93 ***						
CPV	0.82 ***	-0.45	0.24	0.59 ***	0.07	0.08	0.10	0.23	-0.18					
CPS	-0.17	0.78 ***	0.39	-0.52 **	0.60 ***	-0.25	0.39	-0.41	0.10	-0.40				
CPT	0.06	0.71 ***	0.49	-0.40	0.67 ***	-0.24	0.45	-0.38	0.06	-0.14	0.97 ***			
ICV	0.66 ***	-0.61 ***	-0.01	0.62 ***	-0.09	0.11	-0.02	0.43	-0.11	0.86 ***	-0.61 ***	-0.41		
ICS	-0.85 ***	0.43	-0.33	-0.40	0.17	0.10	0.19	-0.18	0.09	-0.88 ***	0.54 **	0.34	-0.82 ***	
IAPV	0.72 ***	-0.64 ***	0.04	0.66 ***	-0.12	0.12	-0.05	0.39	-0.16	0.93 ***	-0.65 ***	-0.43	0.95 ***	-0.89 ***
IAPS	-0.72 ***	0.64 ***	-0.04	-0.66 ***	0.12	-0.12	0.05	-0.39	0.16	-0.93 ***	0.65 ***	0.43	-0.95 ***	0.89 ***

** P ≤ 0.01, *** P ≤ 0.001.

8. DISCUSIÓN

8.1 Variación en la acumulación, partición y removilización de materia seca y fósforo

En general, la deficiencia de P (BP) no afectó la proporción de materia seca total acumulada y distribuida entre los órganos de la planta (Figuras 3 y 6). Este hallazgo es similar a lo reportado en maíz (Zang *et al.*, 2022) y arroz (Irfan *et al.*, 2020). Una mayor proporción de la materia seca de la planta se destinó al crecimiento del vástago (de 62 a 64 %) durante la etapa vegetativa; mientras que, en etapa reproductiva, se particionó a la semilla en desarrollo (50 a 60 %) (Figura 6). Lo anterior constituye una estrategia de la planta para satisfacer la demanda específica de carbohidratos a los diferentes órganos vegetativos (raíz, tallo y hojas) y reproductivos (flores y semillas) en crecimiento (Zhang *et al.*, 2022).

La variación en la cinética de acumulación y partición de materia seca en la planta, no obstante, se atribuyó al tipo de maduración de los genotipos estudiados (Figura 3). En la etapa vegetativa (V9), los genotipos tardíos (Paso del Muerto y DP × Tromba) acumularon mayor biomasa en el vástago (29 a 55 %) y raíz (26 al 100 %) en comparación a los precoces (Cuadro 7). El incremento en la proporción de biomasa en la raíz de estos genotipos es atribuible a una eficiente estrategia de la planta para adquirir más P del suelo y, consecuentemente, favorecer una mayor utilización fisiológica del mismo, es decir, más crecimiento por unidad de P absorbido (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014). Dicha eficiencia se acuña a un incremento en el número y longitud de las raíces nodales; pelos radicales más largos y/o densos y una mejor relación entre el peso seco de la raíz y el vástago (RRV). Los genotipos eficientes con un mayor número de raíces axilares (nodales y seminales) mantienen un crecimiento continuo en la planta y adquieren más P en ambientes restrictivos (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2011). La formación de raíces laterales en el eje principal de la raíz nodal, por otro lado, es un componente importante de la arquitectura radical (Lynch & Brown, 2008). En términos arquitectónicos, las raíces laterales incrementan el número de meristemas apicales activos que, potencialmente, pueden explorar nuevas regiones en el suelo (Zu & Lynch, 2004). Además, el incremento de la relación raíz: vástago (RRV) de los genotipos tardíos (1.21 y

0.86) en la etapa vegetativa temprana (V3 y V5), apoya el hallazgo de que la formación de raíces nodales controló la mayor adquisición de P (8.6 mg P g^{-1}) en comparación a los precoces (5.6 mg P g^{-1}) en ambientes de BP (datos no mostrados).

En la etapa reproductiva (R3 a R5), por el contrario, los genotipos precoces mantuvieron una mayor acumulación de biomasa en el vástago (27 %) con respecto a los tardíos (Cuadro 13). El peso seco del vástago varió de 42 a 54 g planta^{-1} en precoces y de 33 a 37 g planta^{-1} en tardíos (Figura 6). A madurez, sin embargo, no hubo diferencias entre grupos de precocidad y dosis de P para el peso seco de la semilla. Lo anterior se debió a que, en los genotipos tardíos, la dosis de BP promovió una acumulación sostenida de biomasa en el vástago (R3 a R5), pero la proporción de materia seca movilizada hacia el grano en desarrollo fue estable (Figura 6). En los genotipos precoces, en particular, el cv. Leopardo, de 29 a 31 % de la biomasa movilizada al grano derivó del vástago (en R3 y R4), mientras que, en tardíos, la proporción fue menor (18 y 15 %). Según Zhang *et al.* (2022), una mayor actividad fotosintética postantesis, asegura no solo un incremento en la adquisición de P y biomasa en la raíz, tallo y hoja sino también una mayor producción de semilla.

En general, las plantas movilizan más del 50 % del P del tejido senescente (Aerts, 1996). El P movilizado constituye una fuente importante para el crecimiento, especialmente en las últimas etapas del desarrollo vegetal y en situaciones restrictivas en el suelo (Cong *et al.*, 2020). En la fase exponencial de crecimiento (vegetativa), la cantidad de tejido senescente es menor que el tejido en crecimiento, así que el beneficio de la movilización de P es menor (Veneklass *et al.*, 2012). En esta etapa, las raíces constituyen la principal fuente de P. Conforme el crecimiento vegetativo declina, particularmente cuando el follaje envejece y las raíces reducen la tasa de absorción de P, la movilización provee de un importante aporte de P hacia nuevos órganos en crecimiento. La movilización sucede a finales de la etapa vegetativa o al inicio de la etapa reproductiva y se acrecienta en plantas que experimentan deficiencia de P (Cong *et al.*, 2020) o en cultivos que poseen una maduración tardía (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 2011). En este estudio, el ambiente de BP afectó los patrones de acumulación del nutriente en la planta. Los máximos picos de acumulación de P en el vástago ocurrieron diferencialmente entre grupos de madurez. Los genotipos precoces (HV313 \times DE y Leopardo) la obtuvieron en R2

(etapa de ampolla) (de 106 a 117 dds) (24 y 105 mg planta⁻¹), mientras que en tardíos (Paso del Muerto y DP × Tromba) ocurrió en R3 (etapa lechosa) (de 118 a 136 dds) (39 y 29 mg planta⁻¹) (Cuadro 14). Estos resultados demostraron que la prolongada deficiencia de P promovió un retraso en la fenología de la planta, pero incrementó la extensión del periodo del crecimiento vegetal y acumulación de P, especialmente durante la etapa reproductiva (R2 a R4) (Figura 7). De acuerdo a Nord & Lynch (2009), el retraso fenológico puede favorecer la adquisición de P del suelo, la fecundidad y la acumulación de materia seca de la semilla mediante un incremento del crecimiento de la raíz. La correlación positiva entre el peso seco de la raíz y el contenido de P en la semilla ($r= 0.57^{**}$) corroboró los hallazgos de que la duración en la funcionalidad de la raíz incrementó la eficacia en la absorción de P en genotipos tardíos (66 y 56 mg P g⁻¹), pero no lo suficiente en precoces (24 y 28 mg P g⁻¹). Al final, la mayor EAP se tradujo en una mayor partición de biomasa hacia la semilla de los genotipos tardíos (108 g planta⁻¹), en comparación a los precoces (92 g planta⁻¹).

La dinámica de acumulación de P en la planta depende de la intensidad y la duración del estrés impuesto, la etapa del desarrollo del cultivo y las diferencias en la eficiencia en la utilización interna del nutriente para la producción de materia seca y movilización hacia la semilla (Abbas *et al.*, 2018). Por ejemplo, durante las etapas R1 y R2, la mayor proporción del P total acumulado en la planta se particionó al vástago (IAPV) (70 al 80 %) (Cuadro 14). Posteriormente, la diferencia en el contenido de P entre grupos de madurez se atribuyó a las variaciones en los patrones de movilización del P contenido en el tejido aéreo (tallo + hojas) hacia la semilla en crecimiento. Los genotipos precoces, en particular cv. Leopardo, removilizó la mayor proporción de P hacia la semilla durante R2 y R3 (de 11 a 35 %), en ambas dosis de P. En genotipos tardíos, por el contrario, la mayor removilización de P ocurrió en R3, pero en una proporción menor (6 y 7 %). En general, la disminución del contenido de P en el vástago en BP y AP (de 39 a 62 mg planta⁻¹) y el incremento de P en la semilla (de 227 a 190 mg planta⁻¹) en R3 indicaron que dicha movilización proveyó de un importante aporte de P para su desarrollo. A madurez, la semilla de los genotipos precoces y tardíos contenía el 93 y 90 % del P total (IAP) (Cuadro 14). Diversos estudios señalan que en cereales se moviliza entre 40 y 80 % del P contenido en órganos vegetativos o tejido senescente (Abbas *et al.*, 2018; Wang & Ning, 2019; Zhang *et al.*, 2022), lo que confirma la proporción obtenida

en este estudio. El P restante que se requiere para que la semilla complete su desarrollo proviene del P absorbido en etapa reproductiva (Brindabran *et al.*, 2020). En condiciones restrictivas, una mayor eficiencia en la movilización interna de P desde tejidos senescentes a órganos jóvenes y activos es crucial para asegurar la producción y partición de biomasa a la semilla en desarrollo (Cong *et al.*, 2020). Diversos mecanismos como la separación de los componentes de la membrana plasmática y el remplazamiento de fosfolípidos por lípidos que no contienen P (Yu *et al.*, 2012) facilitan la removilización interna de P.

8.2 Variación en la concentración de fósforo en la planta

El crecimiento inicial de la plántula depende, en gran medida, de la reserva de P contenida en la semilla (White & Veneklaas, 2012). La duración de dicha reserva depende, a su vez, del tamaño y la concentración de P en el grano y su disponibilidad en el suelo. En cultivos como el maíz, la concentración de P en semilla (2.4 a 6.4 mg g⁻¹) y plántulas (2.9 a 4.5 mg g⁻¹) es similar (Nadeem *et al.*, 2011; Salazar-Mejía, 2019). Posterior a esta etapa, el crecimiento depende de la capacidad de la raíz para absorber el P del suelo. En maíz, las plántulas inician la absorción del P del suelo a partir del quinto día después de la siembra, pero continúan usando su reserva de P contenido en la semilla dos semanas después que inició el crecimiento (Nadeem *et al.*, 2011; Salazar-Mejía, 2019). Conforme el cultivo se desarrolla y los índices de área foliar incrementan, la tasa fotosintética de las hojas inferiores disminuye y las plantas redistribuyen el P de las hojas senescentes a las jóvenes (Wang & Ning, 2019). Sin embargo, cuando la concentración de P es limitante, la absorción disminuye y la planta puede mostrar una deficiencia en su concentración hasta del 60 % (Denton *et al.*, 2007).

En este estudio se observó que, durante la fase vegetativa, particularmente entre V3 y V5, se presentó la mayor concentración de P en la planta (> 4 mg g) (Figura 5); valor que coincide con la concentración requerida para el óptimo crecimiento de maíz (2.9 a 4.5 mg g⁻¹) (Setiyono *et al.*, 2010). La alta concentración de P en la raíz (2.3 a 2.5 mg g⁻¹) y el vástago (3.1 a 3.7 mg g⁻¹) indicó que las raíces absorbieron eficientemente el P del suelo y lo redistribuyeron a los órganos aéreos, independientemente del P aplicado y tipo de maduración. En etapas posteriores del crecimiento vegetativo, la concentración de P en la planta decreció debido a la

disminución en la absorción de P por la raíz y al decremento de su distribución hacia el vástago (Figura 5). A inicio de la floración femenina (R1), se presentó una fuerte transición en la movilización de P. En genotipos precoces, particularmente en las etapas R1 a R3, el movimiento de P se acentuó mayormente en la espiga (de 3.4 a 1.2 mg g⁻¹), vástago (de 1.5 a 1.1 mg g⁻¹) y semilla (de 4.5 a 5.2 mg g⁻¹) (Figura 8). En etapa de madurez (R6), la concentración de P en la semilla (de 3.2 a 3.7 mg g⁻¹) correspondió al valor crítico (2.4 a 6.4 mg g⁻¹) reportado en este cultivo (Setiyono *et al.*, 2010). Es plausible que, diversos factores como la calidad del suelo, el ambiente, los genotipos y su interacción, afecten la absorción y concentración de P en este órgano (Cong *et al.*, 2020).

8.3 Eficiencia en la utilización fisiológica de fósforo y componentes involucrados

La variación en la eficiencia en el uso de fósforo (EUP; producción de materia seca o rendimiento de grano por unidad de P absorbido) del maíz nativo se asocia con la eficiencia en la adquisición (EAP) y utilización fisiológica del recurso (EUtP) (Bayuelo y Ochoa, 2019). La EUtP es dependiente del índice de cosecha (IC), índice de acumulación de P (IAP), concentración de P en semilla (P_iS) y peso seco total (PST) (Manske *et al.*, 2001). Por tanto, el incremento en IC o IAP, o la reducción del PST o P_iS favorecen la EUtP.

El índice de cosecha (IC) refiere a la proporción de materia seca que se particiona a la semilla (Ortíz-Monasterio *et al.*, 2001). Los resultados mostraron que el IC de los genotipos de maíz varió de 0.60 a 0.63. Este IC correspondió a lo señalado en variedades modernas (0.4 a 0.6) (Hay, 1995), pero fue relativamente menor al registrado en otros maíces nativos (0.44) (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2014).

El índice de acumulación de fósforo (IAP) denota la eficiencia de la planta para utilizar el P adquirido en la producción de semilla (Fageria *et al.*, 2008). El IAP varió de 87 a 92 %. Este resultado difiere al IAP de 29 a 35 % obtenido en genotipos eficientes a P (Bayuelo-Jiménez & Ochoa-Cadavid, 2018), pero es similar al reportado (de 67 a 86 %) en otros cultivares de maíz (Setiyono *et al.*, 2010). En suma, el IAP (de 86 a 93 %) fue mayor que el IC (de 60 a 63 %) y coincidió con los índices obtenidos en arroz (IAP = 70 a 90 % e IC = 50 a 60 %) (Rose

et al., 2010). Esto significa que, durante el desarrollo de la semilla, se intensificó la movilización de P desde el vástago, pero disminuyó la partición de materia seca hacia la semilla (Heuer *et al.*, 2017). La correlación positiva entre el IAP y PSS ($r= 0.68^{**}$), IAP y CPS ($r= 0.75^{**}$) y, por último, CPS y PST ($r= 0.78^{**}$) confirman estos hallazgos. Por el contrario, la correlación negativa entre el P acumulado en el vástago (IAPV) e IC ($r= - 0.88^{**}$), el P acumulado en el vástago e IAP en la semilla ($r= - 0.93^{***}$) y el IAPV y PSS ($r= - 0.68^{**}$) en BP, fue un indicador de la alta eficacia del cultivo para utilizar el P absorbido en la producción de materia seca del vástago, particularmente en genotipos tardíos.

Con respecto a la concentración de P total en la semilla de maíz, ésta varía de 1.2 a 5.1 mg P g⁻¹, es decir, de 1.6 a 4.8 mg g⁻¹ en la forma de fitato y de 0.9 a 1.2 mg g⁻¹ en la forma de P inorgánico (Pi) (Lorenz *et al.*, 2007; Setiyono *et al.*, 2010). En la semilla de los genotipos estudiados, la concentración de fitato fue similar entre dosis de P (de 3.0 a 3.2 mg g⁻¹). Sin embargo, la semilla de los genotipos tardíos presentó la menor concentración de fitato (< 2.5 mg g⁻¹) durante las etapas R3 y R5. Lo anterior sugiere que, los genotipos tardíos prolongaron el tiempo de adquisición del nutriente, lo utilizaron fisiológicamente para una mayor producción de biomasa en la semilla y, consecuentemente, acumularon menos fitato (Nord & Lynch, 2009). Este hallazgo es importante porque durante la fase reproductiva, se presenta una redistribución masiva de carbono y nutrientes hacia la semilla (Zhang *et al.*, 2022). La alta acumulación de fitato en la semilla, sin embargo, es desfavorable para la dieta humana ya que disminuye la biodisponibilidad de micronutrientes como el zinc y hierro (Raboy, 2009; Rose *et al.*, 2013). La correlación positiva entre la EUtP y PoS ($r = 0.76^{**}$) confirmó que, a medida que incrementa la concentración de P (fitato) en la semilla, se modificó la EUtP (Rose *et al.*, 2013; Cong *et al.*, 2020).

8.4 Variabilidad en la concentración de fósforo, zinc y hierro en la semilla

El fitato, una mezcla de sales de ácido fítico, es una forma de P almacenado, especialmente en la semilla, y generalmente representa >75 % del P total en el grano (Rose *et al.*, 2013). Desde el punto de vista nutricional y ambiental, la alta concentración de fitato, constituye una característica indeseable para el cultivo, ya que interfiere con el metabolismo de las proteínas

y carbohidratos y bloquea la reabsorción de minerales como el Zn y Fe (Raboy, 2001; Bhagyawant *et al.*, 2018).

A la fecha, se han identificado tres estrategias que reducen la concentración de fitato en la semilla y mitigan el impacto negativo al ambiente. La primera involucra métodos clásicos y/o moleculares que interrumpen la síntesis del fitato durante el desarrollo de la semilla (Raboy, 2001). La segunda utiliza técnicas moleculares que reducen el transporte de fitato a la semilla (Yamaji *et al.*, 2016). La tercera consiste en la identificación y aprovechamiento de la variabilidad contenida en el germoplasma vegetal para una reducida concentración de fitato en el grano.

Los cultivos de importancia agrícola presentan variación en la concentración de fitato en la semilla. Entre leguminosas, la soya (*Glicine max*) exhibe la mayor concentración de fitato (1.7 a 13.3 mg g⁻¹) (Frank *et al.*, 2009), mientras que, en garbanzo (*Cicer arietinum*) la concentración es menor (1.1 a 3.1 mg g⁻¹) (Bhagyawant *et al.*, 2018). Entre cereales, el trigo se caracteriza por una alta concentración de fitato (1.5 a 8.2 mg g⁻¹) (Bilal *et al.*, 2019), seguidos por el arroz (1 a 5 mg P g⁻¹) (Rose *et al.*, 2010) y el maíz (1.6 a 4.8 mg g⁻¹) (Dell *et al.*, 1972; Bolland *et al.*, 1975). En maíces nativos de Michoacán, la concentración de fitato en la semilla varía de 1.6 a 5.7 mg g⁻¹ (Vizcaíno, 2015; Reyes, 2018; Salazar-Mejía, 2019).

En este estudio e independientemente de la dosis de P aplicada, la semilla de los genotipos tardíos, mostraron una menor concentración de fitato (de 2.5 a 2.6 mg g⁻¹) en comparación a los precoces (de 3.7 a 3.4 mg g⁻¹) (Cuadro 16). Lo anterior representó una importante reducción de este compuesto (36 a 42 %). Según Rose *et al.* (2010), una reducción del 20 % de fitato en la semilla de arroz, no afectó su rendimiento y subsecuente germinación. Los autores señalaron que dicha respuesta podría derivar de un incremento en la eficiencia en la utilización de P en el vástago (EUtPV) durante la etapa de floración (debido a una menor concentración de P en el tejido; de 0.4 y 0.7 mg g⁻¹), que aseguraría una menor acumulación de fitato. Al parecer, dicha estrategia se confirmó en este estudio. Durante las etapas R1 y R2, la EUtP del vástago fue mayor en tardíos (0.35 g PS mg⁻¹ P) y menor en precoces (0.26 g PS mg⁻¹ P) (Figura 12). Todo ello, con una menor concentración de P en vástago (de 1.2 a 1.0 mg

g⁻¹) y mayor peso seco en la semilla (108 g planta⁻¹) en comparación a los precoces, de 2.2 a 1.4 mg P g⁻¹ y 94 g planta⁻¹, respectivamente.

Interesantemente, en los genotipos tardíos, la reducción de fitato la acompañó un incremento en la concentración de Fe y Zn (Cuadro 16). A partir de R3, DP × Tromba y Paso del Muerto obtuvieron la mayor concentración de Fe (32 a 39 mg kg⁻¹) y Zn (19 a 23 mg kg⁻¹) en la semilla, respectivamente. La concentración de Fe y Zn se correlacionó estrechamente con la concentración de fitato ($r= 0.86^{***}$; $r= 0.89^{***}$), lo que sugiere que el fitato controla la biodisponibilidad mineral. La concentración de hierro se asemeja a los valores reportados en maíz en Cuba (4 a 39 mg kg⁻¹) (Martínez, Ortíz y Raigón, 2017). Sin embargo, es inferior (17 a 22 mg kg⁻¹ y 5.3 a 10.1 mg kg⁻¹) a lo señalado por Rajbhandri & Subedi (2013) y Loyola *et al.* (2018), respectivamente. En relación a la concentración de zinc, el valor obtenido se encuentra en el rango para maíz en México (18 a 20 mg kg⁻¹) (Ortiz-Monasterio *et al.*, 2007), Salvador (19 mg kg⁻¹) y Brasil (27 mg kg⁻¹) (Queiroz *et al.*, 2011). No obstante, dicha concentración fue relativamente menor a la reportada en maíces nativos de Yucatán (15 a 42 mg Zn kg⁻¹) (Chí-Sánchez *et al.*, 2021). Los resultados demuestran que la alta concentración de Fe y Zn constituye una valiosa característica para biofortificar el cultivo de maíz con Zn (Jaradat y Goldstein, 2018). En Michoacán, por ejemplo, existe una alta prioridad para establecer un programa para la biofortificación de la semilla con Zn (Ramírez-Jaspeado *et al.*, 2018).

En suma, este estudio constituye una valiosa aportación sobre la variabilidad de fitato y micronutrientes (Fe y Zn) contenida en la semilla de maíz nativo de Michoacán. Además, señala que, a pesar de que la disponibilidad de fósforo en el suelo ácido (Andisol) es limitada, los maíces nativos maximizan la eficiencia en la adquisición y utilización fisiológica del P. Esta última, mediante el crecimiento sostenido del vástago (tallos y hojas) durante la etapa reproductiva que, a su vez, satisface la demanda específica de carbohidratos entre los diferentes órganos vegetativos (raíz, tallo y hojas) y reproductivos (flores y semillas) en crecimiento y la reducción en la movilización de P (fitato), en las últimas etapas del desarrollo de la semilla.

Una adecuada variación genética que promueva combinaciones genotípicas y, éstas a su vez, una ganancia agronómica sobre las variedades existentes, es crucial en el establecimiento de programas de mejoramiento conducentes al desarrollo de cultivos con una reducida concentración de fitato y una mayor biodisponibilidad mineral en la semilla.

9. CONCLUSIONES

Los patrones de acumulación, partición y movilización de fósforo variaron según el grupo de madurez del cultivo y fueron independientes de la dosis de P suministrada. La maduración tardía favoreció una mayor acumulación de asimilados para cubrir la demanda de materia seca en órganos vegetativos (raíz + vástago) y reproductivos (espiga + semilla), lo que derivó en una mínima proporción de reservas de materia seca (de 18 a 25%) y P (de 6 a 7%) movilizado del vástago al grano en desarrollo. En los genotipos precoces, por el contrario, el contenido de P en etapa de postfloración (espiga) constituyó entre 9 y 22% del P total absorbido. Este contenido fue insuficiente para cubrir la demanda de P para la semilla en desarrollo, lo que promovió la alta movilización de C (de 29 a 31%) y P (de 21 a 35%) de la reserva del vástago. El incremento en la eficiencia en la utilización de P en el vástago durante la etapa de floración (debido a una menor concentración de P en el tejido), aseguró una menor acumulación de fitato y, consecuentemente, un incremento en la concentración de Fe (32 a 39 mg kg⁻¹) y Zn (19 a 23 mg kg⁻¹) en la semilla de los genotipos tardíos. La positiva correlación entre la concentración de fitato, Fe y Zn ($r= 0.86^{***}$; $r= 0.89^{***}$) señala que, este compuesto regula la biodisponibilidad de micronutrientes.

Estos resultados señalan que, los patrones de distribución de biomasa y acumulación de P regularon la eficiencia en el uso de P y, por tanto, la acumulación y biodisponibilidad de micronutrientes. Específicamente, una mayor biomasa y mejor movilización interna de P hacia tejidos jóvenes y activos (vástago + raíz), durante la etapa de posfloración, incrementan la eficiencia interna de P en suelos ácidos con limitada disponibilidad de P (BP). Una mayor dosis de fertilización (AP), por el contrario, solo beneficia el crecimiento del vástago y la acumulación de P, pero estabiliza el rendimiento y reduce la eficiencia en la utilización del recurso debido a una creciente acumulación de P en el grano. La diversidad genética que subyace en el germoplasma de maíz nativo para una reducción en la movilización de P a la semilla (fitato) es crucial en el desarrollo de genotipos eficientes en el uso de P. Además, constituye una valiosa estrategia para reducir la cantidad de P total removido en la biomasa vegetal durante la cosecha del cultivo.

10. AGRADECIMIENTOS

La presente investigación se realizó en el Laboratorio de Nutrición Vegetal del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales-UMSNH con el apoyo financiero de la Coordinación de Investigación Científica CIC-UMSNH (6.11/2020-2022) y beca obtenida por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) (Beca No. 1046543).

11. LITERATURA CITADA

- Abbas, M., Shah, J. A., Irfan, M., & Memon, M. Y. (2018). Remobilization and utilization of phosphorus in wheat cultivars under induced phosphorus deficiency. *Journal of Plant Nutrition*, 41(12), 1522-1533.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: ¿are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Alcalá, J. M., Ortíz-Solorio, C. A., & Gutiérrez-Castorena, M. C. (2001). Clasificación de los suelos de la Meseta Tarasca, Michoacán. *Terra*, 19, 217-239.
- Alcalá, J. M., Hidalgo, C., y Gutiérrez, M. C. (2009). Mineralogía y retención de fosfatos en andisoles. *Terra*, 27(4), 275-288.
- Álvarez de la Torre, D. M. (2016). Determinación de sodio, potasio, hierro, calcio y zinc en arveja, lenteja y harina de haba, por espectrofotometría de absorción atómica de llama (Bachelor's thesis, PUCE).
- Angel, R., Tamim, N. M., Applegate, T. J., Dhandu, A. S., & Ellestad, L. E. (2002). Phytic acid chemistry: influence on phytin-phosphorus availability and phytase efficacy. *The Journal of Applied Poultry Research*, 11, 471-480.
- Azenón, M. C., & Durán, C. A. (2020). Contenido de proteína, hierro y zinc en maíces criollos salvadoreños. *Realidad y Reflexión*, 25-35.
- Balk, J., Connorton, J. M., Wan, Y., Lovegrove, A., Moore, K. L., Uauy, C., et al. (2019). Improving wheat as a source of iron and zinc for global nutrition. *Nutrition bulletin*, 44(1), 53-59.
- Barker, A. V., & Pilbeam, D. J. (Eds.). (2015). Handbook of plant nutrition. CRC press.
- Bartolini, R. y Del Rincón, A. R. (1990). El maíz. Mundi Prensa Libros. Madrid, España. 277 pp.
- Bayuelo-Jiménez, J. S., Gallardo-Valdéz, M., Pérez-Decelis, V. A., Magdaleno-Armas, L., Ochoa, I. & Lynch, J. P. (2011). Genotypic variation for root traits of maize (*Zea mays* L.) from the Purhepecha Plateau under contrasting phosphorus availability. *Field Crops Research*, 121, 350-362.

- Bayuelo-Jiménez, J. S., & Ochoa-Cadavid, I. (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., & Ochoa-Cadavid, I. (2018). Interacción Genotipo x Ambiente para Eficiencia en el Uso de Fósforo en Maíz Nativo de la Meseta Purhépecha. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41(1), 39-47.
- Bayuelo-Jiménez, J. S., Ochoa-Cadavid, I., de la Cruz, E. y Muraoka, T. (2019). Efecto del uso del suelo en las formas y disponibilidad de fósforo de un Andisol de la Meseta P'urhépecha, Michoacán. *Terra Latinoamericana*, 37(1), 35-44.
- Becerra-Romero, P. (2019). Variación genotípica de la concentración de fósforo en la semilla de maíz y su relación con la eficiencia en la utilización fisiológica del nutriente en suelos ácidos. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 70 p.
- Berridge, M. J., & Irvine, R. F. (1989). Inositol phosphates and cell signaling. *Nature*, 341, 197-205.
- Bhagyawant, S. S., Bhadkaria, A., Gupta, N., & Srivastava, N. (2018). Impact of phytic acid on nutrient bioaccessibility and antioxidant properties of chickpea genotypes. *Journal of Food Biochemistry*, 42(6), e12678.
- Bingham, I. J., & Topp, C. F. E. (2009). Potential contribution of selected canopy traits to the tolerance of foliar disease by spring barley. *Plant Pathology*, 58, 1010–1020.
- Bilal, H. M., Aziz, T., Maqsood, M. A., Farooq, M., & Yan, G. (2018). Categorization of wheat genotypes for phosphorus efficiency. *PLoS one*, 13(10), e0205471.
- Bilal, H. M., Aziz, T., Maqsood, M. A., & Farooq, M. (2019). Grain phosphorus and phytate contents of wheat genotypes released during last 6 decades and categorization of selected genotypes for phosphorus use efficiency. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 65(6), 727-740.
- Blanco-Rojo, R., & Vaquero, M. P. (2019). Iron bioavailability from food fortification to precision nutrition. A review. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, 51, 126-138.

- Bohn, L., Meyer, A. S., & Rasmussen, S. K. (2008). Phytate: impact on environment and human nutrition. A challenge for molecular breeding. *Journal of Zhejiang University – Science B*, 9, 165–191.
- Borrero, G. A., Jiménez, J., Ricaurte J. J., Rivera, M., Polonia, J. A., Núñez, J., et al. (2017). Manual de protocolos. Nutrición y fisiología de plantas - Forrajes y Frijol. Área de Investigación en Agrobiodiversidad, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. 186 pp.
- Bouis, H. E., Hotz, C., McClafferty, B., Meenakshi, J.V., and Pfeiffer, W. H. (2011). Biofortification: A new tool to reduce micronutrient malnutrition. *Food and Nutrition Bulletin*, 32, S31–S40.
- Briat, J. F., Dubos, C., & Gaymard, F. (2015). Iron nutrition, biomass production, and plant product quality. *Trends in Plant Science*, 20(1), 33-40.
- Brown, E. C., Heit, M. L., & Ryan, D. E. (1961). Phytic acid – Analytical investigation. *Canadian Journal of Chemistry-Revue Canadienne de Chimie*, 39(6), 1290–1297.
- Carrera-Valtierra, J. A. (2013). Estudio de la diversidad genética y su distribución de los maíces criollos y sus parientes silvestres en Michoacán. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro Regional Universitario Centro Orientales. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. FZ001. México. DF.
- Cheryan, M., & Rackis, J. J. (1980). Phytic acid interactions in food systems. Critical Reviews in *Food Science and Nutrition*, 13, 297-335.
- Chí-Sánchez, F. A., Alvarado-López, C. J., Cristóbal-Alejo, J., González-Moreno, A., & Reyes-Ramírez, A. (2021). Contenido mineral de maíces criollos de Yucatán: análisis mediante μ -Fluorescencia de Rayos X. *Terra Latinoamericana*, 39.
- Ciampitti, I. A., & Vyn, T. J. (2012). Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: a review. *Field Crops Research*, 133, 48–67.
- Cong, W. F., Suriyagoda, L. D., & Lambers, H. (2020). Tightening the phosphorus cycle through phosphorus-efficient crop genotypes. *Trends in Plant Science*, 25(10), 967-975.
- Cordell, D., & White, S. (2014). Life's Bottleneck: Sustaining the World's Phosphorus for a Food Secure Future. *Annual Review Environment and Resources*, 39,161-188.

- Coulibaly, A., Kouakou, B. & Chen, J. (2011). Phytic acid in cereal grains: Healthy or harmful ways to reduce phytic acid in cereal grains and their effects on nutritional quality. *American Journal of Plant Nutrition and Fertilization Technology*, 1, 1–22.
- Curtis, T., & Halford, N. G. (2014). Food security: The challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety. *Annals of Applied Biology*, 164, 354–372. <https://doi.org/10.1111/aab.12108>
- CIMMYT. (2021). Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. <https://delmaiz.info/proceso-nixtamalizacion/>
- Dahdouh, S., Grande, F., Espinosa, S. N., Vincent, A., Gibson, R., Bailey, K., et al. (2019). Development of the FAO/INFOODS/IZINCG global food composition database for phytate. *Journal of Food Composition and Analysis*, 78, 42-48.
- De Boland, A. R., Garner, G. B., & O'Dell, B. L. (1975). Identification and properties of phytate in cereal grains and oilseed products. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 23(6), 1186-1189.
- De Brier N, Gomand SV, Donner E et al. (2016) Element distribution and iron speciation in mature wheat grains (*Triticum aestivum* L.) using synchrotron X-ray fluorescence near-edge structure (XANES) imaging. *Plant Cell & Environment*, 39, 1835–47.
- Denton, M. D., Veneklaas, E. J., Freimoser, F. M., & Lambers, H. (2007). Banksia species (Proteaceae) from severely phosphorus-impooverished soils exhibit extreme efficiency in the use and re-mobilization of phosphorus. *Plant, cell & environment*, 30(12), 1557-1565.
- Doria, E., Galleschi, L., Calucci, L., Pinzino, C., Pilu, R., Cassani, E. & Nielsen, E. (2009). Phytic acid prevents oxidative stress in seeds: evidence from a maize (*Zea mays* L.) low phytic acid mutant. *Journal of Experimental Botany*, 60, 967–78.
- Dudley, J. W. & R. J. Lambert. (2010). 100 generations of selection for oil and protein in corn. Plant breeding reviews. John Wiley & Sons, Hoboken, N. J. 79–110 pp.
- Egli, I., Davidsson, L., Juillerat, M. A., Barclay, D. & Hurrell, R. F. (2002). The influence of soaking and germination on the phytase activity and phytic acid content of grains and seeds potentially useful for complementary feeding. *Journal of Food Science*, 67, 3484–3488.

- Elyas, S. H. A., El-Tinay, A. H., Yousif, N. E. & Elsheikh, E. A. E. (2002). Effect of natural fermentation on nutritive value and *in vitro* protein digestibility of pearl millet. *Food Chemistry*, 78, 75-79.
- Fageria, N. K., Baligar, V. C. & Li, Y. C. (2008). The role of nutrient efficient plants in improvng crop yields in the twenty first century. *Journal of Plant Nutrition*, 31, 1121-1157.
- Fageria, N. & Dos Santos, A. (2013). Lowland rice growth and development and nutrient uptake during growth cycle. *Journal of Plant Nutrition*, 36, 1841-1852.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2019). Genetic resources. <http://www.fao.org/genetic-resources/es/>. (Consultado: Noviembre, 2019).
- FAO/WHO (2004). Expert consultation on human vitamin and mineral requirements, vitamin and mineral requirements in human nutrition: Report of joint FAO/WHO expert consolation (2nd ed., p. 341). Bangkok, Thailand: FAO/WHO.
- Finkelstein, J. L., Haas, J. D., & Mehta, S. (2017). Iron-biofortified staple food crops for improving iron status: a review of the current evidence. *Current opinion in biotechnology*, 44, 138-145.
- Flores-Torres, E. (2016). 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. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 77 p.
- Frank, T., Habernegg, R., Yuan, F. J., Shu, Q. Y., & Engel, K. H. (2009). Assessment of the contents of phytic acid and divalent cations in low phytic acid (lpa) mutants of rice and soybean. *Journal of Food Composition and Analysis*, 22(4), 278-284.
- Gahoonia, T. S. and Nielsen, N. E. (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 Nielsen, N. E. (2004). Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. *Plant and Soil*, 260, 47-57.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Gómez-Coronado F, Almeida AS, Santamaria O, Cakmak I, Poblaciones MJ. (2019). Potential of advanced breeding lines of bread-making wheat to accumulate grain minerals (Ca, Fe, Mg and Zn) and low phytates under Mediterranean conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205, 341–352. <https://doi.org/10.1111/jac.12325>
- Gómez-Galera, S., Rojas, E., Sudhakar, D., Zhu, C., et al. (2010). Critical evaluation of strategies for mineral fortification of staple food crops. *Transgenic Research*, 19, 165-180.
- Gourley, C. J. P., Allan, D. L. & Russelle, M. P. (1994). Plant nutrient efficiency: A comparison of definitions and suggested improvement. *Plant and Soil*, 158, 29-37.
- Grassini, P., Eskridge, K. M., & Cassman, K. G. (2016). Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nature Communications*, 4, 2918. <https://doi.org/10.1038/ncomms3918>
- Greiner, R. & Konietzny, U. (2006). Phytase for food application. *Food Technology and Biotechnology*, 44(2), 125-140.
- Grusak, M. A., & Cakmak, I. (2005). Methods to improve the crop delivery of minerals to humans and livestock. In M. R. Broadley, & P. J. White (Eds.), *Plant nutritional genomics*, (pp. 265–286). Oxford, UK: Blackwell.
- Gupta, H. S., Hossain, F., Nepolean, T., Vignesh, M., & Mallikarjuna, M. G. (2015). Understanding genetic and molecular bases of Fe and Zn accumulation towards development of micronutrient enriched maize. In A. Rakshit, H. B. Singh & A. Sen (Eds.), *Nutrient use efficiency: From basic to advances* (pp. 255–282). New Delhi, India: Springer Publications. <https://doi.org/10.1007/978-81-322-2169-2-17>
- Gutiérrez, J. P., Rivera-Dommarco, J., Shamah-Levy, T., Villalpando-Hernández, S., Franco, A., Cuevas-Nasu, L. et al. (2012). Encuesta Nacional de Salud y Nutrición 2012. Resultados Nacionales. Cuernavaca: Instituto Nacional de Salud Pública.
- Halimi, R. A., Barkla, B., Mayes, S., & King, G. J. (2019). The potential of the underutilized pulse bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) for nutritional food security. *Journal of Food Composition and Analysis*, 77, 47-59.
- Hallauer, A. R. (2007). Development of single-cross hybrids from two eared maize populations. *Crop Science*, 7, 192–195.

- Han, Y., White, P. J., & Cheng, L. (2022). Mechanisms for improving phosphorus utilization efficiency in plants. *Annals of botany*, 129(3), 247-258.
- Hare, D. J., & Double, K. L. (2016). Iron and dopamine: A toxic couple. *Brain*, 139(Pt 4), 1026–1035.
- Hasang-Moran, E. S., García-Bendezú, S. J., Carrillo-Zenteno, M. D., Durango-Cabanilla, W. D., & Cobos-Mora, F. J. (2021). Sustentabilidad del sistema de producción del maíz, en la provincia de Los Ríos (Ecuador), bajo la metodología multicriterio de Sarandón. *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 9(1), 26-40.
- Hay, R. K. M. (1995). Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Annals of Applied Biology*, 126, 197-216.
- Heuer, S., Gaxiola, R., Schilling, R., Herrera-Estrella, L., López-Arredondo, D., Wissuwa, M., et al. (2017). Improving phosphorus use efficiency: a complex trait with emerging opportunities. *The Plant Journal*, 90, 868-885.
- Hidvegi, M. & Lasztity, R. (2002). Phytic acid content of cereals and legumes and interaction with proteins. *Periodica Polytechnica Series in Chemical Engineering*, 46, 59-64.
- Hotz, C. & Gibson, R. S. (2001). Assessment of Home-Based Processing Methods to Reduce the Phytate Content and Phytate/Zinc Molar Ratio of White Maize (*Zea mays*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49(2), 692-698.
- Hotz, C., DeHaene, J., Woodhouse, L. R., Villalpando, S., Rivera, J. A., & King, J. C. (2005). Zinc absorption from zinc oxide, zinc sulfate, zinc oxide+EDTA, or sodium-zinc EDTA does not differ when added as fortificants to maize tortillas. *Journal of Nutrition*, 135, 1102–1105. <https://doi.org/10.1093/jn/135.5.1102>
- Hunt, J. R. (2003). Bioavailability of iron, zinc, and other trace minerals from vegetarian diets. *American Journal of Clinical Nutrition*, 78(3), 633S–639S.
- Irfan, M., Aziz, T., Maqsood, M. A., Bilal, H. M., Siddique, K. H., & Xu, M. (2020). Phosphorus (P) use efficiency in rice is linked to tissue-specific biomass and P allocation patterns. *Scientific reports*, 10(1), 1-14.
- Jaradat, A. and W. Goldstein. 2018. Diversity of maize kernels from a breeding Program for Protein Quality III: Ionome Profiling. *Agronomy*, 53, 956-976. doi: <https://doi.org/10.3390/agronomy8020009>.

- Juárez, G., Hernández, G. J., Ramirez, A. M., Martínez, J. Z., y Hernández, K. G. (2021). La producción del maíz en México para los años: 1999, 2009 y 2019. Un análisis crítico de la producción.
- Kirkegaard, J. A., Conyers, M. K., Hunt, J. R., Kirkby, C. A., Watt, M., & Rebetzke, G. J. (2014). Sense and nonsense in conservation agriculture: Principles, pragmatism and productivity in Australian mixed farming systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 187, 133–145.
- Kopittke, P. M., Wang, P., & Dalal, R. C. (2017). Soil physicochemical properties impacting upon animal and human health. In B. R. Singh, M. J. McLaughlin, & E. C. Brevik (Eds.), *The nexus of soils, plants and human health*, Stuttgart, Germany. 64–71 pp.
- Kuga, Y., Saito, K., Nayuki, K., Peterson, R. L., & Saito, M. (2008). Ultrastructure of rapidly frozen and freeze-substituted germ tubes of an arbuscular mycorrhizal fungus and localization of polyphosphate. *New Phytologist*, 178(1), 189-200.
- Kumar, V., Sinha, A. K., Makkar, H. P. S. & K. Becker. (2010). Dietary roles of phytate and phytase in human nutrition: A review. *Food Chemistry*, 120, 945–959. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2009.11.052>.
- Lambers, H., Martinoia E., & Renton M. (2015). Plant adaptations to severely phosphorus-impooverished soils. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 23–31.
- Larsson, O., Barker, C. J., Sjöholm, A., Carlqvist, H., Michell, R. H., Bertorello, A., et al. (1997). Inhibition of phosphatases and increased Ca²⁺ channel activity by inositol hexaphosphate. *Science*, 278, 471–474.
- Larson, S. R., Rutger, J. N., Young, K. A. & Raboy, V. (2000). Isolation and genetic mapping of a non-lethal rice low phytic acid mutation. *Crop Science*, 40, 1397-1405.
- Leiva, Y. (2016). Eficacia de una nueva fitasa microbiana en dietas de cerdos en crecimiento. *Revista ECIPerú*, 13(1), 8-8.
- Lestienne, I., Caporiccio, B., Besancon, P., Rochette, I. & Treche, S. (2005). Relative contribution of phytates, fibers and tannins to low iron and zinc in vitro solubility in Pearl millet (*Pennisetum glaucum*) flour and grain fractions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53, 8342–8348.
- Lorenz, A. J., Scott, M. P., & Lainkey, K. R. (2007). Quantitative determination of phytate and inorganic phosphorus for maize breeding. *Crop Science*, 47, 600–606.

- Lorenz, A. J., Scott, M. P. & Lamkey, K. R. (2008). Genetic variation and breeding potential of phytate and inorganic phosphorus in a maize population. *Crop Science*, 48, 79–84. doi:10.2135/cropsci2007.03.0136.
- Lott, J. N. A., Ockenden, I., Raboy, V. & Batten G. D. (2000). Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruits: a global estimate. *Seed Science Research*, 10, 11–33.
- Lott, J. N. A., Ockenden, I., Raboy, V. & Batten, G. D. (2001). Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruits: a global estimate. *Seed Science Research*, 11(2), 181.
- Loyola-Jiménez, M., Sotelo, I., y Rubio, C. (2018). Determinación de hierro en tortillas de maíz nixtamalizado por el método espectrofotométrico UV-Visible con fenantrolina. Trabajos ganadores del XXIII Concurso Universitario: Feria de Ciencias, la tecnología y la innovación. Ciudad de México. Disponible en: http://www.feriadelasciencias.unam.mx/anteriores/feria23/feria139_01_determinacion_de_hierro_en_tortillas_de_maiz_nixta.pdf. Consultado: 20/10/2017.
- Lynch, J. P. (2007). Roots of the second Green Revolution. *Australian Journal of Botany*, 55, 493-512.
- Lynch, J. P., & Brown, K. M. (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. (2011). Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology*, 156, 1041–1049.
- Lynch, J. P. (2019). Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytologist*, 223(2), 548-564.
- Macbeth, M. R., Schubert, H. L. VanDemark, A. P., Lingam, A. T., Hill, C. P. & Bass, B. L. (2005). Inositol hexakisphosphate is bound in the ADAR2 core and required for RNA editing. *Science*, 309, 1534-1539.
- Mackey, K. R., & Paytan, A. (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 de maíz en etapa vegetativa temprana: Mecanismo adaptativo para eficiencia a fósforo en un suelo ácido. Tesis para obtener el título de Bióloga. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 65 p.

- Manschadi, A. M., Kaul, H. P., Vollman, J., Eitzinger, J. & Wenzel, W. (2014). Developing phosphorus-efficient crop varieties- An interdisciplinary research framework. *Field Crops Research*, 162, 87-98.
- Manske, G. G. B., Ortíz-Monasterio, J. I., Van Ginkel, M., González, R. M., Fisher, R. A., Rajaram, S. et al. (2001). Importance of P uptake efficiency versus P utilization for wheat yield in acid and calcareous soils in Mexico. *European Journal of Agronomy*, 14, 261-274.
- Maqbool, M. A., & Beshir, A. (2019). Zinc biofortification of maize (*Zea mays* L.): Status and challenges. *Plant Breeding*, 138 (1), 1-28.
- Martínez-Ballesta, M. C., Dominguez-Perles, R., Moreno, D. A., Muries, B., Alcaraz-López, C., Bastías, E., et al. (2010). Minerals in plant food: effect of agricultural practices and role in human health. A review. *Agronomy for sustainable development*, 30, 295-309.
- Martínez Cruz, M., Ortiz Pérez, R., & Raigón, M. D. (2017). Contenido de fósforo, potasio, zinc, hierro, sodio, calcio y magnesio, análisis de su variabilidad en accesiones cubanas de maíz. *Cultivos Tropicales*, 38(1), 92-101.
- Masud, T., Mahmood, T., Latif, A., Sammi, S. & Hameed. (2007). Influence of processing and cooking methodologies for reduction of phytic acid content in wheat (*Triticum aestivum*) varieties. *Journal of Food Processing and Preservation*, 31, 583–594.
- Maupin, L. M., Rosso, M. & Rainey, K. M. (2011). Environmental effects on soybean with modified phosphorus and sugar composition. *Crop Science*, 51, 642-650.
- Mayer, J. E., Pfeiffer, W. H. & Beyer, P. (2008). Biofortified crops to alleviate micronutrient malnutrition. *Current Opinion in Plant Biology*, 11, 166–170.
- McDonald, G., Bovill, W., Taylor, J. and Wheeler, R. (2015). Responses to phosphorus among wheat genotypes. *Crop & Pasture Science*, 66, 430–444.
- Murgia, I., Arosio, P., Tarantino, D. y Soave, C. (2012). Biofortificación para combatir el 'hambre oculta' de hierro. *Tendencias en la ciencia de las plantas*, 17 (1), 47-55.
- Murphy, J., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in nature waters. *Analytical Chemistry Acta*, 27, 31-36.
- Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Vives, A., Prud'homme, L., & Pellerin, S. (2011). Relative contribution of seed phosphorus reserves and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during early growth stages. *Plant and Soil*, 346, 231-244.

- Nair, K. M., & Iyengar, V. (2009). Iron content, bioavailability & factors affecting iron status of Indians. *Indian Journal of Medical Research*, 130, 634–645.
- Nair, K. M., & Augustine, L. F. (2018). Food synergies for improving bioavailability of micronutrients from plant foods. *Food chemistry*, 238, 180-185.
- Neevel, J. G. (1995). Phytate: a potential conservation agent for the treatment of ink corrosion caused by iron galls. *Restaurator (Copenhagen)* 16, 143-143.
- Nebiyu, A., Diels, J., & Boeckx, P. (2016). Phosphorus use efficiency of improved faba bean (*Vicia faba*) varieties in low-input agro-ecosystems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(3), 347-354.
- Newton, A. C., Akar, T., Baresel, P., Bebeli, P. J., Bettencourt, E., Bladenopoulos, K. V. et al. (2010). Cereal landraces for sustainable agriculture. A review. *Agronomy Sustainable Development*, 30, 237-269.
- Nolan, K. B., Duffin, P. A., & Mcweeny, D. J. (1987). Effects of phytate on mineral bioavailability – In vitro studies on Mg^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{3+} , Cu^{2+} and Zn^{2+} (also Cd^{2+}) solubilities in the presence of phytate. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 40(1), 79–85.
- Nord, E. A. & Lynch, J. P. (2009). Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *Journal of Experimental Botany*, 60, 1927-1937.
- Ockenden, I., Dorsch, J. A., Reid, M. M., Lin, L., Grant, L. K., Raboy, V., & Lott, J. N. (2004). Characterization of the storage of phosphorus, inositol phosphate and cations in grain tissues of four barley (*Hordeum vulgare* L.) low phytic acid genotypes. *Plant Science*, 167(5), 1131-1142.
- O'Dell, B. L., De Boland, A. R., & Koirtiyohann, S. R. (1972). Distribution of phytate and nutritionally important elements among the morphological components of cereal grains. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 20(3), 718-723.
- Orozco-Ramírez, Q., Odenthal, J. y Astier, M. (2017). Diversidad de maíces en Pátzcuaro, Michoacán, México, y su relación con factores ambientales y sociales. *Agrociencia*, 51, 867-884.
- Ortega-Corona, A., Guerrero-Herrera, M. J., y Preciado-Ortiz, R. (2013). Diversidad y distribución del maíz nativo y sus parientes silvestres en México. Ciudad de México, México. Colegio de Postgraduados. 5-19, 111 pp.

- Ortiz-Monasterio, J. I., Manske, G. G. B. & Van Ginkel, M. (2001). Nitrogen and Phosphorus Use Efficiency. *In*: Reynolds, M. P., Ortiz-Monasterio, J. I., McNab, A. (Eds.), *Application of Physiology in Wheat Breeding*. CIMMYT, El batan, Mexico, DF. 200-207 pp.
- Ortiz-Monasterio, J. I., Palacios-Rojas, N., Meng, E., Pixley, K., Trethowan, R., & Pena, R. J. (2007). Enhancing the mineral and vitamin content of wheat and maize through plant breeding. *Journal of Cereal Science*, 46(3), 293-307.
- Paliwal, R. L. (2001). Tropical maize morphology. *In*: Tropical maize: improvement and production. RL Paliwal, G Granados, HR Lafitte, AD Violic, JP Marathée (Eds.). FAO, Rome, Italy. 13-20 pp.
- 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. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 74 p.
- Persson, H., Türk, M., Nyman, M., & Sandberg, A. S. (1998). Binding of Cu^{2+} , Zn^{2+} , and Cd^{2+} to inositol tri-, tetra-, penta-, and hexaphosphates. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 46, 3194–3200.
- Prynne, C. J., McMarron, A., Wadsworth, M. E. J. & Stephen, A. M. (2010). Dietary fiber and phytate: a balancing act results from 3 time points in a British birth cohort. *British Journal of Nutrition*, 103, 274–80.
- Queiroz, V. A. V., Guimarães, P. E. D. O., Queiroz, L. R., Guedes, E. D. O., Vasconcelos, V. D. B., Guimarães, L. J., et al. (2011). Iron and zinc availability in maize lines. *Food Science and Technology*, 31(3), 577-583. doi: 10.1590/S0101-20612011000300005.
- Raboy, V., Gerbasi, P. F., Young, K. A., Stoneberg, S. D., Pickett, S. G., Bauman, A. T. et al. (2000). Origin and seed phenotype of maize low phytic acid 1-1 and low phytic acid 2-1. *Plant Physiology*, 124, 355–368. Doi:10.1104/pp.124.1.355.
- Raboy, V. (2001). Seeds for a better future: ‘low phytate’ grains help to overcome malnutrition and reduce pollution. *Trends in Plant Science*, 6, 458-462.
- Raboy, V. (2003). Myo-Inositol-1, 2, 3, 4, 5, 6-hexakisphosphate. *Phytochemistry*, 64, 1033-1040.

- Raboy, V. (2009). Approaches and challenges to engineering seed phytate and total phosphorus. *Plant Science*, 177, 281-296.
- Raboy, V., Cichy, K., Peterson, K., Reichman, S., Sompong, U., Srinives, P. et al. (2014). Barley (*Hordeum vulgare* L.) low phytic acid 1-1: an endosperm-specific, filial determinant of seed total phosphorus. *Journal of Heredity*, 105, 656-665.
- Raboy, V. (2020). Low phytic acid crops: observations based on four decades of research. *Plants-Basel*, 53, 27-36.
- Ragon, M., Aumelas, A., Chemardin, P., Santiago, S., Moulin, G. & Boze, H. (2008). Complete hydrolysis of myo-inositol hexakisphosphate by J Food Sci Technol a novel phytase from *Debaryomyces castellii* CBS 2923. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 78, 47-53.
- Rajbhandari, A., & Subedi, T. (2013). Spectrophotometric Determination of Total Iron in Rice and Maize Samples. *Scientific World*, 11(11), 101-104. doi: 10.3126/sw.v11i11.8562.
- Ramírez-Jaspeado R., Palacios-Rojas, N., Funes, J., Pérez, S., y Donnet, M. L. (2018). Identificación de áreas potenciales en México para la intervención con maíz biofortificado con zinc. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41, 327-337.
- Ramírez-Jaspeado, R., Palacios-Rojas, N., Nutti, M., & Pérez, S. (2020). Estados potenciales en México para la producción y consumo de frijol biofortificado con hierro y zinc. *Revista fitotecnia mexicana*, 43(1), 11-23.
- Ransom, J., & Endres, G. (2020). Corn growth and management: Quick Guide. NDSU Extension Service.
- Rawat, N., Neelam, K., Tiwari, V. K., & Dhaliwal, H. S. (2013). Biofortification of cereals to overcome hidden hunger. *Plant Breeding*, 132, 437-445.
- Reddy, N. R., Sathe, S. K., & Salunkhe, D. K. (1982). Phytate in legumes and cereals, *Advances in Food Research*, 28, 1-92.
- Reyes, C. P. (1990). El maíz y su cultivo. AGT Editor. D.F., México. 179-188 pp.
- Reyes, M. D. (2018) Caracterización genotípica del ácido fítico y fósforo inorgánico en la semilla de maíz nativo cultivado en un suelo ácido con fertilización fosfatada. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 84 pp.

- Richardson, A. E., Barea, J. M., McNeill, A. M. & Prigent-Combaret, C. (2009). Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil*, 321, 305-339.
- Rose, T. J., Pariasca-Tanaka, J., Rose, M. T., Fukuta, Y. & Wissuwa, M. (2010). Genotypic variation in grain phosphorus concentration, and opportunities to improve P-use efficiency in rice. *Field Crops Research*, 119, 154-160.
- Rose, T. J., & Wissuwa, M. (2012). Rethinking internal phosphorus utilization efficiency (PUE): a new approach is needed to improve PUE in grain crops. In: Advances in Agronomy. DL Sparks (eds.). *American Society of Agronomy and Academic Press*. New York, United States of American. 80, 183-215.
- Rose, T. J., Liu, L., & Wissuwa, M. (2013). Improving phosphorus efficiency in cereal crops: Is breeding for reduced grain phosphorus concentration part of the solution? *Frontiers in Plant Science*, 4, 444.
- Rose, T. J., Mori, A., Julia, C. C. and Wissuwa, M. (2016). Screening for internal phosphorus utilisation efficiency: comparison of genotypes at equal shoot P content is critical. *Plant Soil*, 401, 79–91.
- Sadzawka, A., Carrasco, M., Demanet, R., Flores, H., Grez, R., Mora, M. L., & Neaman, A. (2007). Métodos de análisis de tejidos vegetales. *Serie Actas INIA*, 40, 140.
- Saha, S., Chakraborty, M., Padhan, D., Saha, B., Murmu, S., Batabyal, K., et al. (2017). Agronomic biofortification of zinc in rice: Influence of cultivars and zinc application methods on grain yield and zinc bioavailability. *Field Crops Research*, 210, 52-60.
- Saiardi, A., Sciambi, C., McCaffery, J. M. Wendland, B. & Snyder, S. H. (2002). Inositol pyrophosphates regulate endocytic trafficking. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 14206-14211.
- Salazar-Mejía, S. G. (2019). Contribución relativa de la reserva de fósforo en la nutrición y crecimiento de plántulas de maíz nativo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 70 p.
- Sandaña, P. (2016). Phosphorus uptake and utilization efficiency in response to potato genotype and phosphorus availability. *European Journal of Agronomy*, 76, 95-106.
- Sansano, C. (2008). Cereales: estructura y composición nutricional. Alicante: Universidad de Alicante.

- SAS. (2000). SAS User's Guide: Statistics. SAS. Institute, Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Schneider, K. D., Thiessen Martens, J. R., Zvomuya, F., Reid, D. K., Fraser, T. D., Lynch, D. H., ... & Wilson, H. F. (2019). Options for improved phosphorus cycling and use in agriculture at the field and regional scales. *Journal of Environmental Quality*, 48(5), 1247-1264.
- Scott, M. P., Darrigues, A., Stahly, T. S. & Lamkey, K. (2008). Recurrent selection to alter grain methionine concentration and improve nutritional value of maize. *Crop Science*, 48, 1705–1713. doi:10.2135/cropsci2008.01.0010.
- Setiyono, T. D., Walters, D. T., Cassman, K. G., Witt, C. & Dobermann, A. (2010). Estimating maize nutrient uptake requirements. *Field Crops Research*, 118, 158-168.
- Shamah-Levy, T., Villalpando, S., Jáuregui, A., & Rivera, J. A. (2012). Overview of the nutritional status of selected micronutrients in Mexican children in 2006. *Salud Publica Mexicana*, 54, 146–15.
- Shewry, P. R., Pellny, T. K., & Lovegrove, A. (2016). Is modern wheat bad for health? *Nature Plants*, 2, 16097. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.97>
- SIACON. (2020). Sistema de Información Agroalimentaria de Consulta. Módulo Agrícola Estatal.
- SIAP. (2019). Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. <https://nube.siap.gob.mx/index.php/s/OjKcZZL8QClAK6U> (Consultado: marzo 2022)
- SIAP. (2020). Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. <https://nube.siap.gob.mx/index.php/s/OjKcZZL8QClAK6U> (Consultado: marzo 2022)
- Simón, M. R., & Golik, S. I. (2018). Cereales de verano. *Series: Libros de Cátedra*.
- Slavin, J. L., Jacobs, D. & Marquart, L. (2000). Grain processing and nutrition. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 40, 309–326.
- Stevens, G. A., Finucane, M. M., De-Regil, L. M., Paciorek, C. J., Flaxman, S. R., Branca, F., et al. (2013). Global, regional, and national trends in haemoglobin concentration and prevalence of total and severe anaemia in children and pregnant and non-pregnant women for 1995–2011: A systematic analysis of population-representative data. *The Lancet Global Health*, 1(1), 16–25.

- Storcksdieck, S., Bonsmann, G. & Hurrell, R. F. (2007). Iron-binding properties, amino acid composition, and structure of muscle tissue peptides from in vitro digestion of different meat sources. *Journal of Food Science*, 72, 19-29.
- Suri, D. J., & Tanumihardjo, S. A. (2016). Effects of different processing methods on the micronutrient and phytochemical contents of maize: from A to Z. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 15(5), 912-926.
- Suriyagoda, L., Sirisena, D., Kekulandara, D., Bandaranayake, P., Samarasinghe, G., & Wissuwa, M. (2020). Biomass and nutrient accumulation rates of rice cultivars differing in their growth duration when grown in fertile and low-fertile soils. *Journal of Plant Nutrition*, 43(2), 251-269.
- Torres, J., Domínguez, S., Cerda, M. F., Obal, G., Mederos, A., Irvine, R. F. et al. Kremer, C. (2005). Solution behaviour of myo-inositol hexakisphosphate in the presence of multivalent cations. Prediction of a neutral pentamagnesium species under cytosolic/nuclear conditions. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 99, 828-840.
- Vaintraub, I. A., & Lapteva, N. A. (1988). Colorimetric determination of phytate in unpurified extracts of seeds and the products of their processing. *Analytical Biochemistry*, 175, 227-230.
- Vance, C. P., Uhde-Stone, C. and Allan, D. L. (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a non-renewable resource. *New Phytologist*, 157, 423-447.
- Van de Wiel, C. C. M., Van der Linden, C. G. & Scholten, O. E. (2016). Improving phosphorus use efficiency in agriculture: Opportunities for breeding. *Euphytica*, 207, 1–22.
- Vaquero, M. P., García-Quismondo, Á., del Cañizo, F. J., & Sánchez-Muniz, F. J. (2017). Iron status biomarkers and cardiovascular risk. In *Recent Trends in Cardiovascular Risks*. BoD–Books on Demand. 97-117 pp.
- Vats, P., Bhattacharyya, M. S. & Banerjee, U. C. (2005). Use of phytases (myoinositolhexakisphosphate phosphohydrolyases) for combatting environmental pollution: A biological approach. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 35, 469-486.

- Veneklaas, E. J., Lambers, H., Bragg, J., Finnegan, P. M., Lovelock, C. E., Plaxton, W. C. et al. (2012). Opportunities for improving phosphorus -use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 195, 306–320.
- Vizcaíno-Ríos, E. (2015). Caracterización de las fracciones de fósforo inorgánico y ácido fítico de la semilla de maíz nativo de la Meseta P'urhépecha, Michoacán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. UMSNH. 75 pp.
- Wang, X., Shen, J. & Liao, H. (2010). Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops? *Plant Science*, 179, 302-306.
- Wang, L., Cutforth, H., Lal, R., Chai, Q., Zhao, C., Gan, Y., & Siddique, K. H. (2018). 'Decoupling' land productivity and greenhouse gas footprints: A review. *Land Degradation & Development*, 29(12), 4348-4361.
- Wang, C., & Ning, P. (2019). Post-silking phosphorus recycling and carbon partitioning in maize under low to high phosphorus inputs and their effects on grain yield. *Frontiers in plant science*, 784.
- Warkentin, T. D., Delgerjav, O., Arganosa, G., Rehman, A. U., Bett, K. E., Anbessa, Y. et al. (2012). Development and characterization of low-phytate pea. *Crop Science*, 52(1), 74-78.
- Wen, Z. H., Li, H. B., Shen, Q., Tang, X., Xiong, C., Li, H., et al. (2019). Tradeoffs among root morphology, exudation and mycorrhizal symbioses for phosphorus-acquisition strategies of 16 crop species. *New Phytologist*, 223 (2), 882–895.
- White, P. J., & Hammond, J. P. (2008). Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In: White P. J., Hammond J. P. eds. *The ecophysiology of plant–phosphorus interactions*, Vol. 7. Berlin: Springer, 135–189.
- WHO (World Health Organization). (1998). Vitamin and mineral requirements in human nutrition: report of a joint FAO/WHO expert consultation, Bangkok, Thailand (Vol. 270). pp. 21–30.
- WHO (World Health Organization). (2013). World Health Report: Research for Universal Health Coverage. World Health Organization: Geneva, Switzerland.
- WHO (World Health Organization). (2015). The Global Prevalence of Anaemia in 2011. World Health Organization: Geneva, Switzerland.

- WHO (World Health Organization). (2016). Vitamin and Mineral Nutrition Information System. World Health Organization (www.who.int).
- Wong, P. Y. Y. & Kitts, D. D. (2001). An iron binding assay to measure activity of known food sequestering agents: Studies with buttermilk solids. *Food Chemistry*, 72(2), 245-25.
- Yamaji, N., Takemoto, Y., Miyaji, T., Mitani-Ueno, N., Yoshida, K. T., & Ma, J. F. (2017). Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*, 541(7635), 92-95.
- Yamaji, N., Takemoto, Y., Miyaji, T., et al. (2017). Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*, 541, 92–95.
- Yan, X., Liao, H., Beebe, S. E., Blair, M. W. & Lynch, P. (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.
- York, J. D. (2006). Regulation of nuclear processes by inositol polyphosphates. *Molecular and Cell Biology of Lipids. Biochimica et Biophysica Acta*, 1761, 552-559.
- Zhang, W., Li, H., Zhang, J., Shen, J., Brown, H., & Wang, E. (2022). Contrasting patterns of accumulation, partitioning, and remobilization of biomass and phosphorus in a maize cultivar. *The Crop Journal*, 10(1), 254-261.
- Zhao, H., Frank, T., Tan, Y., Zhou, C., Jabnour, M., Arpat, A. B. et al. (2016). Disruption of OsSULTR3; 3 reduces phytate and phosphorus concentrations and alters the metabolite profile in rice grains. *New Phytologist*, 211. 926-939. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.13969> PMID: 27110682.
- Zhou, T., Du, Y., Ahmed, S., Liu, T., Ren, M., Liu, W., & Yang, W. (2016). Genotypic differences in phosphorus efficiency and the performance of physiological characteristics in response to low phosphorus stress of soybean in southwest of China. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1776.
- Zhu, J., & Lynch, J. P. (2004). The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Functional Plant Biology*, 31, 949-958.
- Zhu, C., Naqvi, S., Gómez-Galera, S., Pelacho, A. M., Capell, T., Christou, P. (2007). Transgenic strategies for the nutritional enhancement of plan. *Trends in Plant Science*, 12, 548-555.