



UNIVERSIDAD TÉCNICA DE AMBATO



FACULTAD DE CIENCIA E INGENIERÍA EN ALIMENTOS Y BIOTECNOLOGÍA

CARRERA DE BIOTECNOLOGÍA

Tema: Efecto de la aplicación de una comunidad microbiana de un suelo con historial de sequía en la arquitectura radicular del maíz (*Zea mays*) bajo estrés por sequía.

Informe Final del Trabajo de Titulación, Opción Proyecto de Investigación, previo a la obtención del Título de Ingeniero Biotecnólogo, otorgado por la Universidad Técnica de Ambato, a través de la Facultad de Ciencia e Ingeniería en Alimentos y Biotecnología.

Autor: Wellington Mauricio Sulqui Zumbana

Tutora: Mg. Manoella Alejandra Sánchez Garnica

Ambato – Ecuador

Enero – 2026

APROBACIÓN DEL TUTOR

Mg. Manoella Alejandra Sánchez Garnica

CERTIFICA:

Que el presente Informe Final del Trabajo de Titulación ha sido prolijamente revisado. Por lo tanto, autorizo la presentación de este Informe Final del Trabajo de Titulación, Opción Proyecto de Investigación, el mismo que responde a las normas establecidas en el Reglamento de Títulos y Grados de la Facultad de Ciencia e Ingeniería en Alimentos y Biotecnología

Ambato, 11 de diciembre de 2025

Mg. Manoella Alejandra Sánchez Garnica

0604079871

TUTOR

AUTORÍA DEL TRABAJO DE TITULACIÓN

Yo, Wellington Mauricio Sulqui Zumbana, manifiesto que los resultados obtenidos en el presente Informe Final del Trabajo de Titulación, Opción Proyecto de Investigación, previo a la obtención del título de Ingeniero Biotecnólogo son absolutamente originales, auténticos y personales; a excepción de las citas bibliográficas.



Wellington Mauricio Sulqui Zumbana

1850754605

AUTOR

DERECHOS DE AUTOR

Autorizamos a la Universidad Técnica de Ambato, para que haga de este Informe Final del Trabajo de Titulación o parte de él, un documento disponible para su lectura consulta y procesos de investigación, según las normas de la Institución.

Cedemos los Derechos en línea patrimoniales de mi Informe Final del Trabajo de Titulación, con fines de difusión pública, además apruebo la reproducción de este, dentro de las regulaciones de la Universidad, siempre y cuando esta reproducción no suponga una ganancia económica y se realice respetando mis derechos de autor.



Wellington Mauricio Sulqui Zumbana

1850754605

AUTOR

APROBACIÓN DEL TRIBUNAL DE GRADO

Los suscritos Profesores Calificadores, aprueban el presente Informe Final del Trabajo de Titulación, Opción Proyecto de Investigación, el mismo que ha sido elaborado de conformidad con las disposiciones emitidas por la Facultad de Ciencia e Ingeniería en Alimentos y Biotecnología de la Universidad Técnica de Ambato.

Para constancia firman:

Presidente del Tribunal

Mg. Daniel Alfonso Cabrera Valle

1802561595

Dra. Helena Maritza De La Torre Olvera

1309651998

Ambato, 06 de enero del 2026

DEDICATORIA

*"Pon en manos del **SEÑOR** todas tus obras, y tus proyectos se cumplirán." — **Proverbios 16:3***

*A **Dios**, mi guía constante, quien sostuvo mi espíritu en silencio y me dirigió hacia este logro con paciencia, propósito y amor. En Él encontré la fuerza para continuar y la claridad para reconocer que cada talento es un regalo que debe ser honrado.*

*A mi **familia**, núcleo de todo lo que soy. A mis **padres**, por su amor profundo y por enseñarme que los sueños se levantan con sacrificios reales, pero también con esas pequeñas esperanzas que siembran día tras día. A mis **hermanos y seres queridos**, gracias por cada palabra, cada gesto y cada mirada que me recordaron que no camino solo. Este logro les pertenece tanto como a mí.*

Hoy reconozco que la fe abre caminos, pero sustentarla con el trabajo, la convicción genuina y el enfoque en aquello que creemos correcto son esenciales para construir una vida que se sienta plena. Este resultado es parte de esa búsqueda: la de avanzar con propósito, honrar lo que soy y seguir creciendo para hacer sentir orgullosos a quienes más estimo.

Con gratitud sincera.

AGRADECIMIENTO

*A **Dios**, fuente de luz y de sentido, agradezco por acompañarme en cada decisión, en cada duda y en cada intento de seguir adelante. Su presencia silenciosa pero firme me sostuvo cuando el cansancio pesaba, y me recordó que mis talentos y mis pasos tienen propósito. A Él entrego mi gratitud más profunda, porque sin Su guía, este camino habría sido muy distinto.*

*A mi **familia**, pilar irremplazable de mi vida.*

*A mis padres, **María Luisa y Nicolas**, cuyo amor y esfuerzo han sido la raíz de cada logro que hoy cosecho. Gracias por enseñarme con el ejemplo que la fortaleza se muestra día a día, incluso cuando las circunstancias no son fáciles.*

*A mis hermanos, **Edy, Henry, Evelyn, Jefferson y Pamela** por ser compañeros de vida y testigos de cada una de mis etapas, por su apoyo sincero y por recordarme quién soy cuando más lo necesito.*

*A mis **tíos, tías, primos y primas** por su apoyo incondicional y siempre presente*

*A **Ulises, Sandy, Jenifer, Andy, Joel, Pancho, Genesis, Andrés, Dany, Julio, David**, quienes son amigos y compañeros gracias por su amistad y compañía el cual brindo un espacio seguro que me permitió continuar.*

*A mi tutora, **Mg. Alejandra Sánchez** por su guía paciente y rigurosa, por confiar en mis ideas y orientarme con claridad y respeto. Su dedicación hizo posible que este trabajo tomara forma con sentido y solidez.*

*A mis **profesores**, por compartir conocimiento y sembrar curiosidad; y a los ayudantes de laboratorio, cuya colaboración, tiempo y apoyo técnico fueron indispensables para avanzar con cada etapa del proyecto.*

*A la **institución universitaria**, a sus espacios, recursos y oportunidades, agradezco profundamente por ser el escenario donde crecí intelectualmente y humanamente.*

Cada persona mencionada, cada palabra, cada gesto y cada momento aportaron de manera única a este logro. Aunque la vida presente desafíos y contextos que pongan a prueba la fortaleza emocional y el propósito de uno, sé que mi esencia permanece. Evoluciona, sí, pero fiel a lo que soy y a lo que deseo ser: alguien que trabaja con convicción, que aprende de cada caída y que busca mejorar un poco más cada día.

Este logro no es un final: es un comienzo. Un recordatorio de que, con fe, trabajo consciente y el apoyo de quienes me rodean, puedo seguir construyendo un camino que honre mis raíces y mis sueños.

ÍNDICE GENERAL DE CONTENIDOS

APROBACIÓN DEL TUTOR.....	ii
AUTORÍA DEL TRABAJO DE TITULACIÓN	iii
DERECHOS DE AUTOR.....	iv
APROBACIÓN DEL TRIBUNAL DE GRADO	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTO	vii
ÍNDICE GENERAL DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xii
ÍNDICE DE ECUACIONES	xiii
ÍNDICE DE ANEXOS.....	xiv
RESUMEN EJECUTIVO	xv
ABSTRACT	xvi
CAPÍTULO I.- MARCO TEÓRICO	1
1.1 Antecedentes investigativos.....	1
1.1.1. El maíz (<i>Zea mays</i>)	2
1.1.1.1. Origen, importancia socioeconómica y valor nutricional.....	2
1.1.1.2. Fisiología y ciclo de desarrollo	3
1.1.1.3. Requerimientos hídricos y nutricionales.....	4
1.1.2. La sequía.....	4
1.1.2.1. Impacto agronómico a nivel de rendimiento y calidad	4
1.1.2.2. Impacto de la sequía en la fisiología y raíces del maíz	5
1.1.3. Sistema arquitectónico radicular	6
1.1.3.1. Definición y funciones de la arquitectura radicular	6
1.1.3.2. Componentes cuantificables del RSA.....	7
1.1.4. Microbioma radicular.....	9
1.1.4.1. Composición y diversidad del rizobioma.....	9

1.1.4.2.	Interacción planta-microbioma	10
1.1.5.	Modulación de la arquitectura radicular de la raíz por su microbioma.....	11
1.1.5.1.	Mecanismos de promoción del crecimiento de raíces	11
1.1.5.2.	El microbioma en la disponibilidad de nutrientes	12
1.1.6.	Modulación de la arquitectura radicular de la raíz por la sequia	13
1.1.6.1.	Cambios morfológicos y fisiológicos del RSA bajo estrés hídrico	13
1.1.6.2.	Interacción entre la sequía y los mecanismos de la planta	14
1.2.	Objetivos	15
1.2.1.	Objetivo general.....	15
1.2.2.	Objetivos específicos	15
CAPÍTULO II.- METODOLOGÍA.....		16
2.1.	Materiales	16
2.2.	Métodos	18
2.2.1.	Ensayo de la comunidad microbiana de un suelo con historial de sequía en plantas de maíz bajo estrés de sequía en condiciones controladas	18
2.2.1.1.	Obtención de la muestra de suelo con historial de sequía	18
2.2.1.2.	Preparación de sustratos de cultivo y material vegetal	18
2.2.1.3.	Inoculación y establecimiento de los tratamientos	18
2.2.1.4.	Condiciones y monitoreo del crecimiento	19
2.2.1.5.	Inducción a la sequía y cálculo de la humedad del suelo	19
2.2.1.6.	Contenido de agua en la planta.....	20
2.2.2.	Determinación de parámetros de la arquitectura radicular en las plantas de maíz ensayadas bajo estrés de sequía inoculadas con suelo con historial de sequía	21
2.2.2.1.	Construcción del sistema rizotrófon	21
2.2.2.2.	Evaluación de los rasgos de crecimiento de la raíz.....	21
2.2.2.3	Evaluación de rasgos arquitectónicos de la raíz	22
2.2.2.4	Evaluación de rasgos anatómicos de la raíz.....	23
CAPÍTULO III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN		25
3.1.	Vigor temprano y desarrollo fenológico.....	25
3.3.	Arquitectura radicular	31

3.4. Estrategia de asignación de recursos.....	34
3.5. Adaptación de la anatomía radicular.	37
IV. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	41
4.1 CONCLUSIONES.....	41
4.2 RECOMENDACIONES.....	41
V. MATERIALES DE REFERENCIA.....	42
Referencias bibliográficas	42
ANEXOS.....	48

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 <i>Materiales de laboratorio</i>	16
Tabla 2 <i>Porcentaje de germinación y tiempo de emergencia por tratamiento.</i>	25

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 <i>Desarrollo de la plántula de maíz desde la germinación hasta la V2.</i>	3
Figura 2 <i>Arquitectura del sistema radicular del maíz (Z. mays): Componentes morfológicos.</i>	6
Figura 3 <i>Anatomía del corte transversal de la raíz primaria del maíz (Zea mays)</i>	9
Figura 4 <i>Mecanismo dual de las rizobacterias promotoras del crecimiento: Promoción de la arquitectura radicular por auxina y mitigación del estrés por ACC desaminasa.</i>	12
Figura 5 <i>Esquema de la señalización a larga distancia del déficit hídrico: Ruta ABA-CLE25 y regulación estomática.</i>	14
Figura 6 <i>Diseño experimental factorial.</i>	19
Figura 7 <i>Cronología del experimento.</i>	21
Figura 8 <i>Fenotipo vascular del maíz secciones transversales raíz y mesocótilo.</i>	23
Figura 9 <i>Cuantificación de los parámetros de la arquitectura y anatomía radicular.</i>	24
Figura 10 <i>Germinación y desarrollo temprano.</i>	25
Figura 11 <i>Efecto de la inoculación con la comunidad microbiana nativa sobre el vigor temprano.</i> ..	26
Figura 12 <i>Curva de descenso del contenido de agua en el sustrato</i>	28
Figura 13 <i>Relación entre la disponibilidad de agua en el suelo y el estado hídrico de la planta estrés hídrico.</i>	29
Figura 14 <i>Estructura radicular completa.</i>	31
Figura 15 <i>Comparación raíz principal.</i>	32
Figura 16 <i>Análisis multidimensional de la arquitectura radicular.</i>	32
Figura 17 <i>Estructura completa de la planta.</i>	34
Figura 18 <i>Acumulación de biomasa seca en el vástago y la raíz.</i>	35
Figura 19 <i>Alometría de la biomasa bajo estrés.</i>	36
Figura 20 <i>Micrografías de las secciones de la raíz y el mesocótilo.</i>	38
Figura 21 <i>Modificación de la arquitectura hidráulica vascular.</i>	39

ÍNDICE DE ECUACIONES

Ecuación 1: <i>Contenido de humedad suelo</i>	20
Ecuación 2: <i>Contenido de humedad en planta</i>	20

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1 <i>Proceso de preparación del inóculo microbiano y cultivo</i>	48
Anexo 2 <i>Fotografía del montaje experimental en el sistema rizotróf.</i>	48
Anexo 3 <i>Aspecto visual de las plantas previo a la inducción del estrés hídrico (Estado V5).</i>	49
Anexo 4 <i>Método gravimétrico del cálculo de la cantidad de agua en la planta y el sustrato.</i>	49
Anexo 5 <i>Contraste fenotípico al final del periodo de sequía (Día 21) y sistema rizotron.</i>	50
Anexo 6 <i>Tabla de datos crudos de Arquitectura Radicular (RSA).</i>	51
Anexo 7 <i>Tabla de datos crudos morfométricos y de biomasa.</i>	52
Anexo 8 <i>Tabla de datos crudos del % contenido de agua en planta.</i>	52
Anexo 9 <i>Tabla de datos crudos del % contenido de humedad en sustrato.</i>	53
Anexo 10 <i>Tabla de datos crudos de anatomía radicular del mesocótilo.</i>	54
Anexo 11 <i>Tabla de datos crudos de anatomía radicular de la raíz.</i>	54
Anexo 12 <i>Análisis de Varianza (ANOVA) para la altura de la planta al finalizar el experimento (Semana 6).</i>	55
Anexo 13 <i>Análisis de Varianza (ANOVA) para el Contenido de Humedad del Suelo en la etapa media de estrés.</i>	55
Anexo 14 <i>Análisis de Varianza (ANOVA) para el Contenido de Agua (CA) al finalizar el periodo de estrés (Día 21).</i>	56
Anexo 15 <i>Análisis de Varianza (ANOVA) para la Relación Raíz/Brote (R/S)</i>	56
Anexo 16 <i>Tablas de Análisis de Varianza para la Arquitectura Radicular y Anatomía Vascular</i>	56
Anexo 17 <i>Resumen de la Prueba Post-Hoc (Tukey HSD, $\alpha=0.05$).</i>	57
Anexo 18 <i>Captura de pantalla de la interfaz de configuración en RhizoVision Explorer.</i>	58
Anexo 19 <i>Captura de pantalla de la interfaz de configuración en Imaje J.</i>	59

RESUMEN EJECUTIVO

La sequía representa la principal amenaza abiótica para la seguridad alimentaria global, impactando drásticamente la productividad del maíz (*Zea mays*). Frente a este desafío, el uso de microorganismos benéficos asociados a la rizosfera emerge como una estrategia biotecnológica clave. El presente proyecto de investigación se propuso como objetivo analizar el efecto de la aplicación de una comunidad microbiana nativa de un suelo con historial de sequía en la arquitectura del sistema radicular (RSA) del maíz bajo estrés hídrico. La metodología se implementó bajo condiciones controladas de invernadero, con un diseño experimental que involucró el ensayo de tratamientos inoculados con la comunidad microbiana nativa en comparación con controles estériles, todos sometidos a la suspensión de riego al alcanzar el estado fenológico V5. El estudio se centró en determinar los parámetros de la arquitectura radicular mediante análisis de imágenes (RhizoVision Explorer e ImageJ) para cuantificar la plasticidad morfológica y anatómica. Los resultados demostraron que la inoculación mitigó el estrés hídrico al actuar como un bioestimulante al incrementar el vigor temprano de la planta. Bajo sequía, las plantas inoculadas mantuvieron una estrategia de evitación, sosteniendo la homeostasis hídrica foliar. Esta tolerancia fue sustentada por una plasticidad fenotípica que aumentó la profundidad de enraizamiento y en la longitud total de las raíces laterales. Crucialmente, se indujo una adaptación hidráulica que se manifestó en la expansión de los vasos del metaxilema, asegurando la conductividad axial y permitiendo un equilibrio óptimo en la relación Raíz vs Brote. Se concluye que la comunidad microbiana confiere una plasticidad integral benéfica a las plantas bajo déficit hídrico.

Palabras clave: *Zea mays*, arquitectura radicular, microbioma nativo, estrés hídrico, plasticidad fenotípica, metaxilema.

ABSTRACT

Drought represents the main abiotic threat to global food security, drastically impacting maize (*Zea mays*) productivity. Faced with this challenge, the use of beneficial microorganisms associated with the rhizosphere emerges as a key biotechnological strategy. The objective of this research project was to analyze the effect of applying a microbial community native to soil with a history of drought on the root system architecture (RSA) of maize under water stress. The methodology was implemented under controlled greenhouse conditions, with an experimental design that involved testing treatments inoculated with the native microbial community compared to sterile controls, all subjected to irrigation suspension upon reaching the V5 phenological stage. The study focused on determining root architecture parameters through image analysis (RhizoVision Explorer and ImageJ) to quantify morphological and anatomical plasticity. The results showed that inoculation mitigated water stress by acting as a biostimulant by increasing early plant vigor. Under drought conditions, inoculated plants maintained an avoidance strategy, sustaining leaf water homeostasis. This tolerance was supported by phenotypic plasticity that increased rooting depth and total lateral root length. Crucially, a hydraulic adaptation was induced, manifested in the expansion of the metaxylem vessels, ensuring axial conductivity and allowing an optimal balance in the root vs. shoot ratio. It is concluded that the microbial community confers beneficial integral plasticity to plants under water deficit.

Keywords: *Zea mays*, root architecture, native microbiome, water stress, phenotypic plasticity, metaxylem.

CAPÍTULO I.- MARCO TEÓRICO

1.1 Antecedentes investigativos

La sequía en la actualidad representa aproximadamente el 20% de las pérdidas de rendimiento de los cultivos a nivel global, lo que desencadena graves problemas alimenticios y socioeconómicos (FAO, 2023). En los últimos años, las sequías se han vuelto más frecuentes y severas, y se prevé que su intensidad y duración sigan aumentando, principalmente debido a las alteraciones en los patrones de precipitación (Sári et al., 2024). Por ende, esto perjudica gravemente a los cultivos debido a que dificulta la absorción de agua, lo que reduce la fotosíntesis y frena su crecimiento, además que favorece la erosión y disminuye la fertilidad del suelo (Abou Jaoudé et al., 2025). En consecuencia, la productividad de los cultivos decrece, bajan las exportaciones, los ingresos económicos se ven afectados negativamente, generando dependencia de las importaciones y aumento de los precios en el mercado (Ortega, 2023). La gravedad de este problema en el sector agrícola no solo refleja un escenario alarmante, sino que también subraya la urgente necesidad de implementar soluciones efectivas.

El maíz (*Zea mays*) es un cultivo esencial en la seguridad alimentaria cuya productividad se ve seriamente afectada por el estrés hídrico (Kim & Lee, 2023). Su desarrollo radicular, crucial para la absorción de agua y nutrientes, se compromete bajo sequía, lo que lo convierte en un modelo esencial para investigar estrategias de mejora de la tolerancia y la arquitectura de sus raíces ante este estrés abiótico (Armanhi et al., 2021). Frente a esto, se ha demostrado que el uso de microorganismos nativos presentes en suelos que ya han estado sometidas previamente a estrés hídrico logra desempeñar un papel crucial en la promoción del crecimiento vegetal, aumento de la biodiversidad microbiana y en la inducción de tolerancia a condiciones de estrés abiótico (Luo et al., 2025). No obstante, su efectividad depende de la compatibilidad funcional entre los microorganismos y la planta hospedera, así como de las condiciones ambientales (Guardiola et al., 2021). Estos antecedentes permiten sustentar el enfoque metodológico del presente estudio y justifican la necesidad de profundizar el efecto de las comunidades biológicas sobre la arquitectura radicular del maíz bajo condiciones de sequía.

Considerando los anteriores antecedentes, el presente proyecto de investigación se centra en que la utilización una comunidad microbiana en el maíz (*Zea mays*) inducirá modificaciones beneficiosas en la arquitectura radicular temprana, optimizando la captación de agua y, por consiguiente, su tolerancia al estrés por déficit hídrico.

1.1.1. El maíz (*Zea mays*)

1.1.1.1. Origen, importancia socioeconómica y valor nutricional

El maíz (*Zea mays*) es una planta monocotiledónea de la familia Poaceae y se clasifica como uno de los cereales más importantes y extendidos del planeta. Su origen se sitúa en Mesoamérica, habiendo evolucionado a partir de su ancestro silvestre, el teocintle (*Zea mays* ssp. *mexicana*) (Barandiarán, 2020). Actualmente, el maíz se cultiva en alrededor de 165 países, con una producción aproximada de 1228,91 millones de toneladas métricas en el 2024/25, junto con el arroz y el trigo, constituye la base de la alimentación mundial (USDA, 2025). Desde una perspectiva económica global, su versatilidad es inigualable, siendo el grano más adaptable para uso industrial, dando origen a más de 3,000 productos derivados (Ortega, 2014). No obstante, su importancia económica primaria reside en su uso como insumo principal para la alimentación animal, especialmente en la industria avícola y porcina, donde el maíz duro puede constituir aproximadamente el 60% de la formulación de estos alimentos (Basantes et al., 2022).

En el contexto ecuatoriano, el maíz es un pilar esencial de la economía agraria y la seguridad alimentaria, con la actividad agrícola aportando 7.57% del Producto Interno Bruto (PIB) nacional (Ipiales & Cuichán, 2024). La producción se destina mayoritariamente a la industria de balanceados (maíz amarillo duro), mientras que las variedades harinosas (maíz suave o choclo) se cultivan en zonas como la sierra andina para el consumo humano directo. Nutricionalmente, el maíz es una fuente primordial de carbohidratos, ya que el almidón constituye hasta el 72-73% del peso total del grano (Ortega, 2014), y el consumo per cápita anual en Ecuador es significativo, promediando alrededor de 14.5 kg por habitante (Basantes et al., 2022).

Es rico en fibra, caroteno y vitaminas, incluyendo la vitamina E y la provitamina A, predominantes en el maíz amarillo (Ortega, 2014). Pese a que el grano contiene proteínas (8% en el endospermo), la calidad proteica es limitada debido a su deficiencia en aminoácidos esenciales, en particular lisina y triptófano; metabólicamente, el grano acumula compuestos como myo-inositol, maltosa, ribosa, almidón, ácido cítrico y fumarato, mientras que metabolitos como el glicerato, la serina, la prolina y la sacarosa se ven disminuidos en ciertas condiciones (Kopecká et al., 2023)

1.1.1.2. Fisiología y ciclo de desarrollo

Figura 1

Desarrollo de la plántula de maíz desde la germinación hasta la V2.



Nota: Ilustración extraída de **Endicott et al., (2015)**

El desarrollo del maíz (*Zea mays*) se clasifica en dos grandes estados fenológicos: vegetativo (V) y reproductivo (R). La fase vegetativa comienza con la emergencia de la plántula (VE), progresando a través de los estadios numerados (V1, V2, V3...) con la aparición de cada hoja verdadera (**Barandiarán, 2020; Wang et al., 2020**). Durante la etapa V3, la formación de hojas y mazorcas está en curso, con el punto de crecimiento aún bajo tierra (**Ortega, 2014**). Un hito crucial es el estado V6, momento en el cual el meristemo de la panoja emerge sobre la superficie del suelo, iniciando la fase de crecimiento rápido del tallo y aumentando drásticamente la demanda de nutrientes, especialmente nitrógeno (**Ministerio de Agricultura y Ganadería, 2024**). La culminación de la fase vegetativa es el estado VT (antesis), cuando la panoja (inflorescencia masculina) emerge completamente y comienza la liberación de polen (**Barandiarán, 2020**).

Fisiológicamente, el maíz posee metabolismo C4, una adaptación que le confiere una mayor eficiencia en la conversión de energía solar, el uso de agua y la asimilación de nitrógeno (**Bogati & Walczak, 2022**). Esta eficiencia fotosintética se traduce en un alto potencial productivo (**Kim & Lee, 2023**). El agua constituye un componente fundamental, representando aproximadamente el 85% de su estructura celular, y sirve como medio esencial para el transporte de nutrientes desde las raíces y la distribución de fotosintatos a lo largo de la planta (**Kumari et al., 2022; Wu et al., 2022**).

1.1.1.3. Requerimientos hídricos y nutricionales

El maíz (*Z. mays*) es un cultivo con requerimientos hídricos clasificados de medio a alto, caracterizado por su metabolismo C4, que, aunque eficiente en la producción de materia seca, implica una alta tasa de transpiración (Lynch, 2018). La cantidad total de agua necesaria para una cosecha se estima entre 7,000 m³ y 8,000 m³ por hectárea bajo sistemas de riego convencionales (Barandiarán, 2020). Fisiológicamente, el período más crítico y de máxima demanda hídrica se extiende desde aproximadamente dos semanas antes de la floración (VT) hasta dos semanas después de la fertilización (estado lechoso, R3). La falta de agua durante este lapso puede resultar en una drástica reducción de la producción de grano, pudiendo alcanzar pérdidas de hasta el 50% del rendimiento potencial (Noein & Soleymani, 2022).

El maíz, al ser un cultivo de alto rendimiento, presenta también altos requerimientos nutricionales. Los macronutrientes primarios son fundamentales: el nitrógeno (N) es el elemento más importante, ya que impulsa el crecimiento celular, es esencial para la fotosíntesis (al ser parte de la clorofila) y su demanda es máxima en la fase de crecimiento rápido (V6). El fósforo (P) es vital en las fases iniciales, pues interviene en el transporte de energía y la división celular, y es conocido por mejorar la arquitectura radicular y la proliferación de raíces ante baja humedad. Por su parte, el potasio (K), requerido en grandes cantidades, es crucial para la regulación estomática, la turgencia celular y la resistencia al estrés (Barandiarán, 2020; Begna, 2020; Kumari et al., 2022).

1.1.2. La sequía

1.1.2.1. Impacto agronómico a nivel de rendimiento y calidad

La sequía agronómica se define específicamente como el periodo de condiciones anormalmente secas durante el tiempo suficiente que provoca un desequilibrio hidrológico grave, manifestándose como una escasez de precipitación durante el periodo de crecimiento que resulta en un déficit de humedad del suelo, afectando directamente la producción de los cultivos (IPCC, 2019). A nivel global, la sequía es considerada la principal amenaza para la producción y el rendimiento de los cultivos, representando en la actualidad casi el 20% de las pérdidas de rendimiento a escala global (FAO, 2023). La gravedad de este peligro abiótico es desproporcionadamente alta en comparación con otros desastres, ya que más del 65% de las pérdidas causadas por sequías se experimentan en el sector agrícola (FAO, 2024).

El informe de **FAO, (2023)** estima las pérdidas económicas agregadas en cultivos y ganadería debido a desastres durante tres décadas (1991–2021) ascendieron a una cifra estimada de USD 3,8 billones. En el cultivo de maíz (*Z. mays*), cuya productividad se ve seriamente afectada por el estrés hídrico, las pérdidas de rendimiento pueden alcanzar aproximadamente el 15% a nivel global, llegando incluso al 39% en experimentos donde el suministro de agua se redujo en un 40% (**Kopecká et al., 2023**). Además de la reducción en la cantidad de la cosecha, el estrés hídrico afecta negativamente la calidad de los productos agrícolas, comprometiendo la composición de las semillas y el peso del grano (**Barandiarán, 2020; Kim & Lee, 2023**). Estas reducciones en la productividad y la calidad, agravadas por el incremento en la frecuencia de eventos extremos, generan problemas socioeconómicos graves como la disminución de las exportaciones, la afectación negativa de los ingresos económicos y el aumento de la dependencia de importaciones (**Ortega, 2023; Rahman et al., 2025**).

1.1.2.2. Impacto de la sequía en la fisiología y raíces del maíz

El déficit hídrico constituye el factor más limitante en el rendimiento del maíz, y su impacto se vuelve catastrófico si ocurre durante las etapas reproductivas como la floración y la polinización, las plantas activan un sistema de comunicación sistémico donde la regulación de la transpiración es el mecanismo principal para reducir la pérdida de agua (**Begna, 2020; Kapoor et al., 2020**). La señalización clave es mediada por la fitohormona ácido abscísico (ABA), producida en las raíces, que viaja a las hojas para inducir el cierre estomático (**Abou Jaoudé et al., 2025; Kopecká et al., 2023; Yim et al., 2025**). Si bien el cierre estomático protege contra la pérdida de turgencia celular, también restringe la concentración de CO₂ en la hoja, lo que inhibe la productividad fotosintética y promueve la generación de Especies Reactivas de Oxígeno (ROS) (**Armanhi et al., 2021; Bogati & Walczak, 2022**).

La disminución del flujo de agua no solo limita la absorción de nutrientes, sino que también provoca una pérdida de turgencia, resultando en restricciones generales del crecimiento, reducción del área foliar y, en última instancia, baja producción. (**Kopecká et al., 2023**) La interconexión entre la sequía y la nutrición es crítica, ya que el agua sirve como vehículo de transporte de nutrientes (**Oyebamiji et al., 2024**). La escasez hídrica no solo afecta la absorción directa, sino que también reduce la disponibilidad y el movimiento de elementos esenciales en la solución del suelo (**Kapoor et al., 2020**). Esto se agrava con el P y el K, que poseen escasa movilidad en el suelo, limitando su adquisición por la planta bajo déficit hídrico, lo que intensifica el estrés y restringe la productividad fotosintética (**Kumari et al., 2022; Lynch, 2018**).

A medida que el estrés hídrico progresa, la señalización de la sequía es detectada primariamente por las raíces, lo que provoca una reorganización arquitectónica vital para la supervivencia (**Gupta et al.,**

2020). Aunque el sistema radicular tiene la función clave de anclaje, absorción de agua y acumulación de nutrientes, la escasez de agua desencadena una plasticidad fenotípica que se traduce en modificaciones específicas de la arquitectura radicular (RSA)(**Dias et al., 2023; Maurel & Nacry, 2020**). En el maíz (*Z. mays*), el déficit hídrico reduce la producción de raíces nodales (o coronarias) a través de vías de desarrollo coordinadas además de la inhibición en la formación de raíces laterales y el menor crecimiento axial de las raíces primarias para prevenir la sobreexplotación de la capa superficial del suelo, donde el agua está más limitada (**Lynch, 2018**).

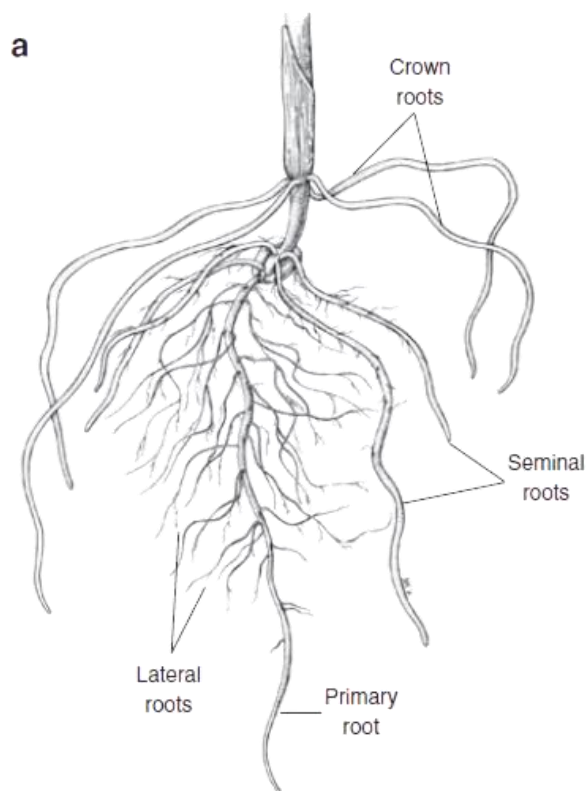
1.1.3. Sistema arquitectónico radicular

1.1.3.1. Definición y funciones de la arquitectura radicular

El Sistema Arquitectónico Radicular (RSA), se define como la configuración espacial y temporal del sistema de raíces de una planta. El RSA trasciende la mera masa radicular, abarcando la forma, el patrón de ramificación, la profundidad y la orientación, e incluye componentes clave en el maíz como las raíces seminales y adventicias (**Gifford et al., 2024**).

Figura 2

Arquitectura del sistema radicular del maíz (Z. mays): Componentes morfológicos.



Nota: Ilustración extraída de **Hochholdinger, (2009)**.

Las raíces desempeñan tareas cruciales como el anclaje físico de la planta, la absorción eficiente de agua y nutrientes, y la mediación de la interacción con el suelo y la rizosfera (**Dias et al., 2023**). El RSA es un rasgo altamente plástico. Su estructura es una adaptación flexible a las señales ambientales y a las interacciones con la rizosfera permitiendo ajustes dinámicos para maximizar la absorción de agua en capas más profundas o aumentar la densidad radicular en zonas con mayor humedad.

1.1.3.2. Componentes cuantificables del RSA

Los rasgos de la RSA se pueden dividir en categorías para una evaluación precisa, lo que permite cuantificar los cambios inducidos por factores externos, como la aplicación de una comunidad microbiana.

1.1.3.2.1. Rasgos de crecimiento

Estos rasgos proporcionan una medida global de la acumulación de biomasa, reflejando la asignación de recursos.

Biomasa seca de raíz y brote: Se cuantifica mediante la desecación de las diferentes fracciones de la planta y su posterior pesaje. La biomasa seca de la raíz y la biomasa seca de la hoja son indicadores directos del crecimiento y la acumulación de materia seca en condiciones de estrés.

Relación raíz/brote (R/S): Se calcula como el cociente entre la biomasa seca de la raíz y la biomasa seca de la parte aérea. Esta relación es un indicador importante de la estrategia de asignación de recursos de la planta en respuesta al estrés, donde un aumento en la proporción de biomasa radicular a menudo sugiere una adaptación a la escasez de agua.

(**Abou Jaoudé et al., 2025; Hazman & Brown, 2018; Hostetler et al., 2024**)

1.1.3.2.2. Rasgos arquitectónicos

Estos rasgos describen la forma general y la distribución de las raíces, directamente relacionados con la capacidad de exploración del suelo.

Número de raíces nodales: Se refiere a la cantidad de raíces que emergen de los nudos basales del tallo. En el maíz, el número de raíces de la corona (crown roots) es un parámetro clave. Su función es crucial para el anclaje y la absorción de recursos desde las capas superficiales del suelo.

Profundidad máxima de la raíz: Es la distancia desde la base del tallo hasta la punta de la raíz más profunda. Una mayor profundidad de enraizamiento permite a la planta acceder a fuentes de agua y nutrientes en horizontes más profundos del suelo, lo cual es ventajoso bajo estrés hídrico.

Longitud de raíces laterales: Mide la extensión de las raíces secundarias que se ramifican de las raíces principales. Las raíces laterales son vitales para la exploración horizontal del suelo y la absorción de nutrientes y agua. La elongación de las raíces laterales, por ejemplo, se ve favorecida en condiciones de bajo nitrógeno. La longitud de las raíces de soporte y de las raíces de la corona también son evaluadas.

Densidad de ramificación: Se calcula como el número de raíces laterales por unidad de longitud de raíz principal, tanto en zonas basales, apicales o en toda la extensión de la raíz. Una mayor densidad de ramificación aumenta la superficie de contacto con el suelo, mejorando la captación de recursos; sin embargo, una baja densidad de ramificación de las raíces laterales puede mejorar el crecimiento del maíz bajo condiciones de bajo nitrógeno y sequía, mientras que una alta densidad mejora la adquisición de fósforo.

(Chimungu, 2015; Dias et al., 2023; Sanchez et al., 2024)

1.1.3.2.3. Rasgos anatómicos

Estos rasgos se refieren a la estructura interna de las raíces y su impacto en la función y resistencia.

Diámetro de la raíz: La medición del diámetro de las raíces es un indicador de su robustez y su capacidad para penetrar suelos duros. Las raíces de mayor diámetro pueden resistir mejor el pandeo, facilitando la penetración en suelos compactados, mientras que las delgadas son más eficientes en suelos bien estructurados con poros grandes. El diámetro de la raíz se correlaciona con la capacidad de penetración.

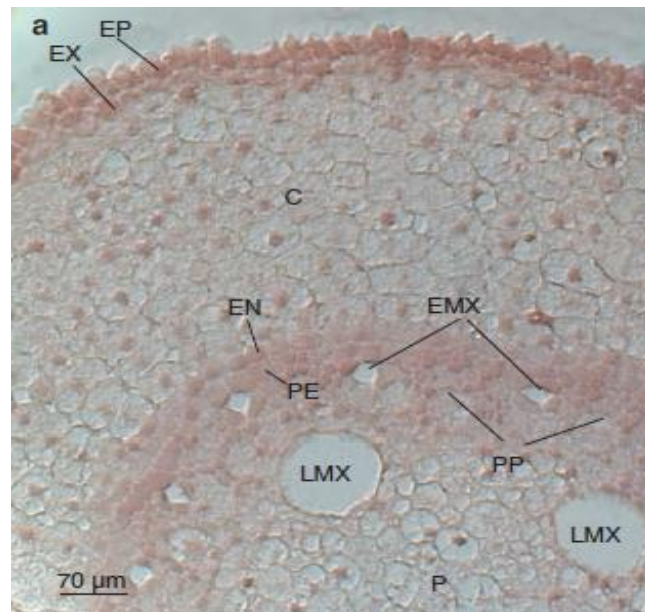
Área de la estela: La estela es el cilindro vascular central de la raíz. Su área en segmentos basales y apicales es un predictor clave de la resistencia a la tracción de la raíz y es fundamental para el transporte eficiente de agua y nutrientes a la parte aérea de la planta. El diámetro de la estela también es un rasgo medible y un predictor de resistencia.

Número de vasos del metaxilema: La evaluación del número de vasos del metaxilema en segmentos basales y apicales, así como el área de los vasos metaxilémicos medios apicales. Estos vasos son los principales canales de transporte de agua a larga distancia en el xilema, por lo que su número y tamaño influyen directamente en la eficiencia del transporte hídrico de la raíz al tallo.

(Galindo et al., 2019; Hochholdinger, 2009)

Figura 3

Anatomía del corte transversal de la raíz primaria del maíz (Zea mays)



Nota: La organización radial se compone del cilindro central (estela) con elementos del metaxilema y floema, rodeado por la endodermis, la corteza con múltiples capas y las capas exteriores de exodermis y epidermis. (Hochholdinger, 2009).

1.1.4. Microbioma radicular

1.1.4.1. Composición y diversidad del rizobioma

El microbioma se define como el conjunto de comunidades de microorganismos (incluyendo bacterias, hongos, virus y arqueas) que se asocian a un organismo hospedero, como las plantas, en una relación que se describe frecuentemente como simbiótica mutualista (Pascale et al., 2020). Esta comunidad microbiana reside en la rizosfera, la delgada y dinámica zona del suelo influenciada por las raíces, y coloniza la superficie radicular (rizoplasma) y el interior de los tejidos (endosfera) (Barón, 2021). La rizosfera es uno de los ecosistemas más ricos y diversos de la Tierra, y la alta concentración de vida microbiana en esta región se debe a la liberación de exudados ricos en carbono provenientes de la fotosíntesis de la planta, lo que constituye una fuente de alimento vital para los microbios atraídos, este complejo entramado microbiano representa un vasto reservorio de diversidad genética que resulta crucial para la salud y la aptitud del hospedero vegetal (Abou Jaoudé et al., 2025).

A nivel taxonómico, el análisis de las comunidades microbianas asociadas a las raíces ha revelado que, en muchas especies de plantas, incluyendo cebada y arroz, los filos bacterianos dominantes suelen ser

Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes y Firmicutes (**Pascale et al., 2020**). No obstante, la composición es específica del hospedero; por ejemplo, estudios en maíces andinos ecuatorianos han mostrado una abundancia elevada de Proteobacteria en el microbioma radicular, con una notable disminución en la diversidad de la raíz en comparación con el suelo circundante (**Sanchez et al., 2024**). En cuanto a los hongos, los filos Ascomycota y Basidiomycota suelen dominar el microbioma radicular de diversas plantas (**Gu et al., 2024; Yan et al., 2022**).

1.1.4.2. Interacción planta-microbioma

La relación entre la planta y su microbioma radicular se establece y se mantiene a través de un diálogo químico continuo (**Armanhi et al., 2021**). Este diálogo comienza cuando la planta, a través de sus raíces, libera una compleja mezcla de exudados radiculares (rizodepósitos), los cuales actúan tanto como señales químicas de reclutamiento como la principal fuente de carbono y nutrientes para las comunidades microbianas (**Wang et al., 2020**). Estos exudados son productos ricos en carbono provenientes de la actividad fotosintética de la planta y son altamente diversos, incluyendo azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos y metabolitos secundarios (**Pascale et al., 2020**). La composición específica de estos exudados determina en gran medida la selección general de los microorganismos asociados a la raíz, lo que subraya el papel fundamental de la planta en la estructuración de estas comunidades (**Bogati & Walczak, 2022**).

En respuesta a estas señales y a la provisión de energía, los microorganismos asociados a la rizosfera establecen una relación simbiótica mutualista, un intercambio de recursos y funciones que proporciona beneficios recíprocos a ambas partes (**Baròn, 2021**). A cambio de los exudados de carbono, las comunidades microbianas cumplen funciones esenciales para la planta, incluyendo la mejora en la absorción de nutrientes, facilitando el suministro de elementos que son escasos en el suelo como el nitrógeno (a través de la fijación atmosférica) y el fósforo (mediante la solubilización de compuestos recalcitrantes) (**Pascale et al., 2020**). Además, los microbios son promotores del crecimiento vegetal al modular el equilibrio hormonal de la planta, produciendo y secretando fitohormonas como el ácido indol-3-acético (IAA) o moléculas auxínicas, y otros reguladores como citoquininas y giberelinas (**Abou Jaoudé et al., 2025**). Finalmente, el microbioma refuerza la aptitud de la planta al protegerla contra patógenos, ya sea a través de la competencia por recursos o mediante la producción de antibióticos y la inducción de resistencia sistémica (**Abou Jaoudé et al., 2025; Pascale et al., 2020**).

Esta interacción es intrínsecamente un proceso bidireccional y dinámico, donde la planta no solo es receptora de beneficios, sino un modulador activo del ensamblaje microbiano en función de su genotipo y las condiciones ambientales (**Armanhi et al., 2021**). La capacidad de la planta para alterar el perfil metabolómico de sus raíces ante desafíos específicos le permite adaptar la composición de su

microbioma para enfrentar estreses abióticos (**Bogati & Walczak, 2022**). Por ejemplo, en condiciones de estrés por sequía, el cambio en la química de los exudados radiculares puede significativamente modificar el microbioma, reclutando microbios que confieren tolerancia y ayudan a mantener la homeostasis, un rasgo adaptativo favorecido por la coevolución (**Chaudhry et al., 2021**). Este enfoque dinámico permite aprovechar comunidades microbianas nativas, como aquellas de suelos con historial de sequía, para conferir resiliencia y tolerancia al estrés hídrico.

1.1.5. Modulación de la arquitectura radicular de la raíz por su microbioma

1.1.5.1. Mecanismos de promoción del crecimiento de raíces

Los microorganismos promotores del crecimiento vegetal (PGPM), que incluyen rizobacterias (PGPR) y hongos (PGPF), son agentes claves reconocidos por su capacidad para influir y mejorar el sistema radicular (RSA), lo cual es crucial para la salud y aptitud de la planta (**Dias et al., 2023**). El mecanismo fundamental por el que los PGPM modulan el RSA es a través de la síntesis y secreción de fitohormonas (**Armanhi et al., 2021**). Dentro de este grupo, las auxinas, siendo el ácido indol-3-acético (AIA) el compuesto más abundante, son moléculas centrales en la regulación del desarrollo radicular, especialmente en la coordinación del crecimiento (**Kopecká et al., 2023**). La auxina microbiana estimula directamente la elongación de la raíz principal y la formación de raíces laterales, aumentando la superficie radicular y, consecuentemente, mejorando la captación de agua y nutrientes (**Abou Jaoudé et al., 2025**). Géneros diazotróficos como *Azospirillum* y *Herbaspirillum* son ejemplos extensivamente estudiados de bacterias que producen AIA e influyen en las respuestas fenotípicas y transcripcionales del hospedero, si bien la magnitud de esta promoción del crecimiento radicular es sensible a la concentración hormonal, requiriendo niveles bajos para un estímulo positivo eficaz (**Dias et al., 2023**).

Más allá de la producción hormonal directa, los PGPM poseen mecanismos vitales para regular las hormonas de estrés que podrían inhibir el crecimiento radicular, particularmente en condiciones abióticas como la sequía. El etileno (ET) es una fitohormona cuyos niveles se elevan bajo estrés, pudiendo alcanzar concentraciones que inhiben la elongación y ramificación de las raíces (**Kopecká et al., 2023**). Ciertos microorganismos beneficiosos mitigan esta fitotoxicidad mediante la producción de la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa, esta enzima clave actúa catalizando la escisión de ACC, que es el precursor biosintético directo del ET en las plantas (**Pascale et al., 2020**). Al reducir activamente la concentración de ACC en la rizosfera, los microbios disminuyen los niveles de ET endógeno, lo cual alivia el freno impuesto al crecimiento celular y radicular inducido por el estrés. Esta estrategia enzimática permite que la planta continúe dirigiendo recursos hacia el desarrollo

(Abou Jaoudé et al., 2025). Géneros como *Trichoderma* y ciertas bacterias tienen la capacidad de solubilizar el fosfato y el potasio, este proceso a menudo se logra mediante la liberación de ácidos orgánicos que ayudan a disolver minerales insolubles en el suelo, lo que se traduce en un aumento de la absorción de minerales por las raíces (Oyebamiji et al., 2024; Pascale et al., 2020). Al mejorar la nutrición de la planta, el microbioma proporciona los "ladrillos" necesarios para construir una Arquitectura del Sistema Radicular (RSA) más robusta (Yan et al., 2022). De hecho, la optimización del P disponible ha sido asociada con cambios positivos en el RSA del maíz, promoviendo el crecimiento de raíces laterales y, en consecuencia, una mayor capacidad de exploración del suelo y resiliencia ante el estrés hídrico (Dias et al., 2023).

1.1.6. Modulación de la arquitectura radicular de la raíz por la sequía

1.1.6.1. Cambios morfológicos y fisiológicos del RSA bajo estrés hídrico

La sequía induce una reorganización de la Arquitectura del Sistema Radicular (RSA), un rasgo de plasticidad fenotípica cuyo objetivo es fortalecer la capacidad de la planta para absorber agua y nutrientes bajo condiciones de escasez (Gupta et al., 2020). El RSA se adapta morfológicamente buscando maximizar la captación de agua en las capas más profundas del suelo. Esta adaptación se manifiesta en la selección de "fenotipos arquitectónicos parsimoniosos", que pueden incluir el desarrollo de raíces más largas y profundas con ángulos de ramificación reducidos (Lynch, 2018). Esta estrategia de crecimiento radicular más profundo se interpreta como un mecanismo para evitar la sobreexplotación de recursos hídricos en el suelo superficial disminuyendo así la competencia intraplanta por recursos (Swift et al., 2023).

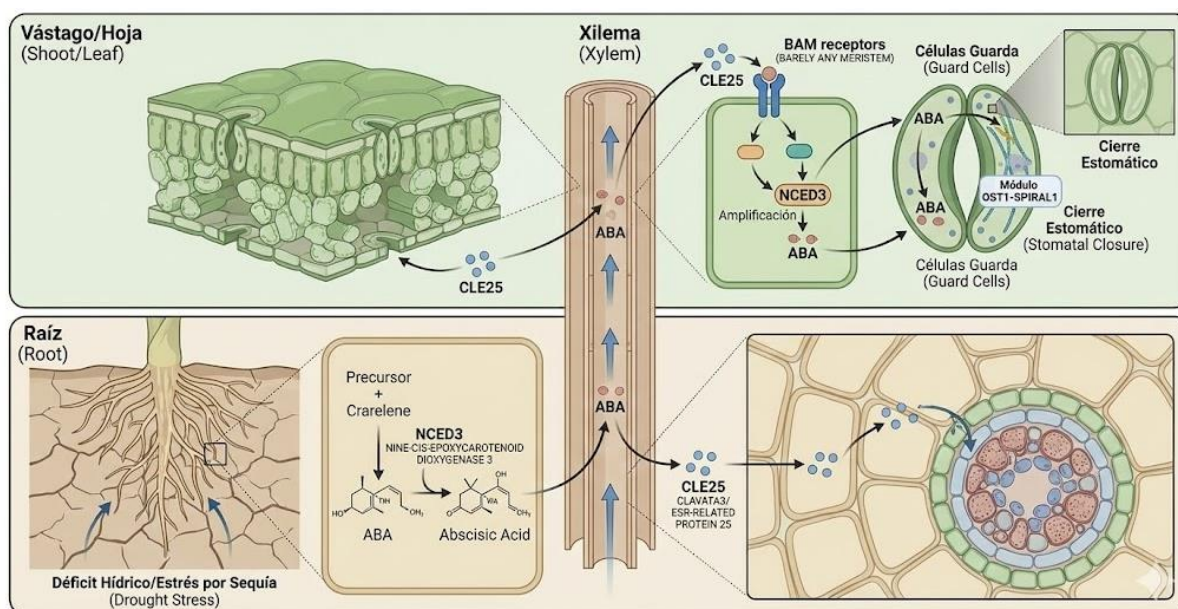
A nivel morfológico, el estrés hídrico provoca una reducción en el número y la longitud de las raíces finas y laterales en las capas superiores del suelo. Esta capa superior es la primera en secarse, por lo que la pérdida o senescencia de las raíces someras es potencialmente beneficiosa, ya que reduce el costo metabólico de mantener raíces que ya no contribuyen a la absorción de agua (Lynch, 2018). Al eliminar estos costos de mantenimiento en el suelo seco, la planta puede reasignar recursos, permitiendo un desarrollo continuo y mayor de las raíces que exploran la profundidad (Kapoor et al., 2020). En el plano fisiológico, la sequía restringe el crecimiento general del sistema radicular al inhibir la división celular del tejido meristemático y la expansión celular en las zonas de elongación, eventos que se coordinan en el ápice de la raíz (Wu et al., 2022). En el maíz (*Z. mays*) estresado por sequía, estudios han encontrado que los genes que regulan el ciclo celular y la división celular en la planta están significativamente regulados a la baja, lo que es consistente con la inhibición del crecimiento radicular observada bajo estas condiciones (Kim & Lee, 2023).

1.1.6.2. Interacción entre la sequía y los mecanismos de la planta

La respuesta de la planta a la sequía está primordialmente gobernada por la modulación hormonal, siendo el Ácido Abscísico (ABA) el regulador central de la resistencia al estrés abiótico y un elemento clave en la gestión hídrica (**Kopecká et al., 2023**). El déficit hídrico estimula la producción de ABA, especialmente en la raíz, desde donde se traslada a las hojas para inducir el cierre estomático (**Wu et al., 2022**). Este mecanismo de señalización a larga distancia implica que el péptido CLE25 (producido en las raíces) viaja a las hojas, donde activa la enzima biosintética NCED3, provocando una acumulación de ABA que, al final, causa la salida de iones K en las células guarda y el cierre estomático (**Gupta et al., 2020**). Si bien el ABA es vital para la supervivencia (al reducir la transpiración), su incremento se asocia a la inhibición del crecimiento radicular y general (**Kapoor et al., 2020**).

Figura 5

Esquema de la señalización a larga distancia del déficit hídrico: Ruta ABA-CLE25 y regulación estomática.



Nota: El déficit hídrico en la raíz activa la síntesis de Ácido Abscísico (ABA) y del péptido CLE25, que viajan al vástago para inducir el cierre estomático mediante la activación de enzimas, inspirada en la literatura científica y realizada por el autor con la ayuda de la IA (**Kopecká et al., 2023**).

Además de las hormonas, la planta utiliza otros mecanismos, incluyendo la hidrotropía (crecimiento de la raíz hacia regiones de mayor potencial hídrico) y la movilización de acuaporinas (aunque su rol detallado es complejo), y la acumulación de osmoprotectores (como prolina, trehalosa y rafinosa) para mantener la turgencia celular (**Gupta et al., 2020**). Las auxinas (AIA) y los brasinoesteroides (BR) también influyen en el crecimiento de la raíz y se enlazan con las vías de señalización del ABA (**Kopecká et al., 2023**).

Finalmente, los mecanismos de la sequía actúan como el marco de referencia para la investigación biotecnológica. La hipótesis subyacente de la tesis es que la aplicación de la comunidad microbiana nativa que confiere tolerancia y resiliencia superpone y mitiga esta respuesta negativa inducida por el estrés hídrico (**Abou Jaoudé et al., 2025**). La inoculación con comunidades sintéticas (SynCom) ha demostrado capacidad para modular rasgos fisiológicos en maíz, como mantener la turgencia celular, reducir la temperatura foliar y lograr una recuperación más rápida tras la rehidratación (**Armanhi et al., 2021**). Esto sugiere que el microbioma puede ayudar a la planta a mantener una arquitectura radicular más funcional o adaptada al déficit hídrico, a diferencia de las plantas no inoculadas.

1.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo general

Analizar el efecto de la aplicación de una comunidad microbiana de un suelo con historial de sequía en la arquitectura radicular del maíz (*Zea mays*) bajo estrés por sequía.

1.2.2. Objetivos específicos

- Ensayar la comunidad microbiana de un suelo con historial de sequía en plantas de maíz bajo estrés de sequía a nivel de invernadero.
- Determinar parámetros de la arquitectura radicular en las plantas de maíz ensayadas bajo estrés de sequía inoculadas con suelo con historial de sequía.

CAPÍTULO II.- METODOLOGÍA

2.1. Materiales

El presente trabajo de titulación fue de tipo experimental y se llevó a cabo en los laboratorios académicos de la Facultad de Ciencia e Ingeniería en Alimentos y Biotecnología de la Universidad Técnica de Ambato. En la Tabla 1, se enlistan los reactivos, material fungible y equipos que se utilizaron durante la investigación.

Tabla 1

Material	Cantidad
Reactivos	
Turba y Perlita	20 kg
Etanol al 70%	3 L
Azul de toluidina	10 mL
Hipoclorito de sodio 0.5 %	100 mL
Agua destilada estéril	5 L
Solución Hoagland concentrada	30 L
Material Fungible	
Invernadero	1 unidad
Suelo con historial de sequia	5 kg
Semillas de maíz	200 unidades
Pipetas 2 mL, 5 mL y 10 mL	2 unidades
Probetas 10 100 y 1000 mL	2 unidades
Botella 6 L	2 unidades
Vaso de precipitación 50 y 100 mL	5 unidades
Papel industrial	2 unidades
Taras de aluminio	10 unidades

Pinzas de acero inoxidable	2 unidades
Espátulas de acero inoxidable	2 unidades
Bisturi	2 unidades
Agujas de disección	2 unidades
Guantes de Látex/Nitrilo	1 caja
Papel de Filtro	1 unidades
Láminas Portaobjetos	5 unidades
Cubreobjetos	5 unidades
Mesocosmos	200 unidades
Marcadores/Etiquetas	2 unidades
Equipos	
Centrifuga	1 unidad
Refrigeradora	1 unidad
Desecador con sílica gel	1 unidad
Balanza analítica	1 unidad
Horno de convección	1 unidad
Autoclave	1 unidad
Microscopio	1 unidad
Estufa	1 unidad
Potenciómetro	1 unidad
Vortex	1 unidad
Sistema rizotróf	6 unidades
Lupa Estereoscópica	1 unidad
Software de Análisis de Imágenes	1 unidad
Cámara fotográfica	1 unidad

2.2. Métodos

2.2.1. Ensayo de la comunidad microbiana de un suelo con historial de sequía en plantas de maíz bajo estrés de sequía en condiciones controladas

2.2.1.1. Obtención de la muestra de suelo con historial de sequía

El suelo que se estudió fue el de la investigación de **Sanchez et al., (2024)**, mismo que provino de la parroquia Malchinguí, Cantón Pedro Moncayo (0°01'56.7"N 78°20'47.3"W).

2.2.1.2. Preparación de sustratos de cultivo y material vegetal

Se prepararon sustratos de cultivo para el crecimiento de las plantas de maíz compuestos por una mezcla de turba y perlita, en una proporción 3:1. Se esterilizaron asegurando que los sustratos no contuvieran microorganismos que pudieran interferir con la comunidad microbiana nativa que se evaluó. Además, se desinfectaron las semillas de maíz comercial (*Z. mays*) con NaClO al 0.5 % durante 5 min y se enjuagaron con agua estéril por 3 veces (**Dias et al., 2023**).

2.2.1.3. Inoculación y establecimiento de los tratamientos

Una vez preparados los sustratos, se procedió a inocular el suelo en una proporción 1:4 (4 partes de sustrato estéril y 1 parte de suelo con la comunidad microbiana nativa) constituyendo un 25 % del volumen final de cada ensayo, se mezcló homogéneamente.

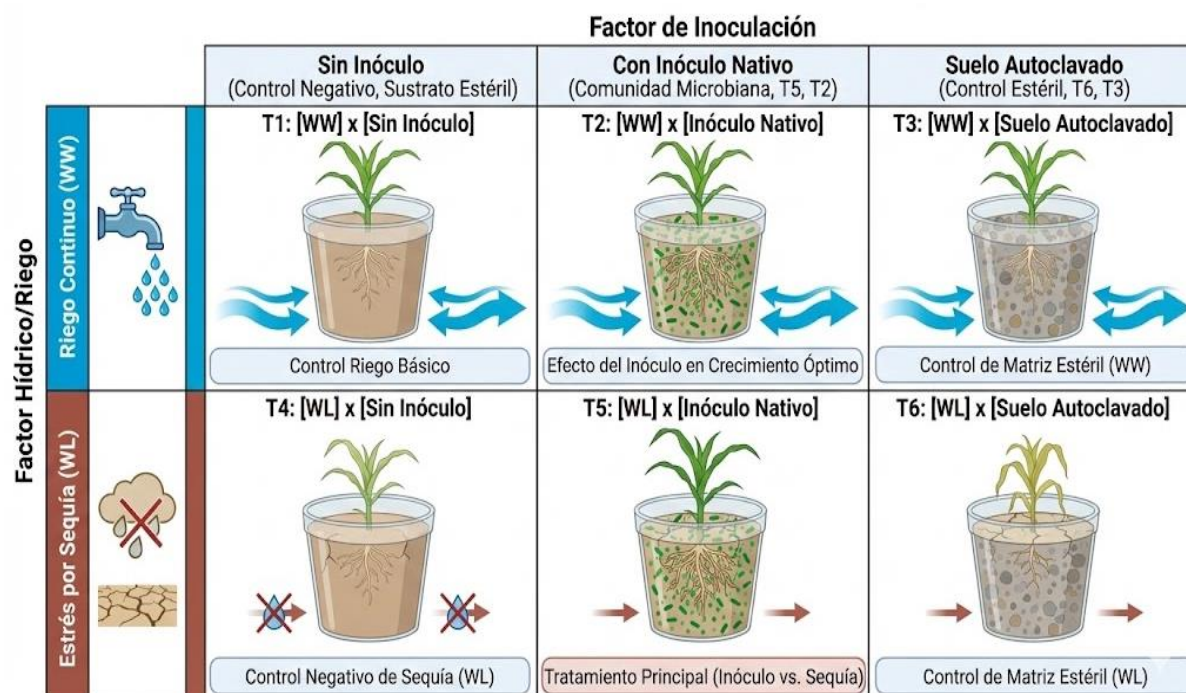
Se prepararon y establecieron los siguientes ensayos. Los tratamientos fueron:

- Maíz + sustrato estéril sin suelo + riego (T1)
- Maíz + sustrato estéril + suelo + riego (T2)
- Maíz + sustrato estéril + suelo autoclavado + riego (T3)
- Maíz + sustrato estéril sin suelo + sequía (T4)
- Maíz + sustrato estéril + suelo + sequía (T5)
- Maíz + sustrato estéril + suelo autoclavado + sequía (T6).

Se sembraron las semillas de maíz estériles para cada tratamiento con 20 repeticiones biológicas independientes en macetas de 12 oz, utilizando un diseño completamente aleatorizado. Adicionalmente, para cada tratamiento se estableció una unidad de sistema rizotrópico con el propósito de obtener registros visuales cualitativos del desarrollo radicular en tiempo real, que complementarían los análisis cuantitativos destructivos finales

Figura 6

Diseño experimental factorial.



2.2.1.4. Condiciones y monitoreo del crecimiento

Las plantas de maíz cultivadas estuvieron bajo condiciones controladas de temperatura promedio de 25 °C (+/- 5), fotoperiodo 12/12 h (luz/oscuridad), humedad relativa 50-70% (**Szoboszlai et al., 2015**). Además, se aplicó riego y nutrición con la solución nutritiva Hoagland al 50%, 2 veces por semana hasta obtener plantas con 5 hojas verdaderas, manteniendo homogeneidad en nutrición y humedad. Se mantuvieron estas condiciones de manera homogénea entre los diferentes tratamientos para poder atribuir los efectos observados a la inoculación. Al cabo de 6 semanas las plantas de cada uno de los tratamientos tuvieron al menos 5 hojas verdaderas y una estructura radicular formada (**Dias et al., 2023**).

2.2.1.5. Inducción a la sequía y cálculo de la humedad del suelo

Al alcanzar el estado fenológico V5 en la mayoría de las plantas se suspendió el riego en T4, T5 y T6, se mantuvo el riego en T1, T2 y T3 al 100%. La fase de sequía se estableció durante un tiempo estimado de 3 semanas, y 4 tiempos (día 0, 7, 14 y 21) se midió la dinámica hídrica dado por el análisis del contenido de humedad del suelo.

Para la obtención de la humedad de las muestras de suelo, se siguió la metodología gravimétrica sugerida por **Rowe, (2018)** con modificaciones. Primero, se procedió a la recolección de muestras de suelo de cada tratamiento por triplicado, el suelo se recolectó longitudinalmente a la raíz abarcando toda la superficie de la maceta. Para ello se midió un volumen de aproximadamente 50 mL de suelo fresco utilizando una probeta graduada, y esta cantidad se colocó en la capsula previamente pesada y etiquetada para registrar la masa del suelo húmedo. Las capsulas con las muestras de suelo húmedo se introdujeron en un horno de secado configurado a 105 grados Celsius por un período de 48 horas hasta que se secaron completamente. Una vez finalizado el proceso de secado, se volvieron a pesar las capsulas con el suelo seco, y estos nuevos valores se registraron. Finalmente, el contenido de humedad (base seca) se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de humedad: } \frac{(\text{Masa Fresca (g)} - \text{Masa Seca (g)})}{\text{Masa Seca (g)}}$$

(Ecuación 1)

2.2.1.6. Contenido de agua en la planta

Este proceso se realizó siguiendo la metodología propuesta por **Ievinsh, (2023)** con modificaciones. La misma consistió en los siguientes pasos:

- Se recolectaron muestras de tejidos de maíz específicamente las 2 hojas mejor desarrolladas de cada planta y se los corto en trozos pequeños para facilitar su desecación.
- Después del muestreo, se determinó la masa fresca (MF), pesando cada muestra de tejido fresco.
- Se determinó la masa seca (MS), después del pesaje inicial, las muestras se secaron en un horno a 60°C hasta alcanzar un peso constante. Este peso representó la masa seca (MS).

Por último, se calculó el contenido de agua utilizando la fórmula:

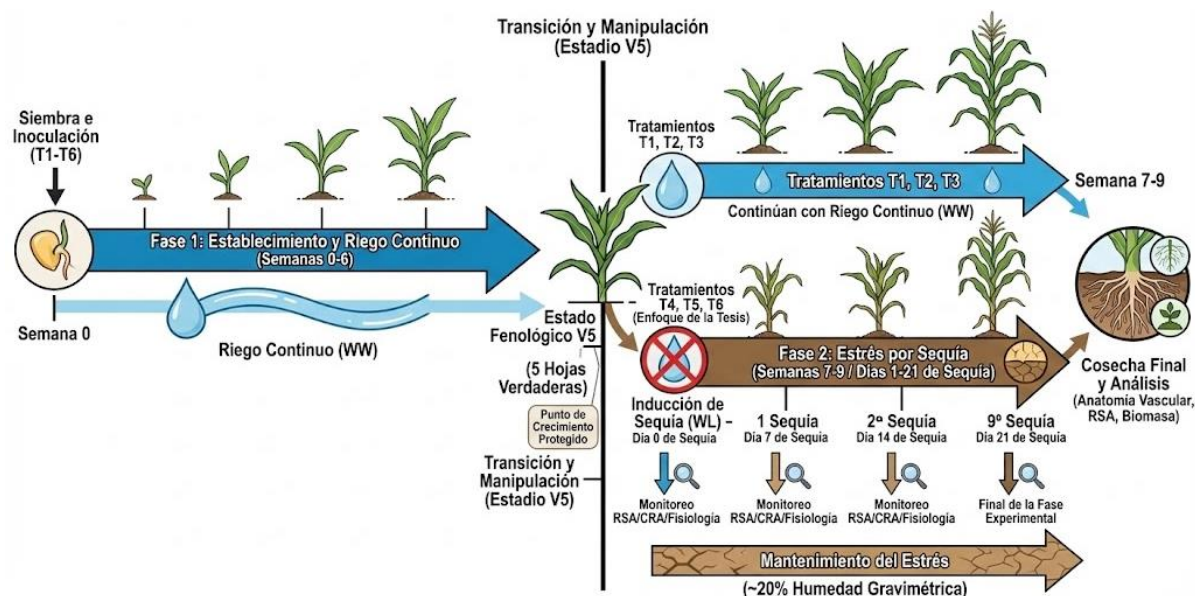
$$\text{Contenido de agua: } \frac{(\text{Masa Fresca (g)} - \text{Masa Seca (g)})}{\text{Masa Seca (g)}}$$

(Ecuación 2)

Este análisis se realizó en simultaneo con la cuantificación de la humedad en la cual se determinó la dinámica hídrica de las plantas durante la fase de 3 semanas con mediciones en 4 tiempos (día 0, 7, 14 y 21)

Figura 7

Cronología del experimento.



2.2.2. Determinación de parámetros de la arquitectura radicular en las plantas de maíz ensayadas bajo estrés de sequía inoculadas con suelo con historial de sequía

2.2.2.1. Construcción del sistema rizotrón

Se construyó el sistema de rizotrón para la visualización y el estudio del crecimiento radicular en tiempo real, el cual se diseñó e implementó siguiendo el modelo de **Metcalfe, (2006)**. Las unidades de rizotrón tuvieron como base láminas de vidrio transparente, con un ángulo acorde para facilitar el crecimiento radical contra la superficie observable. Una vez contruidos se esterilizaron las unidades con etanol al 70% seguida de lavado con agua estéril, además de verificar la funcionalidad del sistema. Dentro de estos compartimentos, las plantas fueron cultivadas con las mismas condiciones para cada tratamiento. Esto permitió la observación directa y no destructiva, así como el registro temporal del desarrollo de las raíces, posibilitando la cuantificación de parámetros clave de la arquitectura radicular a lo largo del período experimental.

2.2.2.2. Evaluación de los rasgos de crecimiento de la raíz

Todos los análisis se realizaron siguiendo la metodología propuesta por **Hazman & Brown, (2018)** con modificaciones, quien la utilizó para caracterizar la arquitectura radicular en plantas de arroz.

Una vez culminada la fase de experimentación, se retiró la planta del sustrato de manera que no sufriera daños en su estructura y se lavó con agua a baja presión hasta quitar la mayoría de sustrato hasta que quedo limpia. Se cuantificó la biomasa seca total mediante la desecación de la planta en estufa a 80 °C durante 72 horas y posterior pesaje. Para obtener la biomasa seca de la raíz, se separaron las raíces del resto de la planta antes del secado y se pesaron por separado.

La relación raíz/brote (R/S): Se calculó como el cociente entre la biomasa seca de la raíz y la biomasa seca de la parte aérea, lo que permitió identificar cambios en la asignación de recursos inducidos por la inoculación microbiana frente al estrés hídrico.

2.2.2.3 Evaluación de rasgos arquitectónicos de la raíz

Para los siguientes análisis también, se lavó y limpio toda la estructura radicular. Además de ello se seleccionó la raíz principal y del mesocótilo de cada planta para el análisis de los respectivos parámetros, y se preservaron las muestras en etanol al 70% para su conservación durante el periodo de análisis. Se tomaron fotografías de alta resolución tanto de toda la estructura radicular y también se la raíz principal por separado de cada tratamiento con las que previo a una calibración de la escala de medidas se cuantificaron sus principales parámetros mediante la utilización del software especializado en análisis de raíces RhizoVision Explorer, en donde se midió:

Profundidad máxima de la raíz: El registro de la profundidad máxima de la raíz se realizó directamente después de su remoción de la maceta donde se midió desde la base del tallo hasta la punta de la raíz más profunda utilizando una regla de medición y el software de análisis de imágenes.

Número de raíces nodales: Se contó el número de raíces emergentes de los nudos basales presentes en el sistema radicular una vez lavado.

Densidad de ramificación: Se calculó como el número de raíces laterales por centímetro de raíz principal, dado por la relación del número de puntas por longitud total de raíces laterales.

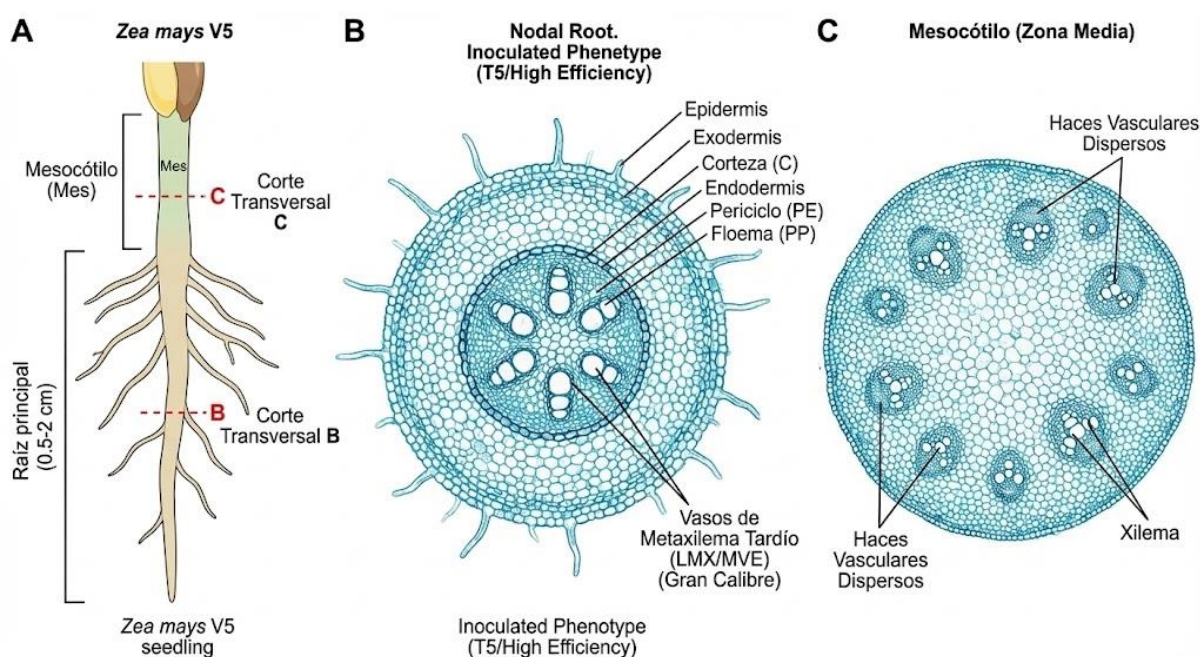
Longitud de raíces laterales totales: La suma de las longitudes de las raíces laterales grandes (LLR) y pequeñas (SLR-emergentes) en la muestra de raíz principal preservada que permitió una evaluación detallada de la arquitectura radicular.

2.2.2.4 Evaluación de rasgos anatómicos de la raíz

Para los análisis anatómicos, se obtuvieron segmentos de la raíz principal y del mesocótilo preservadas con la ayuda del bisturí, con una medida estimada de 30-40 micrómetros (μm) de grosor, los segmentos radicales se recolectaron por planta, en la raíz principal se tomó en la zona de 0,5-2 cm del coleóptilo (córtez ancho-base de la raíz) y por parte del mesocótilo se tomó la zona intermedia. Los cortes se tiñeron con azul de toluidina 0.1% por 3 minutos, para diferenciar los tejidos y a partir de ellos se obtuvieron imágenes de las secciones transversales de la raíz utilizando el microscopio óptico y una cámara fotográfica.

Figura 8

Fenotipo vascular del maíz secciones transversales raíz y mesocótilo.



Nota: Elaboración propia adaptado de Szoboszlay et al., (2015).

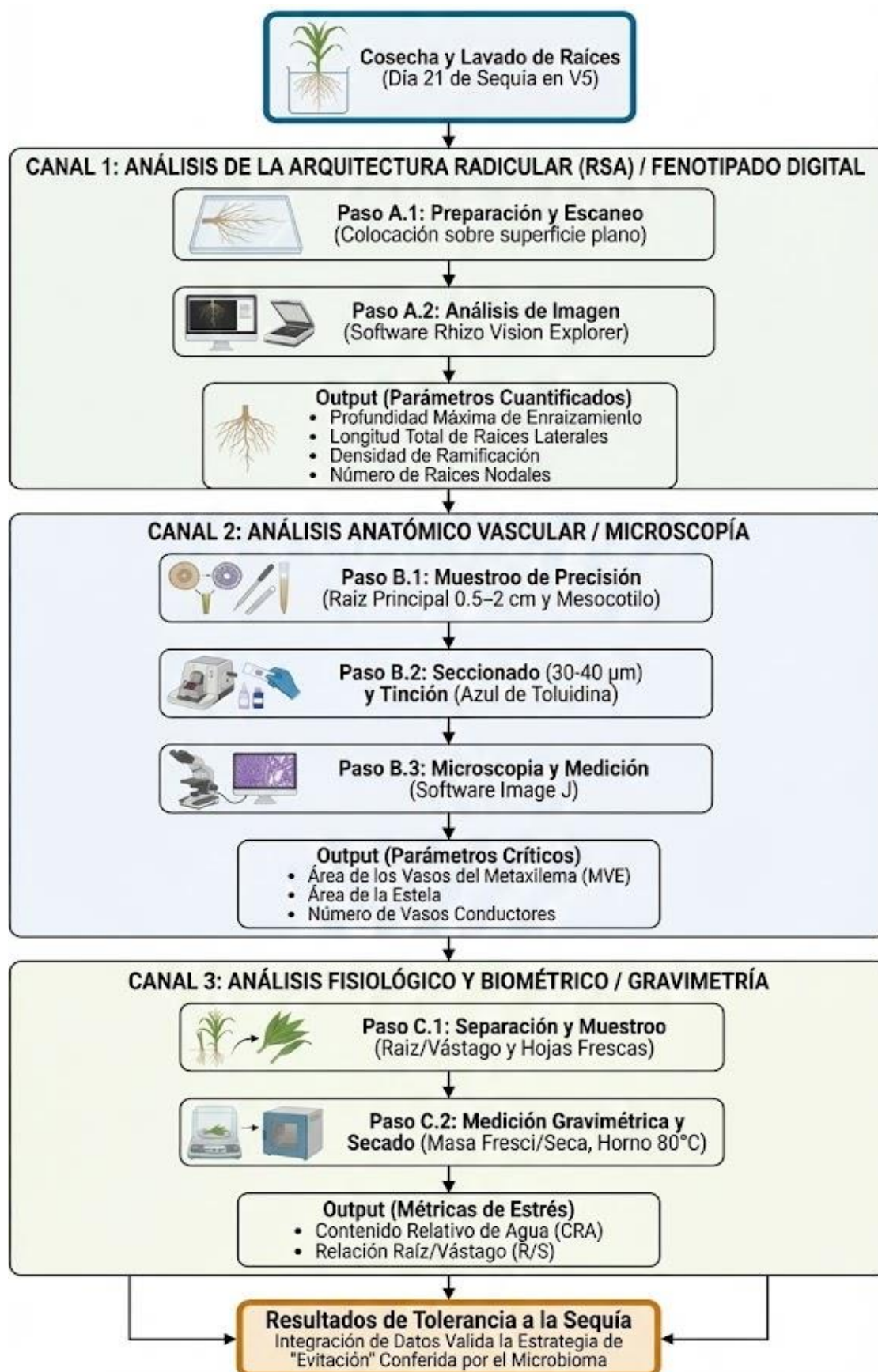
Luego con el software de análisis de imágenes ImageJ se cuantificaron los siguientes parámetros:

- Área de la sección transversal total de la raíz y el mesocótilo
- Área de la estela de la raíz y el mesocótilo
- La relación entre la sección transversal total el área de la estela en la raíz y el mesocótilo
- Número de los vasos conductores en la raíz y el mesocótilo
- Área promedio de los vasos conductores en la raíz y el mesocótilo
- Relación área total raíz/mesocótilo

Al finalizar todas las fases de la experimentación se realizaron los análisis y pruebas estadísticas pertinentes para evaluar y discutir los efectos de la variable estudiada.

Figura 9

Cuantificación de los parámetros de la arquitectura y anatomía radicular.



CAPÍTULO III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el presente capítulo se detallan los hallazgos experimentales derivados del ensayo de inoculación de una comunidad microbiana nativa de un suelo con historial de sequía en plantas de maíz (*Z. mays*). Los resultados se presentan en un orden cronológico y temático.

3.1. Vigor temprano y desarrollo fenológico

La evaluación de la fase de establecimiento, que abarca desde la siembra hasta el estado fenológico V5, resulta indispensable para determinar el potencial bioestimulante intrínseco de la comunidad microbiana nativa.

Tabla 2

Porcentaje de germinación y tiempo de emergencia por tratamiento.

T	Porcentaje de emergencia final (PEF), %	Días hasta emergencia
T4	95,00%	12,11
T1	90,00%	11,11
T6	95,00%	12,32
T3	95,00%	11,68
T2	100,00%	10,80
T5	100,00%	10,60

Nota: Los datos corresponden a las 2 primeras semanas desde el cultivo con monitoreo diario.

Figura 10

Germinación y desarrollo temprano.

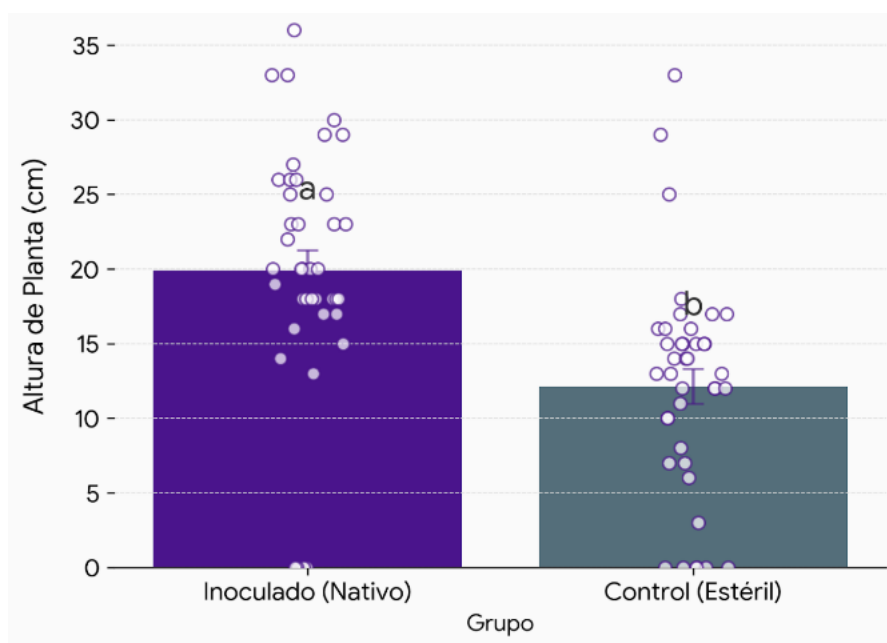


Nota: Comparación visual del desarrollo temprano de plántulas de maíz (*Z. mays*) previo a la inducción de estrés.

Los resultados de la fase pre-estrés demostraron un efecto bioestimulante marcado por la inoculación (T5). En cuanto a la germinación, el tratamiento T5 logró el 100% de emergencia final, acelerando el tiempo de aparición de la plántula a 10.60 días, lo que contrasta favorablemente con el control estéril (T4) que registró 95.00% de emergencia final y un tiempo de emergencia de 12.11 días. Además, se observa la progresión fenológica desde la emergencia del coleóptilo hasta el establecimiento de la plántula.

Figura 11

Efecto de la inoculación con la comunidad microbiana nativa sobre el vigor temprano.



Nota: Las barras representan la media de la altura de la planta $\pm$ error estándar (n=20). Letras distintas a y b indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.0001$).

Al finalizar la Semana 6, las plantas inoculadas (T5) exhibieron un incremento estadísticamente significativo del 64% en la altura respecto a las plantas control no inoculadas ($p < 0.0001$). Visualmente, las plantas inoculadas presentaron un mayor vigor, caracterizado por tallos más robustos y una expansión foliar más avanzada en comparación con los estadios iniciales del control.

El vigor acelerado observado en las plantas T5 son altamente consistentes con la composición taxonómica del inóculo y su actividad promotora de crecimiento vegetal (PGP). El análisis metagenómico del inóculo microbiano nativo caracterizado por **Gavilanes & Palacio, (2025)** reveló una alta abundancia del filo Proteobacteria (7461 ASV) y una presencia relevante de Actinobacteriota (831 ASV) y Bacteroidota (2154 ASV).

La dominancia de Proteobacteria es clave, ya que incluye géneros como *Pseudomonas*, *Rhizobium*, y *Azospirillum* (**Sanchez et al., 2024**). Estos géneros son reconocidos por su capacidad de sintetizar y secretar fitohormonas y otros compuestos auxínicos (**Dias et al., 2023**). La literatura sugiere que la

auxina microbiana exógena podría ser fundamental en el control del desarrollo radicular y aéreo, estimulando la rápida división celular y la elongación en la raíz principal y la formación de raíces laterales, lo cual se traduce en el crecimiento vertical acelerado del vástago (Kopecká et al., 2023). Los filos Actinobacteriota y Proteobacteria también contribuyen a la bioestimulación a través de la solubilización de nutrientes, además los microorganismos facilitan el suministro de elementos escasos, como el nitrógeno con la fijación atmosférica por diazotrofos y el fósforo por la solubilización de compuestos recalcitrantes (Pascale et al., 2020).

En el presente estudio, la inoculación con la comunidad nativa (T5) indujo una aceleración metabólica temprana significativa. Este efecto bioestimulante contrasta con reportes previos en maíz donde la inoculación con comunidades sintéticas (SynCom) resultó en un retraso en la emergencia de híbridos comerciales como el P3707VYH (Armanhi et al., 2021), o donde la aplicación de inóculos edáficos no generó diferencias significativas en las tasas de germinación (Swift et al., 2023). La precocidad observada en T5 se atribuye a la composición del inóculo, dominado por Proteobacteria y Actinobacteriota; géneros funcionales dentro de estos filos, como *Pseudomonas* y *Azospirillum*, son conocidos productores de AIA (Calzavara et al., 2018), fitohormona que activa la división celular embrionaria y mimetiza los efectos de la aplicación exógena de reguladores de crecimiento, acelerando la ruptura de la dormancia.

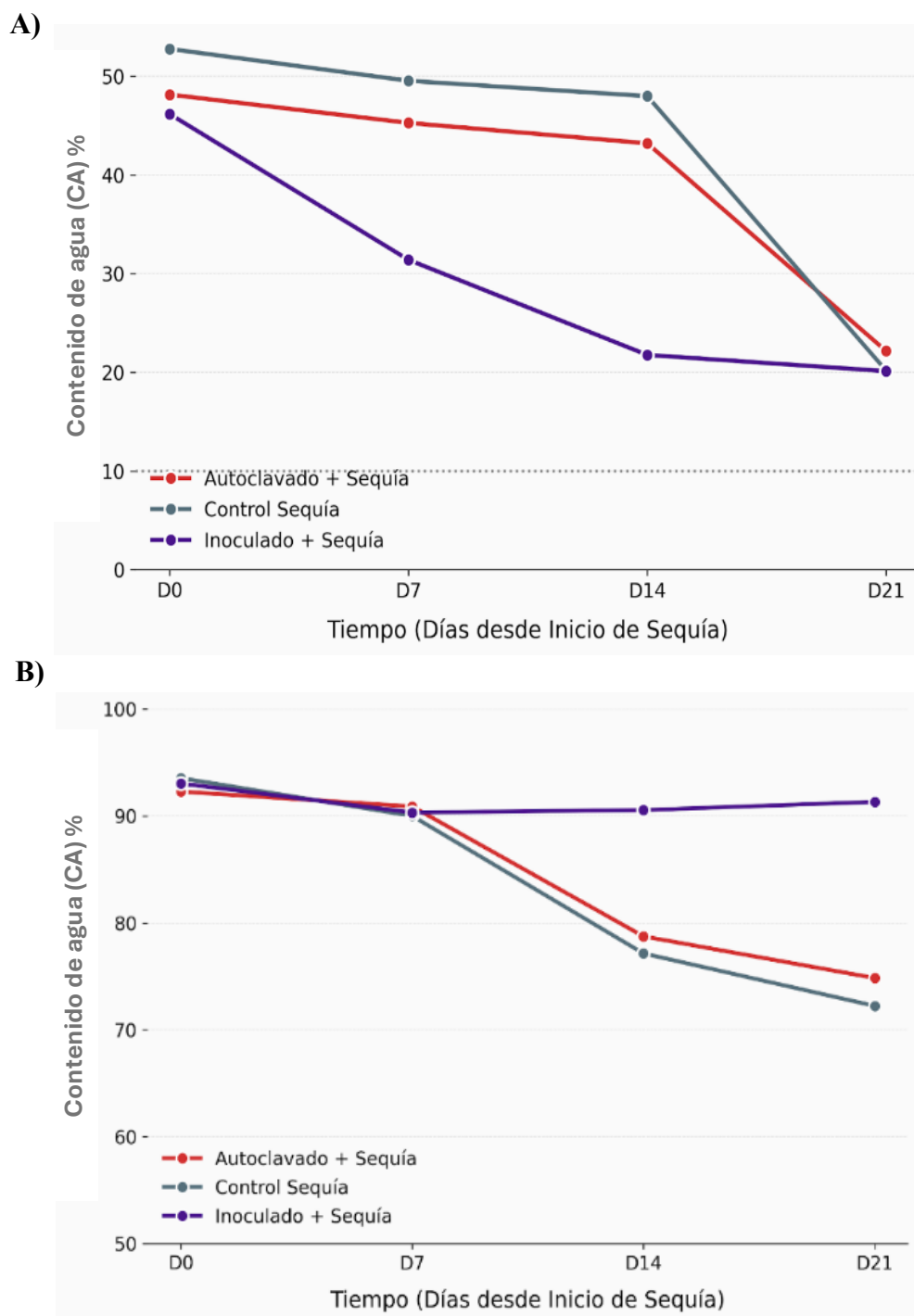
Las plantas inoculadas (T5) registraron un incremento del 64% en altura en comparación con el control. La magnitud de esta respuesta supera notablemente los rangos convencionales de promoción de crecimiento reportados en la literatura; por ejemplo, ensayos con diazotrofos como *Herbaspirillum seropedicae* en condiciones de nitrógeno óptimo lograron incrementos de biomasa aérea de apenas un 18% (Dias et al., 2023), mientras que inoculaciones con cepas de *Bacillus* sp. reportaron ganancias del 17.6% (Calzavara et al., 2018). Esta diferencia cuantitativa sugiere un efecto sinérgico derivado de la diversidad taxonómica del inóculo nativo, donde la alta abundancia de Proteobacteria (7461 ASV) y Actinobacteriota no solo aporta capacidad de fijación de nitrógeno, sino también una fuerte señalización auxínica mediada por géneros como *Streptomyces*, optimizando la elongación del tallo más allá de lo que logran cepas aisladas (Sanchez et al., 2024).

3.2. Dinámica hídrica

La tolerancia a la sequía a menudo se manifiesta mediante estrategias que gestionan el balance hídrico. Por lo tanto, resulta esencial un análisis acoplado que contraste la oferta de agua disponible en el sustrato (humedad gravimétrica) con el estado de hidratación interna de la planta, medido como Contenido de Agua (CA) foliar.

Figura 12

Curva de descenso del contenido de agua.

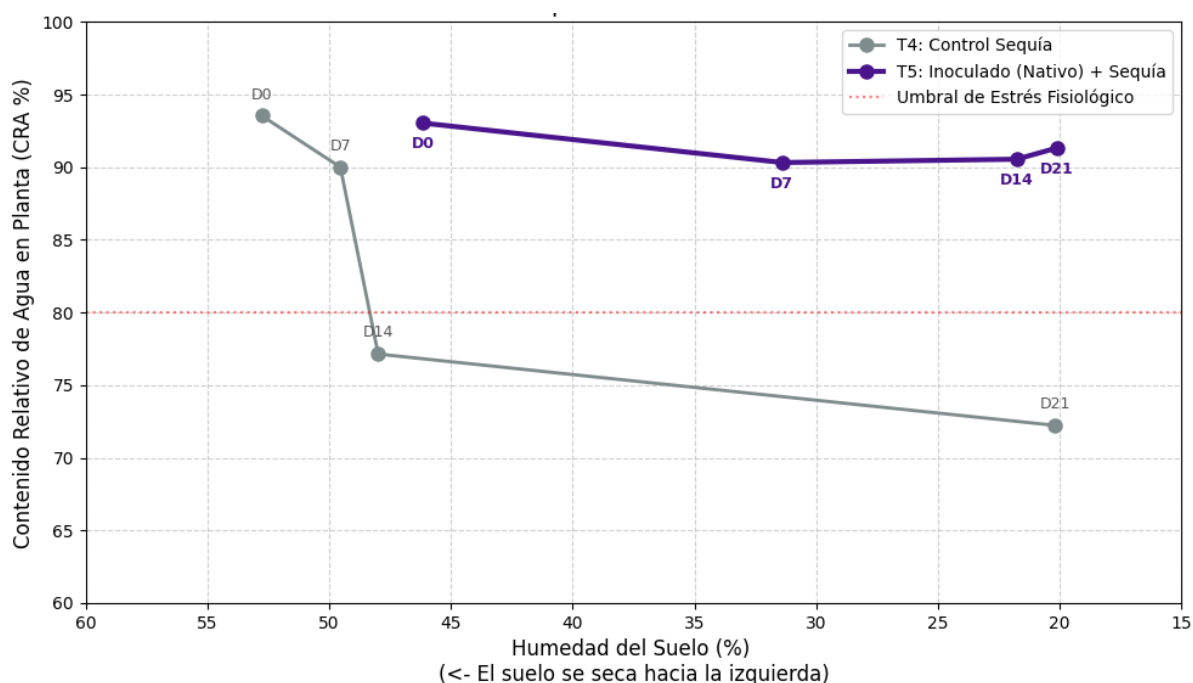


Nota: **A)** Cinética de desecación del sustrato (humedad gravimétrica %) en macetas de maíz bajo condiciones de suspensión de riego. La línea punteada indica el umbral de estrés hídrico severo (~20-10% humedad). **B)** Dinámica del Contenido de Agua (CA) en hojas de maíz bajo condiciones de estrés hídrico progresivo. Las líneas representan el promedio del CA (%) medido a los 0, 7, 14 y 21 días después de la suspensión del riego.

Es crucial notar que el tratamiento con suelo autoclavado (T6), a pesar de contener la misma matriz física de suelo que T5, mostró un comportamiento fisiológico indistinguible del control estéril (T4), cayendo su CA a niveles cercanos al 74% (Anexo 8). Esto confirma que la homeostasis hídrica observada en T5 (> 90 %) no se debe a las propiedades físicas del suelo, sino estrictamente a la actividad biológica de la comunidad microbiana viva. Se evidencia que T5 presentó una tasa de descenso de humedad del sustrato más rápida, alcanzando el umbral de estrés hídrico severo ($\approx 10\text{--}20\%$ de humedad gravimétrica) antes que el control sin inóculo (T4).

Figura 13

Relación entre la disponibilidad de agua en el suelo y el estado hídrico de la planta estrés hídrico.



Nota: Las flechas indican la progresión temporal (D0 a D21). T4 línea gris, T5 línea morada

Mientras que el tratamiento control T4 muestra una pérdida lineal de turgencia correlacionada con el secado del suelo ($R^2 > 0.9$), el tratamiento inoculado con la comunidad nativa T5 exhibe un comportamiento de homeostasis hídrica, manteniendo un CA > 90 % incluso cuando la humedad del suelo descendió a niveles críticos en el día 21. Este patrón se interpreta como una estrategia de extracción activa o evitación de la sequía donde la planta, asistida por el microbioma, invierte activamente el agua disponible para sostener la turgencia foliar y el metabolismo, evitando la deshidratación tisular severa.

El cóctel microbiano se caracteriza por la alta abundancia de Proteobacteria (7461 ASV), incluyendo géneros como *Pseudomonas* y *Allorhizobium*, *Neorhizobium*, *Pararhizobium*, *Rhizobium* (ASV1, ASV2, ASV4, etc.). También se identificó una presencia relevante de Actinobacteriota (831 ASV),

específicamente el género *Streptomyces*. Estos géneros son conocidos promotores del crecimiento vegetal (PGPR) (Gavilanes & Palacio, 2025).

Géneros como *Pseudomonas* y *Rhizobium* son productores de exopolisacáridos (EPS) (Bonkowski et al., 2021; Carter et al., 2023). Los EPS son polímeros mucilaginosos que se secretan a la rizosfera (Shrivastava et al., 2014). Estos compuestos hidrofílicos actúan como una rizovaina biológica, aumentando la capacidad de retención de agua en la capa inmediata alrededor de la raíz, lo que reduce la pérdida por evaporación y mantiene la hidratación crítica para los pelos radiculares, facilitando la absorción de agua incluso cuando el suelo circundante experimenta desecación severa (Galindo et al., 2022; Tiepo et al., 2024).

El mantenimiento de un CA > 90 % en T5 es el resultado de un eficiente ajuste osmótico celular. Esto es indicativo que el inóculo estimuló la rápida acumulación de prolina en la planta. La prolina actúa como un osmoprotector que reduce el potencial hídrico interno de la célula, permitiendo la succión de agua desde un sustrato más seco y estabilizando las estructuras celulares (Proto et al., 2024; Zhang et al., 2024). La señalización microbiana, probablemente involucrando fitohormonas producidas por *Pseudomonas* y *Rhizobium*, activa el "priming" del sistema de defensa, preparando a la planta para la sequía mediante una síntesis rápida y sostenida de prolina (Pascale et al., 2020). Además, otros estudios han reportado que la inoculación con bacterias puede modular el metaboloma de la hoja, afectando la concentración de moléculas como la arginina, que contribuyen a la regulación osmótica y el estado redox (Abou Jaoudé et al., 2025).

En relación con el uso del agua, el tratamiento inoculado T5 mostró una tasa de extracción de humedad del suelo notablemente más rápida que el control, lo que refleja una mayor demanda transpiratoria y una estrategia activa de gasto de agua. Este comportamiento difiere del patrón de conservación típicamente asociado a la tolerancia; por ejemplo, Carter et al. (2023) reportaron que microbiomas acondicionados a la sequía inducen una pérdida de humedad más lenta, con tasas de decaimiento de 0.54% vol/día, como mecanismo de ahorro. En contraste, la tasa de extracción observada en T5 se asemeja más a la de microbiomas acondicionados a riego óptimo (0.60% vol/día), sugiriendo que la inoculación mantuvo la funcionalidad hidráulica al máximo. Esta capacidad de extracción agresiva se explica por la composición del inóculo nativo, rico en Proteobacteria (*Pseudomonas*) y Actinobacteriota (*Streptomyces*); la producción de auxinas por estos géneros estimula el crecimiento axial de las raíces y aumenta la conductancia hidráulica, permitiendo a la planta acceder y transportar agua desde el subsuelo con mayor eficiencia para sostener la fotosíntesis (Jiang et al., 2012; Kopecká et al., 2023).

Estudios en genotipos de maíz mejorados para tolerancia a la sequía reportan típicamente valores de RWC (CA) en el rango del 70-80% bajo estrés terminal, representando mejoras de apenas un 19-29% respecto a líneas sensibles (Chimungu, 2015). El mantenimiento de un CA >90% en T5 sugiere una protección casi total de la turgencia, atribuible a dos mecanismos mediados por la comunidad

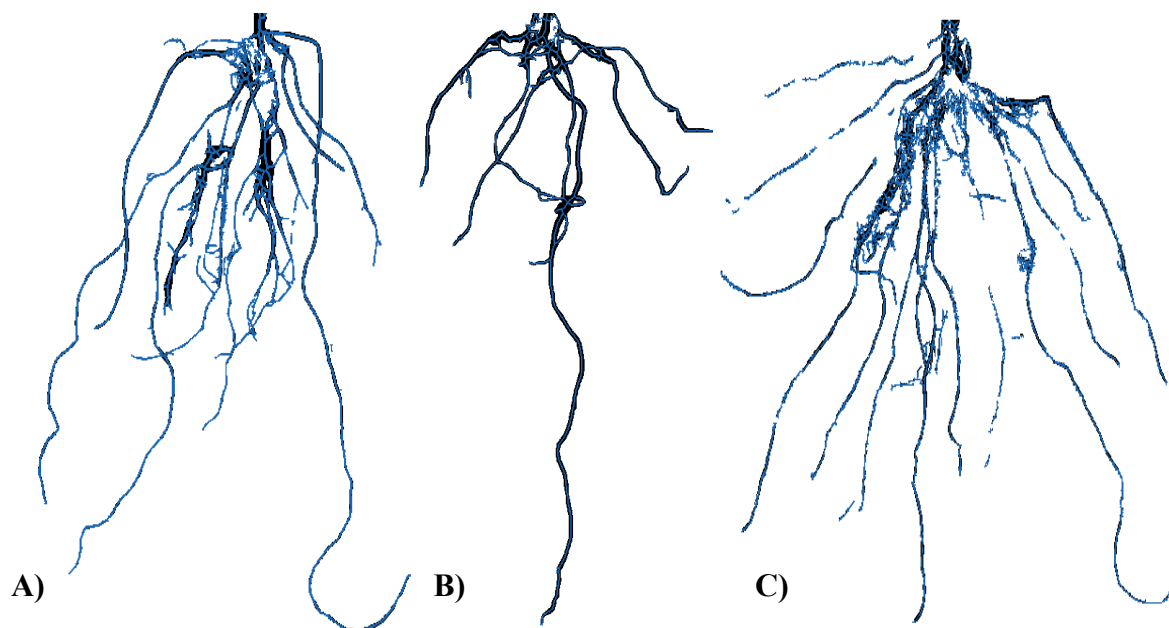
microbiana: primero, la regulación del cierre estomático mediante la modulación de etileno, que evita el cierre prematuro; y segundo, el ajuste osmótico celular inducido por la acumulación de solutos compatibles como la prolina, cuya síntesis es estimulada por la interacción planta-microorganismo (Kopecká et al., 2023; Pascale et al., 2020).

3.3. Arquitectura radicular

La arquitectura del sistema radicular (RSA) es un determinante crítico de la capacidad de la planta para la adquisición de recursos hídricos y nutrientes.

Figura 14

Estructura radicular completa.

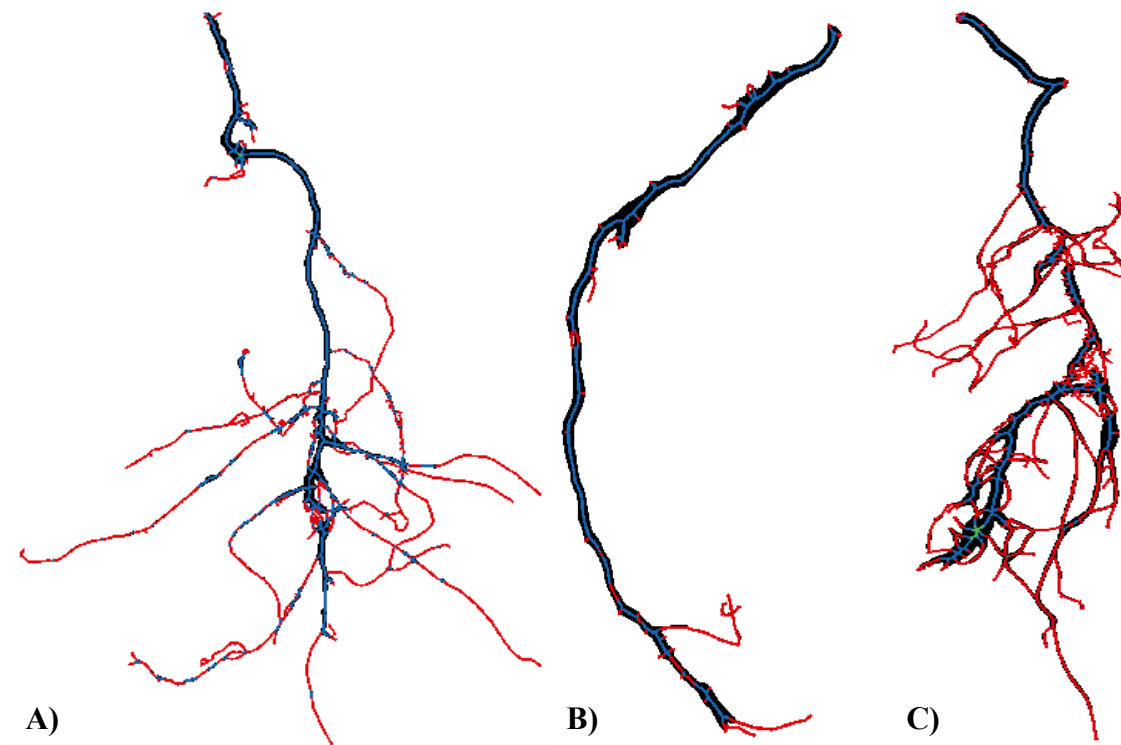


Nota: Estructura general de las raíces obtenidas mediante el sistema rizotrón. Las fotos fueron procesadas en el software RhizoVision Explorer para la medición de sus parámetros principales. **A)** T1 Control con riego. **B)** (T4): Control bajo sequía. **C)** (T5): Tratamiento inoculado bajo sequía

La grafica muestra que T1 posee un sistema equilibrado y extenso mientras que T1 exhibe un fenotipo restringido con elongación de la raíz principal pero drástica reducción en la proliferación lateral. Y, por otro lado, T5 presenta un fenotipo altamente ramificado y denso, con una notable preservación de la biomasa de raíces laterales y cabellera radicular a pesar del déficit hídrico, superando visualmente incluso al control irrigado en complejidad estructural.

Figura 15

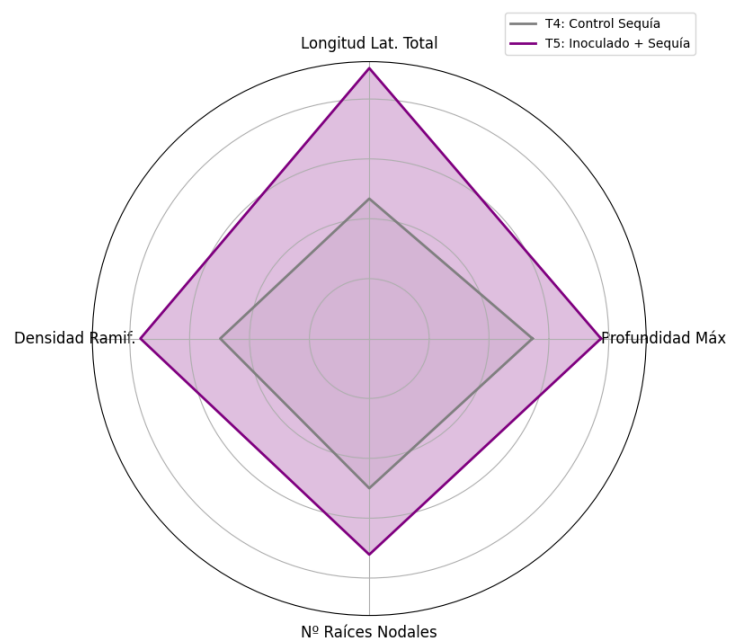
Comparación raíz principal.



Nota: Estructura simplificada de las raíces principales procesadas en el software RhizoVision Explorer, líneas finas rojas representa las raíces laterales grandes y pequeñas mientras que la línea gruesa a la raíz principal. **A)** T1: Control con riego. **B)** T4: Control bajo sequía. **C)** T5: Tratamiento inoculado bajo sequía

Figura 16

Análisis multidimensional de la arquitectura radicular.



Nota: El gráfico radial ilustra la plasticidad fenotípica dada por los parámetros de número de raíces nodales, profundidad máxima radicular, densidad de ramificación y longitud lateral total. T4 polígono gris, T5 polígono morado.

Bajo déficit hídrico, las plantas control no inoculadas (T4) desarrollaron un fenotipo restringido o parsimonioso, caracterizado por una drástica reducción en la proliferación lateral. Se observó un bajo número de raíces nodales (3.0 ± 1.0). En marcado contraste, la inoculación (T5) indujo una expansión agresiva del sistema radicular, resultando en un fenotipo densamente ramificado. Se cuantificó un incremento del 93% en la longitud total de raíces laterales en T5 respecto a T4. Adicionalmente, se registró una mayor proliferación de raíces nodales (4.33 ± 0.5), superando al control irrigado en complejidad estructural. Esta inversión en tejido radicular, a pesar del alto costo metabólico que supone el estrés hídrico, revirtió la inhibición del crecimiento lateral típica de la sequía.

La plasticidad arquitectónica que favorece la expansión agresiva en T5 se explica por la modulación de las rutas hormonales de la planta huésped, impulsada por la composición taxonómica del inóculo (**Abou Jaoudé et al., 2025**).

El cóctel microbiano nativo presenta una alta abundancia de Proteobacteria (7461 ASV), que incluye géneros como *Pseudomonas* y *Azospirillum*, y una presencia relevante de Actinobacteriota (831 ASV), como *Streptomyces* (**Gavilanes & Palacio, 2025**). Estos géneros son reconocidos por su capacidad de sintetizar y secretar AIA, una fitohormona clave en el desarrollo radicular (**Calzavara et al., 2018**). Es probable que la auxina microbiana haya estimulado la formación de primordios de raíces laterales y el crecimiento de pelos radiculares, contrarrestando la supresión que induce el estrés hídrico (**Carter et al., 2023; Protto et al., 2024**).

El efecto neto de esta proliferación lateral es un aumento exponencial del área superficial radicular (RSA) (**Abou Jaoudé et al., 2025**). Un RSA mayor, facilitado por el microbioma, mejora la capacidad de la planta para el forrajeo (adquisición activa de agua), permitiendo acceder al agua retenida en los microporos del suelo que son inaccesibles para las raíces axiales más gruesas (**Galindo et al., 2022; Lynch, 2018**). Esta mayor infraestructura radicular es el prerrequisito físico para sostener la alta demanda de agua.

La proliferación lateral bajo condiciones de sequía, la inoculación T5 revirtió la restricción del crecimiento radicular típica del estrés, induciendo una plasticidad agresiva que se tradujo en un incremento del 93% en la longitud total de raíces laterales respecto al control. Esta respuesta es cuantitativamente superior a la reportada por (**Carter et al., 2023**), quienes observaron un aumento del 33.5% en la longitud de raíces al inocular maíz con microbiomas acondicionados a la limitación hídrica. Aunque la magnitud de la respuesta en T5 no alcanza los extremos de plasticidad registrados en genotipos de maíz altamente tolerantes —como el SC3, que puede aumentar la longitud lateral hasta un 1410% (**Hazman & Kabil, 2022**)—, el incremento del 93% representa una mejora sustancial mediada

biológicamente y no genéticamente. Este fenómeno se atribuye a la actividad de Proteobacteria y Actinobacteriota presentes en el inóculo nativo; la producción bacteriana de auxinas (AIA) estimula la división del periciclo y la emergencia de raíces laterales, aumentando la superficie específica de absorción necesaria para la estrategia de extracción hídrica (**Jiang et al., 2012**).

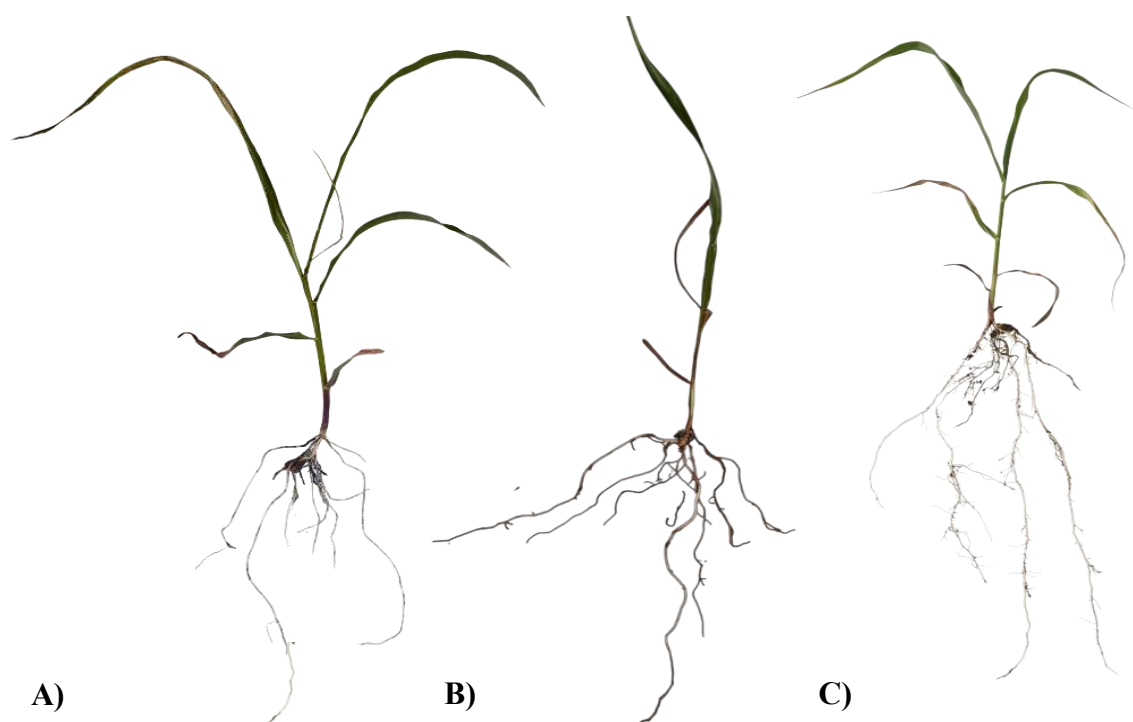
Paralelamente, se registró una mayor complejidad estructural en T5, con un promedio de 4.33 raíces nodales frente a las 3.0 del control, lo que implica un aumento del 44.3%. Este incremento es comparable a la respuesta del maíz frente a la alta fertilización nitrogenada, donde se han reportado aumentos del 38-40% en el número de raíces nodales (**Zhan et al., 2019**). Sin embargo, este fenotipo denso discrepa del ideotipo "Steep, Cheap, and Deep" propuesto por **Lynch, (2018)** para la tolerancia a la sequía, el cual aboga por reducir el número de raíces axiales para disminuir el costo metabólico. La estrategia de T5 sugiere que el microbioma, mediante la sobreestimulación auxínica de genes de desarrollo como RTCS, induce una inversión masiva en lugar de ahorro (**Zhan et al., 2019**).

3.4. Estrategia de asignación de recursos

La asignación de carbono, o particionamiento de biomasa entre el vástago (producción) y el sistema radicular (adquisición de recursos), representa una decisión de costo biológico fundamental para la planta, especialmente bajo condiciones de estrés hídrico.

Figura 17

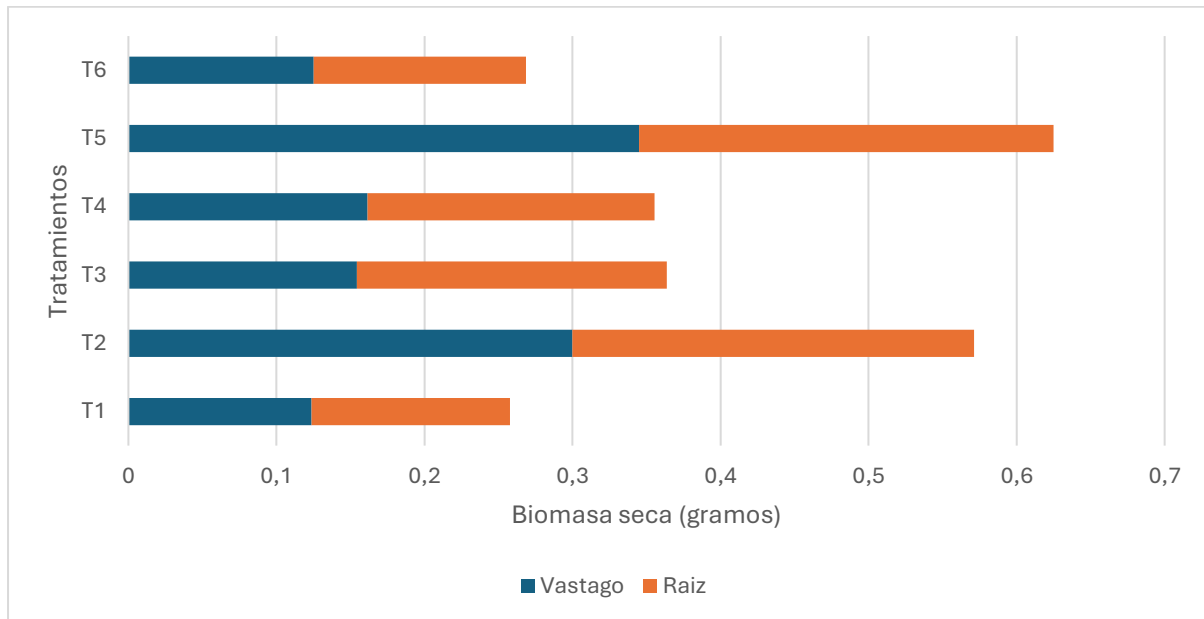
Estructura completa de la planta.



Nota: Fotografías luego de la etapa de sequía día 21. **A)** T1: Control con riego. **B)** T4: Control bajo sequía. **C)** T5: Tratamiento inoculado bajo sequía

Figura 18

Acumulación de biomasa seca en el vástago y la raíz.

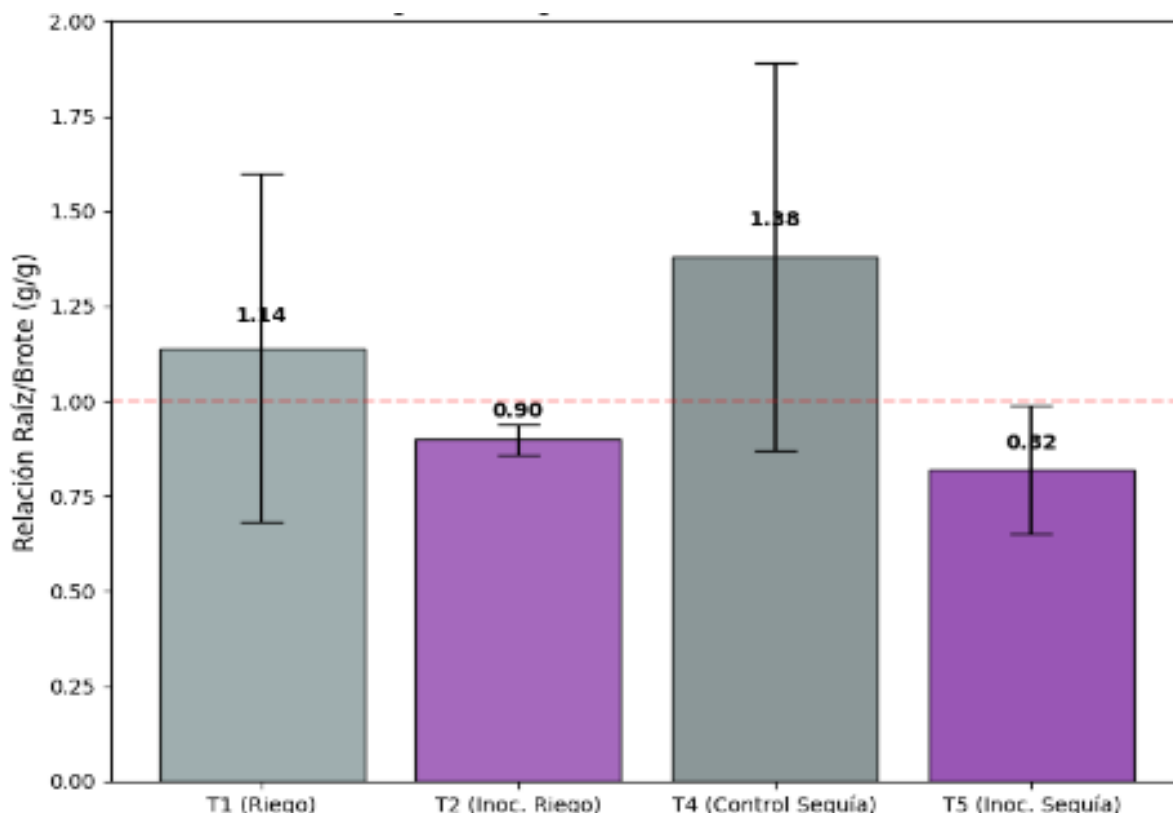


Nota: Biomasa seca obtenida por análisis gravimétrico. Las barras representan la media acumulada (n=3).

Los resultados de biomasa confirmaron que el microbioma nativo mitigó la "parada metabólica" inducida por la sequía, permitiendo una asignación de recursos equilibrada y productiva. El estrés hídrico severo redujo la biomasa total del control no inoculado (T4) en más del 60% respecto al control irrigado (T1). Sin embargo, el tratamiento inoculado (T5) recuperó significativamente el crecimiento, alcanzando una biomasa total estadísticamente similar o superior al control con riego óptimo (T2), con una notable inversión en tejido aéreo (vástago).

Figura 19

Alometría de la biomasa bajo estrés.



Nota: La altura de cada barra representa la media aritmética de la relación Raíz/Brote, la línea roja representa el umbral de equilibrio (1.0) que indica un desvío significativo hacia la biomasa radicular. Significancia ($p < 0.05$) entre ambos grupos.

Los fenotipos de asignación de recursos contrastaron marcadamente, en T4 las plantas no inoculadas mostraron un índice R/S elevado (1.38 ± 0.51). Esto indica una asignación desproporcionada a la raíz, donde el crecimiento del vástago se detuvo casi por completo, interpretado como un síntoma de estrés severo y "modo supervivencia". Las plantas inoculadas exhibieron un índice R/S equilibrado (0.82 ± 0.17), el cual fue estadísticamente similar al índice observado en las plantas control sanas (T2, 0.90).

El mantenimiento de un índice R/S bajo y la producción sostenida de biomasa aérea en T5, a pesar de las señales de déficit hídrico, se explica por la modulación de la señalización hormonal del estrés, específicamente la regulación del etileno (ET), facilitada por los microorganismos promotores del crecimiento vegetal (PGPR) (Dias et al., 2023; Tiepo et al., 2024). El cóctel microbiano contiene una alta abundancia del filo Proteobacteria (7461 ASV), incluyendo el género *Pseudomonas* y otros PGPR son reconocidos por su capacidad de producir la enzima ACC desaminasa (Gavilanes & Palacio, 2025).

La preservación de la biomasa aérea en T5 es consistente con el modelo de acción de la enzima ACC desaminasa. Dado que el inóculo es rico en *Pseudomonas* (género reconocido por esta actividad enzimática), sugerimos que la mitigación del estrés se logró mediante la escisión del ACC, reduciendo la señal de 'pánico' (etileno) y evitando la detención del crecimiento (Pascale et al., 2020). Al disminuir la concentración de ET, la planta inoculada (T5) no entra en el modo supervivencia que detiene el crecimiento aéreo. En consecuencia, la planta puede continuar la división celular y la elongación, lo que se traduce en la preservación de tejido fotosintético y una asignación balanceada de recursos, permitiendo la acumulación de biomasa total superior (Kumari et al., 2022).

La respuesta de modo supervivencia reportada en la literatura, donde el estrés hídrico típicamente incrementa la R:S priorizando la raíz a expensas del brote; por ejemplo, en maíz bajo sequía moderada, controles no inoculados han alcanzado valores de R:S de hasta 1.63 (Tiepo et al., 2024). Sin embargo, el valor de 0.82 en T5 se aproxima más al efecto de inoculantes específicos de alto rendimiento, como *Bacillus velezensis*, que bajo condiciones similares redujo la R:S a 0.49, redistribuyendo recursos hacia el crecimiento aéreo. Esta capacidad de T5 para evitar la desproporción en la asignación de carbono se atribuye a la abundancia de Proteobacteria y Actinobacteriota en el inóculo nativo; la producción de auxinas y citoquininas por géneros como *Azospirillum* y *Bacillus* contrarresta la señalización inhibitoria del ácido abscísico (ABA), promoviendo el crecimiento simultáneo de vástago y raíz (Calzavara et al., 2018; Kopecká et al., 2023; Rüger et al., 2021).

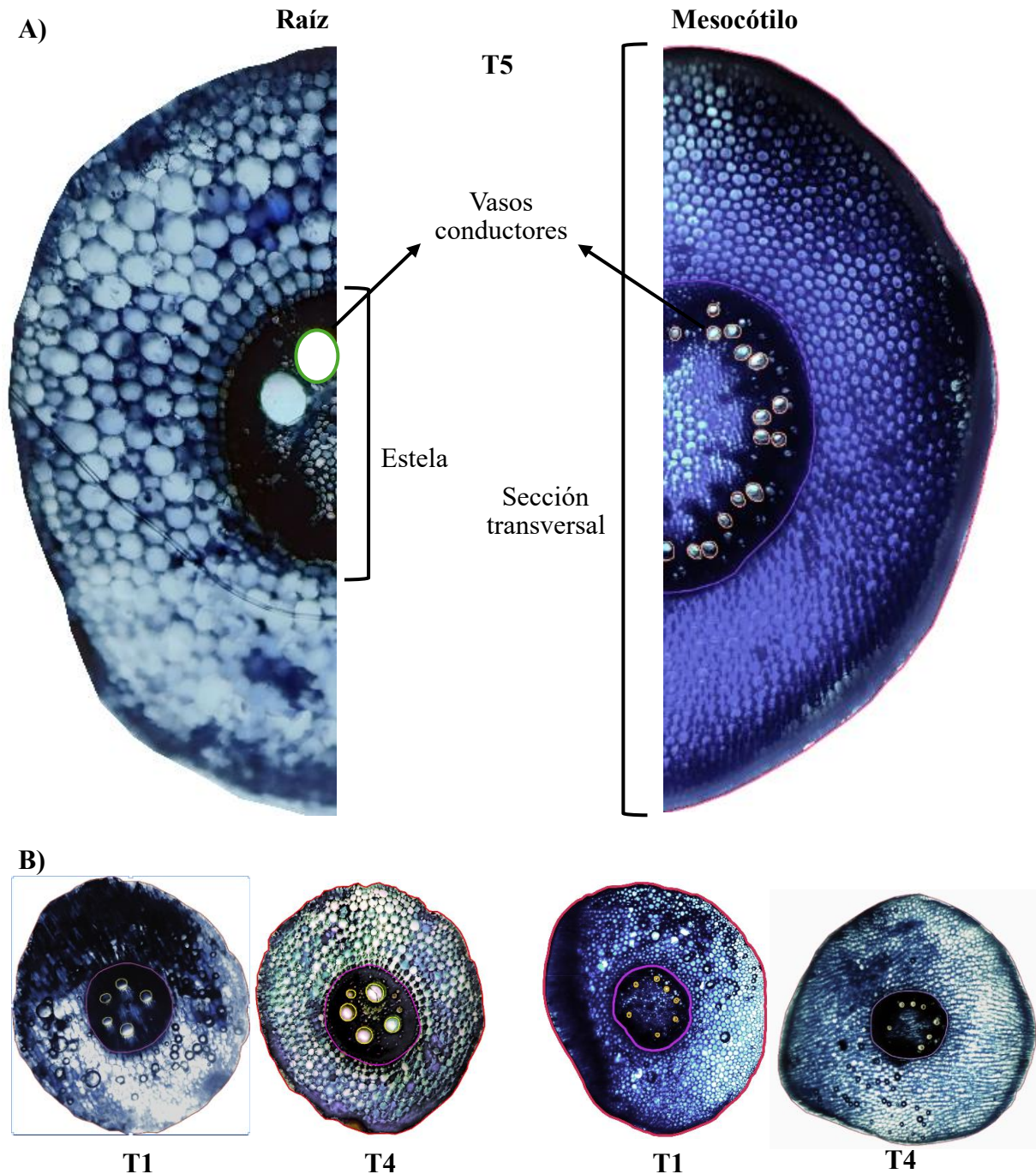
La inoculación evitó la detención del crecimiento aéreo en T5, sugiriendo una reducción efectiva de los niveles de etileno, una hormona que se acumula bajo estrés e inhibe la expansión celular. Esta observación se alinea con estudios donde la supresión transgénica o microbiana de la biosíntesis de etileno ha incrementado el rendimiento de grano en maíz bajo sequía de campo, y donde la inoculación con comunidades sintéticas (SynCom) ha logrado aumentar el Índice de Cosecha (HI) entre 3.2 y 4 veces en híbridos comerciales sometidos a estrés (Pascale et al., 2020). La preservación de biomasa en T5 se explica mecanísticamente por la actividad de la enzima ACC desaminasa, producida por géneros abundantes en el inóculo como *Pseudomonas*; al clivar el precursor del etileno (ACC), las bacterias disminuyen la señal de pánico metabólico, permitiendo que la planta mantenga procesos anabólicos y turgencia celular en lugar de entrar en senescencia prematura (Jiang et al., 2012; Kopecká et al., 2023).

3.5. Adaptación de la anatomía radicular

El análisis de la anatomía del tejido celular, particularmente del metaxilema, es esencial, ya que el diámetro de estos vasos es el principal determinante de la conductividad hidráulica axial de la raíz que es un parámetro importante para la eficiencia hídrica de la planta.

Figura 20

Micrografías de las secciones de la raíz y el mesocótilo.

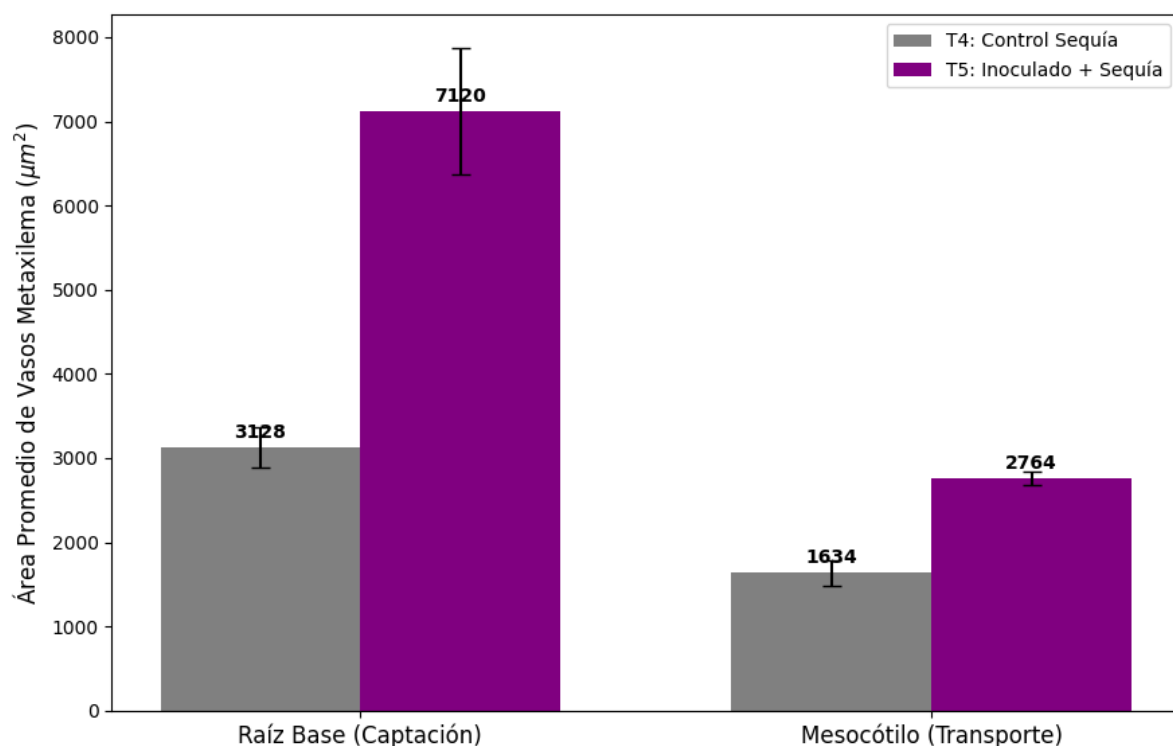


Nota: Micrografías ópticas de secciones transversales teñidas con azul de toluidina, capturadas por microscopia y procesadas en el software Imaje J. **A)** Panel Superior: Representación ilustrativa de las secciones del tejido vascular para T5 en la raíz (lado izquierdo) y el mesocótilo (lado derecho). **B)** Panel Inferior: Ilustraciones del tejido vascular para T1 y T4 en la raíz (lado izquierdo) y el mesocótilo (lado derecho).

La inoculación microbiana (T5) indujo una expansión evidente de los elementos vasculares en contraste con el fenotipo de constricción observado en el control de sequía (T4). El control bajo sequía (T4) presentó una constricción del cilindro vascular (estela) y vasos del metaxilema de menor calibre. El área promedio de los vasos del metaxilema en la base de la raíz fue de aproximadamente $3128 \mu\text{m}^2$. El tratamiento inoculado (T5) exhibió una estela expandida, con vasos de metaxilema visiblemente más amplios y numerosos. El análisis cuantitativo reveló que T5 desarrolló vasos con un área promedio de $7120 \mu\text{m}^2$ en la zona de absorción radicular, lo que constituye un incremento del 127% respecto al control T4. Este patrón de "tuberías grandes" se replicó en el tejido de transporte vertical (mesocótilo), donde T5 mostró vasos un 69% más amplios y un mayor número de elementos conductores (13.3 vs 7.0 vasos promedio).

Figura 21

Modificación de la arquitectura hidráulica vascular



Nota: La altura de cada columna representa el promedio del área transversal de los vasos del metaxilema. Diferencias significativas ($p < 0.01$) entre el tratamiento inoculado y el control estéril para ambos tipos de tejido la raíz y el mesocótilo.

Estos resultados demuestran que la inoculación mitigó la restricción vascular típica del estrés hídrico, promoviendo una anatomía orientada a la máxima eficiencia de transporte. La expansión masiva de los vasos del metaxilema es el resultado de la modulación hormonal ejercida por el inóculo, que prioriza el crecimiento vascular sobre la señalización de estrés (Calzavara et al., 2018; Zhan et al., 2019).

El inóculo se caracteriza por la alta abundancia del filo Proteobacteria (7461 ASV), que incluye géneros como *Pseudomonas* y *Azospirillum* géneros PGPR que son productores de auxinas (AIA), que son compuestos indólicos (Sanchez et al., 2024; Shrivastava et al., 2014). La auxina tiene un papel fundamental en la diferenciación del sistema vascular de la planta (Dias et al., 2023). La síntesis de auxina por las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) puede inducir una mayor diferenciación de las células del procambium en vasos (Calzavara et al., 2018).

El crecimiento del diámetro de la estela suele ser inhibido por altos niveles de etileno (ET), una hormona clave en la respuesta al estrés (Pascale et al., 2020). Bacterias como *Pseudomonas* son conocidas por producir la enzima ACC desaminasa (Shrivastava et al., 2014). Esta enzima escinde el ACC, el precursor inmediato del ET en la planta (Kopecká et al., 2023). Al reducir los niveles de ET, se atenúa la señal de estrés que ascendería desde la raíz para inhibir el crecimiento del vástago (Hochholdinger, 2009; Kim & Lee, 2023). La atenuación de esta señal permite que la expansión celular del xilema ocurra plenamente, facilitando el desarrollo de vasos más grandes y numerosos (Calzavara et al., 2018; Tiepo et al., 2024).

A nivel anatómico, el tratamiento inoculado T5 indujo una expansión vascular masiva en la raíz, desarrollando vasos de metaxilema con un área promedio de $7120 \mu\text{m}^2$, lo que representa un incremento del 127% respecto a los vasos severamente constrictos del control ($3128 \mu\text{m}^2$). Este grado de plasticidad es excepcional en comparación con la literatura; típicamente, el estrés hídrico reduce el número y calibre de los vasos entre un 0% y 20% como medida de seguridad (Weerathaworn et al., 1992), e incluso la inoculación con cepas promotoras como *Bacillus* sp. bajo condiciones óptimas de riego ha reportado incrementos de diámetro de solo un 31-36% (Zhan et al., 2019). El valor obtenido en T5 no solo revirtió la constricción del control, sino que restauró la capacidad hidráulica a niveles comparables a los de plantas de maíz sin estrés ($\sim 7667 \mu\text{m}^2$) (Tiepo et al., 2024). Esta respuesta se asocia directamente a la composición del inóculo nativo, rico en Proteobacteria (*Azospirillum*, *Pseudomonas*); la producción de auxinas (AIA) por estas bacterias estimula la diferenciación del cambium vascular y la expansión de los elementos traqueales, facilitando el transporte ascendente de agua y nutrientes (Calzavara et al., 2018).

Aunque la teoría clásica de tolerancia a la sequía sugiere reducir el diámetro vascular para minimizar el riesgo de cavitación (Carter et al., 2023), los resultados de T5 coinciden con modelos de alta productividad donde una mayor conductancia axial es necesaria para sostener la fotosíntesis (Hazman & Kabil, 2022). La viabilidad de esta estrategia arriesgada se explica por la regulación hormonal mediada por el microbioma. Al mantener bajos los niveles de la hormona del estrés que normalmente induciría el cierre estomático y la constricción vascular, la planta pudo mantener vasos expandidos y funcionales asegurando que la alta tasa de extracción de agua desde las raíces profundas fluyera sin restricciones hacia el vástago, evitando el fallo hidráulico (Protto et al., 2024).

IV. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

4.1 CONCLUSIONES

- La aplicación de la comunidad microbiana nativa confiere una tolerancia integral a la sequía en *Zea mays*, no solo al promover la exploración intensiva del suelo, sino al inducir una reprogramación sistémica al combinar la plasticidad morfológica radicular con una adaptación hidráulica superior. Esta estrategia mitigó la restricción metabólica y de crecimiento típica del estrés hídrico, permitiendo que la planta sostuviera un equilibrio óptimo en la asignación de recursos.
- El ensayo realizado en condiciones de invernadero demostró que el inóculo microbiano nativo actuó eficazmente como un bioestimulante en la fase pre-estrés, acelerando el vigor temprano y el desarrollo fenológico de las plántulas de maíz. Bajo condiciones de déficit hídrico, la comunidad microbiana facilitó una estrategia de evitación de la sequía en la planta, logrando mantener una homeostasis hídrica foliar consistente a expensas de una mayor y más rápida extracción de la humedad disponible del sustrato.
- La determinación de los rasgos de la Arquitectura del Sistema Radicular (RSA) confirmó que la inoculación revirtió la inhibición del crecimiento radicular inducida por la sequía. El microbioma nativo promovió una plasticidad fenotípica, caracterizada por un sistema radicular densamente ramificado, con una proliferación lateral significativamente mayor y incremento significativo de la profundidad máxima de enraizamiento en comparación con los controles.
- El análisis anatómico radicular reveló un mecanismo crucial de tolerancia, la inoculación indujo una expansión de los vasos del metaxilema. Este ensanchamiento vascular, que se replicó en el mesocótilo, mitigó la constricción hidráulica típica bajo estrés. Este aumento en la capacidad conductora axial fue el prerrequisito funcional que permitió el flujo eficiente de agua desde las raíces exploradoras profundas hacia el vástago, evitando el fallo hidráulico y preservando la biomasa aérea productiva.

4.2 RECOMENDACIONES

- Aíslar y caracterizar funcionalmente las cepas microbianas clave como Proteobacteria y Actinobacteriota cuantificando in vitro la actividad de ACC desaminasa y la producción de ácido indolacético (AIA), para establecer la relación causal entre la modulación hormonal bacteriana (auxinas/etileno) y la expansión masiva de los vasos del metaxilema y la proliferación lateral observada.

V. MATERIALES DE REFERENCIA

Referencias bibliográficas

- About Jaoudé, R., Luziatelli, F., Ficca, A. G., & Ruzzi, M. (2025). Soil microbiome transplantation to enhance the drought response of *Salvia officinalis* L. *Frontiers in Microbiology*, 16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1553922>
- Armanhi, J. S. L., de Souza, R. S. C., Biazotti, B. B., Yassitepe, J. E. de C. T., & Arruda, P. (2021). Modulating Drought Stress Response of Maize by a Synthetic Bacterial Community. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.747541>
- Barandiarán, M. (2020). *AMARILLO DURO MANUAL TÉCNICO DEL CULTIVO DE MAÍZ* Ministerio de Agricultura y Riego.
- Barón, V. (2021). COMUNIDADES SINTÉTICAS MICROBIANAS, UNA ALTERNATIVA PROMETEDORA PARA LA AGRICULTURA. *UNIVERSIDAD DE LOS ANDES*.
- Basantes, F., Aragón, J. P., & Albuja, M. (2022). Cultivos Andinos de importancia agro productiva y comercial en la Zona 1 del Ecuador. *Editorial UTN*, 1.
- Begna, T. (2020). Effects of Drought Stress on Crop Production and Productivity. *International Journal of Research Studies in Agricultural Sciences*, 6(9), 34–43. <https://doi.org/10.20431/2454-6224.0609005>
- Bogati, K., & Walczak, M. (2022a). The Impact of Drought Stress on Soil Microbial Community, Enzyme Activities and Plants. In *Agronomy* (Vol. 12, Issue 1). MDPI. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010189>
- Bonkowski, M., Tarkka, M., Razavi, B. S., Schmidt, H., Blagodatskaya, E., Koller, R., Yu, P., Knief, C., Hochholdinger, F., & Vetterlein, D. (2021). Spatiotemporal Dynamics of Maize (*Zea mays* L.) Root Growth and Its Potential Consequences for the Assembly of the Rhizosphere Microbiota. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 12). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.619499>
- Calzavara, A. K., Paiva, P. H. G., Gabriel, L. C., Oliveira, A. L. M., Milani, K., Oliveira, H. C., Bianchini, E., Pimenta, J. A., de Oliveira, M. C. N., Dias-Pereira, J., & Stolf-Moreira, R. (2018). Associative bacteria influence maize (*Zea mays* L.) growth, physiology and root anatomy under different nitrogen levels. *Plant Biology*, 20(5), 870–878. <https://doi.org/10.1111/plb.12841>

- Carter, K. R., Nachtsheim, A. C., Dickman, L. T., Moore, E. R., Negi, S., Heneghan, J. P., Sabella, A. J., Steadman, C. R., Albright, M. B. N., Anderson-Cook, C. M., Comas, L. H., Harris, R. J., Heikoop, J. M., Lubbers, N., Marina, O. C., Musa, D., Newman, B. D., Perkins, G. B., Twary, S., ... Sevanto, S. (2023). Drought conditioning of rhizosphere microbiome influences maize water use traits. *Plant and Soil*, 492(1–2), 587–604. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06204-2>
- Chaudhry, V., Runge, P., Sengupta, P., Doehlemann, G., Parker, J. E., & Kemen, E. (2021). Shaping the leaf microbiota: Plant-microbe-microbe interactions. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 72, Issue 1, pp. 36–56). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa417>
- Chimungu, J. G. (2015). *ROOT ANATOMICAL TRAITS FOR EFFICIENT WATER ACQUISITION UNDER DROUGHT IN MAIZE (Zea mays L.)*.
- Chimungu, J. G., Loades, K. W., & Lynch, J. P. (2015). Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (Zea Mays). *Journal of Experimental Botany*, 66(11), 3151–3162. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv121>
- Dias, A. C., Alves, G. C., da Silva, T. F. R., & Reis, V. M. (2023). Inoculation effects of growth-promoting bacteria on corn root architecture: influence of nitrogen levels, bacterial populations, and plant genotypes. *Revista Brasileira de Ciencia Do Solo*, 47. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20230059>
- Endicott, S., Brueland, B., Keith, R., Schon, R., Bremer, C., Farnham, D., Debruin, J., Clausen, C., Strachan, S., & Carter, P. (2015). *Maíz Crecimiento y desarrollo*. www.pioneer.com
- FAO. (2023). The impact of disasters on agriculture and food security 2023. In *The impact of disasters on agriculture and food security 2023*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc7900en>
- FAO. (2024). Perspectivas de cosechas y situación alimentaria. Informe mundial trianual. In *Perspectivas de cosechas y situación alimentaria* (1st ed.). FAO. <https://doi.org/10.4060/cd0022es>
- Galindo-Castañeda, T., Lynch, J. P., Six, J., & Hartmann, M. (2022). Improving Soil Resource Uptake by Plants Through Capitalizing on Synergies Between Root Architecture and Anatomy and Root-Associated Microorganisms. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.827369>
- Gavilanes, A., & Palacio, F. (2025). *Desarrollo de una comunidad microbiana sintética para inducir tolerancia a la sequía en papa (Solanum tuberosum)*.
- Gifford, M. L., Xu, G., Dupuy, L. X., Vissenberg, K., & Rebetzke, G. (2024). Root architecture and rhizosphere-microbe interactions. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 75, Issue 2, pp. 503–507). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad488>

- Gu, Z., Hu, C., Gan, Y., Zhou, J., Tian, G., & Gao, L. (2024). Role of Microbes in Alleviating Crop Drought Stress: A Review. In *Plants* (Vol. 13, Issue 3). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/plants13030384>
- Guardiola, C., Figueroa, M., Pacheco, A., & Senés, C. (2021). Native microbial consortia improve maize shoot and root systems at early developmental stages in a seedbed assay. *Scientia Fungorum*, 51, e1329. <https://doi.org/10.33885/sf.2021.51.1329>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., & Caño-Delgado, A. I. (2020). *The physiology of plant responses to drought*. <https://www.science.org>
- Hazman, M., & Brown, K. M. (2018). Progressive drought alters architectural and anatomical traits of rice roots. *Rice*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/s12284-018-0252-z>
- Hazman, M. Y., & Kabil, F. F. (2022). Maize root responses to drought stress depend on root class and axial position. *Journal of Plant Research*, 135(1), 105–120. <https://doi.org/10.1007/s10265-021-01348-7>
- Hochholdinger, F. (2009). The Maize Root System: Morphology, Anatomy, and Genetics. In *Handbook of Maize: Its Biology* (pp. 145–160). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-79418-1_8
- Hostetler, A. N., Morais De Sousa Tinoco, S., & Sparks, E. E. (2024). Root responses to abiotic stress: A comparative look at root system architecture in maize and sorghum. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 75, Issue 2, pp. 553–562). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad390>
- Ievinsh, G. (2023). Water Content of Plant Tissues: So Simple That Almost Forgotten? In *Plants* (Vol. 12, Issue 6). MDPI. <https://doi.org/10.3390/plants12061238>
- IPCC. (2019). *Calentamiento global de 1,5 °C* (3rd ed.). www.environmentalgraphiti.org
- Ipiates, O., & Cuichán, M. (2024). *Encuesta de Superficie y Producción Agropecuaria Continua (ESPAC)*.
- Jiang, T., Fountain, J., Davis, G., Kemerait, R., Scully, B., Lee, R. D., & Guo, B. (2012). Root Morphology and Gene Expression Analysis in Response to Drought Stress in Maize (*Zea mays*). *Plant Molecular Biology Reporter*, 30(2), 360–369. <https://doi.org/10.1007/s11105-011-0347-9>
- Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M., & Sharma, A. (2020a). The impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences (Switzerland)*, 10(16). <https://doi.org/10.3390/app10165692>

- Kim, K. H., & Lee, B. M. (2023). Effects of Climate Change and Drought Tolerance on Maize Growth. In *Plants* (Vol. 12, Issue 20). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/plants12203548>
- Kopecká, R., Kameniarová, M., Černý, M., Brzobohatý, B., & Novák, J. (2023). Abiotic Stress in Crop Production. In *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 24, Issue 7). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/ijms24076603>
- Kumari, V. V., Banerjee, P., Verma, V. C., Sukumaran, S., Chandran, M. A. S., Gopinath, K. A., Venkatesh, G., Yadav, S. K., Singh, V. K., & Awasthi, N. K. (2022). Plant Nutrition: An Effective Way to Alleviate Abiotic Stress in Agricultural Crops. In *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 23, Issue 15). MDPI. <https://doi.org/10.3390/ijms23158519>
- Luo, C., He, Y., & Chen, Y. (2025). Rhizosphere microbiome regulation: Unlocking the potential for plant growth. In *Current Research in Microbial Sciences* (Vol. 8). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100322>
- Lynch, J. P. (2018). Rightsizing root phenotypes for drought resistance. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 69, Issue 13, pp. 3279–3292). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery048>
- Maurel, C., & Nacry, P. (2020). Root architecture and hydraulics converge for acclimation to changing water availability. *Nature Plants*, 6(7), 744–749. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0684-5>
- Metcalf, D. (2006). CÁLCULO DE DINÁMICAS DE RAÍZ EN ECOSISTEMAS TROPICALES Manual de campo. University of Edinburgh.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería. (2024). *Informe del análisis de los determinantes de la productividad de maíz amarillo duro 2023*.
- Noein, B., & Soleymani, A. (2022). Corn (*Zea mays* L.) Physiology and Yield Affected by Plant Growth Regulators Under Drought Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(2), 672–681. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10332-3>
- Ortega. (2023). *IMPACTOS DE LA SEQUÍA EN EL CAMPO Y EN LAS CIUDADES*. https://www.researchgate.net/profile/David-Ortega-Gaucin/publication/370632106_Impactos_de_la_sequia_en_el_campo_y_en_las_ciudades/links/645adb822edb8e5f094b069b/Impactos-de-la-sequia-en-el-campo-y-en-las-ciudades.pdf#page=7
- Ortega, I. S. (2014). Maíz I (*Zea mays*). *Reduca (Biología)*. *Serie Botánica*, 7(2), 151–171.
- Oyebamiji, Y. O., Adigun, B. A., Shamsudin, N. A. A., Ikmal, A. M., Salisu, M. A., Malike, F. A., & Lateef, A. A. (2024). Recent Advancements in Mitigating Abiotic Stresses in Crops. In

- Horticulturae* (Vol. 10, Issue 2). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/horticulturae10020156>
- Pascale, A., Proietti, S., Pantelides, I. S., & Stringlis, I. A. (2020). Modulation of the Root Microbiome by Plant Molecules: The Basis for Targeted Disease Suppression and Plant Growth Promotion. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 10). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01741>
- Protto, V., Bauget, F., Rishmawi, L., Nacry, P., & Maurel, C. (2024). Primary, seminal and lateral roots of maize show type-specific growth and hydraulic responses to water deficit. *Plant Physiology*, 194(4), 2564–2579. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad675>
- Rahman, G., Jung, M. K., Kim, T. W., & Kwon, H. H. (2025). Drought impact, vulnerability, risk assessment, management and mitigation under climate change: A comprehensive review. In *KSCE Journal of Civil Engineering* (Vol. 29, Issue 1). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/j.kscej.2024.100120>
- Rowe, R. (2018). *SOIL MOISTURE*.
- Rüger, L., Feng, K., Dumack, K., Freudenthal, J., Chen, Y., Sun, R., Wilson, M., Yu, P., Sun, B., Deng, Y., Hochholdinger, F., Vetterlein, D., & Bonkowski, M. (2021). Assembly Patterns of the Rhizosphere Microbiome Along the Longitudinal Root Axis of Maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.614501>
- Sanchez, Lozano, Angel., Ramirez, Dario., Barriga, Noelia., Urresta, Luis., Garzon, Brigitte., Proaño, Stefania., Andrade, Hector., & Leon, Antonio. (2024). The Bacterial Root Microbiome in Ecuadorian Andean Maize. *Agronomy*, 14(12). <https://doi.org/10.3390/agronomy14122878>
- Sári, D., Ferroudj, A., Dávid, S., El-Ramady, H., Faizy, S., Ibrahim, S., Mansour, H., Brevik, E., Solberg, S., & Prokisch, J. (2024). Drought Stress Under a Nano-Farming Approach: A Review. *Egyptian Journal of Soil Science*, 64(1), 0–0. <https://doi.org/10.21608/ejss.2023.239634.1668>
- Shrivastava, S., Prasad, R., & Varma, A. (2014). *Anatomy of Root from Eyes of a Microbiologist* (pp. 3–22). https://doi.org/10.1007/978-3-642-54276-3_1
- Swift, J. F., Kolp, M. R., Carmichael, A., Ford, N. E., Hansen, P. M., Sikes, B. A., Kleiner, M., & Wagner, M. R. (2023). *Environmental legacy effects impact maize growth and microbiome assembly under drought stress*. <https://doi.org/10.1101/2023.04.11.536405>
- Szoboszlay, M., Lambers, J., Chappell, J., Kupper, J. V., Moe, L. A., & McNear, D. H. (2015). Comparison of root system architecture and rhizosphere microbial communities of Balsas teosinte and domesticated corn cultivars. *Soil Biology and Biochemistry*, 80, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.001>

- Tiepo, A. N., Fávoro, M. H., Amador, T. S., Tavares, L. F., Hertel, M. F., Calzavara, A. K., de Oliveira, A. L. M., Oliveira, H. C., Dias-Pereira, J., de Araújo, H. H., Bianchini, E., Pimenta, J. A., & Stolf-Moreira, R. (2024). Associative Bacteria and Arbuscular Mycorrhizal Fungus Increase Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.) through Morphoanatomical, Physiological, and Biochemical Changes. *Plants*, 13(12). <https://doi.org/10.3390/plants13121667>
- USDA. (2025). *World Agricultural Production*.
- Wang, P., Marsh, E. L., Kruger, G., Lorenz, A., & Schachtman, D. P. (2020). Belowground microbial communities respond to water deficit and are shaped by decades of maize hybrid breeding. *Environmental Microbiology*, 22(3), 889–904. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14701>
- Weerathaworn, P., Soldati, A., & Stamp, P. (1992). Anatomy of Seedling Roots of Tropical Maize (*Zea mays* L.) Cultivars at Low Water Supply. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 43, Issue 253). <http://jxb.oxfordjournals.org/>
- Wu, J., Wang, J., Hui, W., Zhao, F., Wang, P., Su, C., & Gong, W. (2022). Physiology of Plant Responses to Water Stress and Related Genes: A Review. In *Forests* (Vol. 13, Issue 2). MDPI. <https://doi.org/10.3390/f13020324>
- Yan, H., Cong, M., Hu, Y., Qiu, C., Yang, Z., Tang, G., Xu, W., Zhu, X., Sun, X., & Jia, H. (2022). Biochar-mediated changes in the microbial communities of rhizosphere soil alter the architecture of maize roots. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1023444>
- Yim, B., Heider, M. A., Bloem, E., Vetterlein, D., Behr, J. H., Babin, D., & Smalla, K. (2025). Exploring the potential of seed inoculation with microbial consortia to mitigate drought stress in maize plants under greenhouse conditions. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-07110-x>
- Zhan, A., Liu, J., Yue, S., Chen, X., Li, S., & Bucksch, A. (2019). Architectural and anatomical responses of maize roots to agronomic practices in a semi-arid environment. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 182(5), 751–762. <https://doi.org/10.1002/jpln.201800560>
- Zhang, Y., Wu, X., Wang, X., Dai, M., & Peng, Y. (2024). Crop root system architecture in drought response. In *Journal of Genetics and Genomics*. Institute of Genetics and Developmental Biology. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2024.05.001>

ANEXOS

Anexo 1

Proceso de preparación del inóculo microbiano y cultivo.



Nota: Serie de fotografías que documentan la manipulación inicial del suelo con historial de sequía y el proceso de inoculación y cultivo.

Anexo 2

Fotografía del montaje experimental en el sistema rizotrópico.



Nota: Esterilización del sustrato de turba/perlita e Implementación de las unidades de rizotrópico, observándose la configuración experimental y el ángulo de la lámina de vidrio transparente, la cual se utilizó para facilitar la visualización y el registro del desarrollo de las raíces contra la superficie observable.

Anexo 3

Aspecto visual de las plantas previo a la inducción del estrés hídrico (Estado V5).



Nota: Comparación visual de la homogeneidad de los grupos experimentales (T1 a T6), que corresponde al estado fenológico V5, antes de la suspensión del riego para inducir la sequía.

Anexo 4

Método gravimétrico del cálculo de la cantidad de agua en la planta y el sustrato.



Nota: En el caso de la cuantificación del contenido de agua en la planta se lo realizó tomando las 2 hojas mejor desarrolladas de cada planta mientras que el sustrato se tomó una muestra de suelo realizando una excavación longitudinal a la raíz de la planta.

Anexo 5

Contraste fenotípico al final del periodo de sequía (Día 21) y sistema rizotron.



Nota: Imágenes comparativas del aspecto aéreo de las plantas cosechadas y de las raíces lavadas, documentando la diferencia visual de los síntomas de estrés entre el control no inoculado (T4) y la mitigación del estrés lograda en el tratamiento inoculado (T5). Sistema rizotron después del lavado de las raíces para el procesamiento de imágenes.

Anexo 6

Tabla de datos crudos de Arquitectura Radicular (RSA).

T	Rep	Profundidad máxima de la raíz general (cm)	Número de raíces nodales	Longitud raíces principales (cm)	Densidad de ramificación raíz principal (raíces/cm)	Longitud total de raíces laterales (cm)	Longitud total de la raíz (cm)	Número de puntas de raíces
T1	1	15,4	4	13,1	0,255	56,16	78,6	20
	2	27,3	2	14,5	0,210	59,8	71,4	15
	3	2,9	4	9,6	0,226	57,4	93,1	21
T2	1	39,5	4	14,2	0,354	73,16	87,5	31
	2	31,2	5	11,8	0,368	71,9	65,3	24
	3	37,7	5	17,1	0,385	74,6	101,2	39
T3	1	22,8	4	10,0	0,266	53,15	75,3	20
	2	19,3	3	15,3	0,296	52	64,1	19
	3	19,5	3	11,2	0,248	54	80,6	20
T4	1	25,4	2	8,5	0,236	42,26	55,2	13
	2	23,7	3	7,0	0,188	40,8	63,7	12
	3	24,5	4	10,0	0,248	43,1	56,4	14
T5	1	33,5	5	11,0	0,312	81,26	93,0	29
	2	40,9	4	14,3	0,404	79,9	106,4	43
	3	30,1	4	10,0	0,318	82,7	94,3	30
T6	1	18,5	5	11,2	0,257	50,46	70,1	18
	2	39,8	3	9,2	0,247	49,2	68,9	17
	3	22,3	3	8,5	0,197	51,6	91,3	18

Nota: La siguiente tabla detalla las mediciones individuales (n=3) de los rasgos arquitectónicos radicales cuantificados mediante visualización directa y en el software RhizoVision Explorer para cada tratamiento, al finalizar el periodo de sequía. Se incluyen la profundidad máxima y la longitud total de las raíces laterales y el número de puntas de raíces.

Anexo 7

Tabla de datos crudos morfométricos y de biomasa.

T	Rep	PESO_SECO (gr)		Relación R/S
		Vástago	Raíz	
T1	1	0,1508	0,1165	1,14
	2	0,1219	0,1225	
	3	0,0988	0,1632	
T2	1	0,279	0,2645	0,90
	2	0,3533	0,3155	
	3	0,2675	0,2336	
T3	1	0,1345	0,1953	1,36
	2	0,1535	0,2059	
	3	0,1751	0,2272	
T4	1	0,2651	0,2261	1,38
	2	0,1249	0,1779	
	3	0,0951	0,1775	
T5	1	0,3162	0,3138	0,82
	2	0,3352	0,279	
	3	0,3836	0,2468	
T6	1	0,1501	0,1702	1,15
	2	0,1422	0,1646	
	3	0,0828	0,0956	

Nota: Contiene los datos individuales (n=3) de la biomasa seca de raíz y vástago, así como la Relación Raíz/Brote (R/S), que fueron analizados al final del experimento y sirvieron de base para los análisis de la asignación de biomasa.

Anexo 8

Tabla de datos crudos del % contenido de agua en planta.

T	Rep	Dia 0	Dia 7	Dia 14	Dia 21
T1	1	90,49	91,12	87,44	93,07
	2	91,67	91,52	90,82	91,75
	3	88,29	90,29	87,73	92,49
T2	1	90,84	96,93	91,12	89,36
	2	92,04	93,55	89,75	89,14
	3	90,85	82,45	91,72	90,07
T3	1	91,09	88,19	84,71	90,94

	2	88,76	89,88	86,82	87,24
	3	93,35	91,41	89,86	89,38
T4	1	96,28	89,54	74,57	61,58
	2	90,32	90,97	77,82	79,10
	3	94,03	89,49	79,02	76,00
T5	1	97,64	89,53	90,91	91,37
	2	91,16	91,87	89,70	91,20
	3	90,32	89,56	91,04	91,39
T6	1	91,00	92,60	72,59	73,41
	2	93,15	88,76	77,82	74,75
	3	92,68	91,29	85,80	76,35

Nota: Detalle de las mediciones individuales del contenido de agua (CA) foliar, Los datos crudos sustentan las curvas de dinámica hídrica presentadas en el Capítulo III.

Anexo 9

Tabla de datos crudos del % contenido de humedad en sustrato.

T	Rep	Dia 0	Dia 7	Dia 14	Dia 21
T1	1	57,80	51,08	53,27	58,90
	2	55,64	53,20	60,77	56,75
	3	56,84	59,26	57,72	60,74
T2	1	48,23	43,49	40,26	45,57
	2	47,43	42,25	49,38	52,23
	3	47,40	40,97	47,59	40,26
T3	1	47,01	46,72	50,00	50,32
	2	47,39	48,53	49,41	48,21
	3	43,91	47,62	51,20	47,98
T4	1	52,66	50,47	57,54	13,63
	2	23,10	48,01	38,52	19,28
	3	82,55	50,14	47,90	27,65
T5	1	44,74	29,53	23,47	25,85
	2	45,33	38,92	20,07	18,01
	3	48,42	25,72	21,73	16,49
T6	1	49,68	36,71	34,08	25,06
	2	49,08	48,74	52,11	22,54
	3	45,66	50,37	43,42	18,86

Nota: Detalle de las mediciones individuales de humedad Gravimétrica del sustrato. Los datos crudos sustentan las curvas de dinámica hídrica presentadas en el Capítulo III.

Anexo 10

Tabla de datos crudos de anatomía radicular del mesocótilo.

T	REP	Área Total (μm^2)	Área Estela (μm^2)	Num Vasos	Área Prom Vaso (μm^2)	Relación Área Estela / Área Transversal
T1	1	6851354,57	791420,47	7	2360,16217	0,11551299
	2	7025010,12	815300,41	8	2606,08571	0,11605683
	3	6689156,65	763282,88	6	2221,42167	0,11410749
T2	1	4753168,2	675578,35	11	2635,08455	0,14213222
	2	4899420,77	696800,22	10	3209,329	0,14222094
	3	4627019,88	654906,41	10	3094,515	0,14153957
T3	1	8335838,99	974784,06	9	2778,14625	0,11693893
	2	8542040,84	1002100,72	8	2998,73125	0,11731397
	3	8102480,21	940814,55	8	2673,79167	0,11611439
T4	1	5482425,24	474398,92	7	1649,63286	0,08653085
	2	5668843,45	492100,88	7	1776,72571	0,08680799
	3	5283015,14	452707,3	7	1476,12286	0,08569109
T5	1	6031567,15	1031313,21	17	2858,42813	0,17098595
	2	6249794,31	1073200,55	14	2729,56786	0,17171774
	3	5825741,31	1005504,9	9	2706,28	0,1725969
T6	1	4048687,69	574409,77	10	2670,604	0,14187554
	2	4175681,26	591300,11	8	2905,51	0,14160566
	3	3928361,55	556906,47	8	2404,98	0,14176558

Nota: Datos individuales (n=33) de las variables anatómicas radiculares, incluyendo el área y número de vasos del metaxilema,, y el área de la estela, cuantificados mediante el software ImageJ para el mesocótilo.

Anexo 11

Tabla de datos crudos de anatomía radicular de la raíz.

T	REP	Área Total (μm^2)	Área Estela (μm^2)	N Vasos	Área Prom Vaso (μm^2)	Relación Área Estela / Área Transversal
T1	1	1509918,17	196888,94	6	2944,672	0,13039709
	2	1578205,54	201900,12	5	3172,754	0,12793018
	3	1463202,11	191443,77	5	2775,972	0,13083891
T2	1	1136498,96	176323,22	6	2934,87167	0,15514596
	2	1184208,65	182900,55	6	3158,95833	0,1544496

	3	1098585,55	170876,66	5	3161,68167	0,15554242
	1	1095315,98	169747,51	5	2708,614	0,15497584
T3	2	1132123,11	174500,66	6	2918,284	0,15413576
	3	1059249,74	163935,98	5	2361,684	0,15476613
	1	794395,57	130854,97	4	3272,446	0,16472268
T4	2	820482,41	135900,84	5	3253,735	0,16563529
	3	760138,54	125491,11	5	2859,728	0,16508979
	1	1799190,49	257726,57	6	6367,785	0,14324585
T5	2	1858492,77	267900,3	5	7870,23667	0,14414923
	3	1712183,12	248870,14	6	7123,79167	0,14535253
	1	892931,86	114830,25	5	2055,18	0,12859912
T6	2	926708,14	118900,24	4	2263,906	0,12830387
	3	859707,41	109303,55	5	1811,328	0,12714041

Nota: Datos individuales (n=33) de las variables anatómicas radiculares, incluyendo el área y número de vasos del metaxilema, y el área de la estela, cuantificados mediante el software ImageJ para la raíz.

Anexo 12

Análisis de Varianza (ANOVA) para la altura de la planta al finalizar el experimento (Semana 6).

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados (SS)	Grados de Libertad (df)	Cuadrado Medio (MS)	Valor F	Probabilidad (p-value)
Tratamiento	1262.43	5	252.49	6.64	< 0.001*
Error (Residual)	3649.66	96	38.02		
Total	4912.09	101			

Nota: El asterisco (*) indica diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95% ($p < 0.05$).

Anexo 13

Análisis de Varianza (ANOVA) para el Contenido de Humedad del Suelo en la etapa media de estrés.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados (SS)	Grados de Libertad (df)	Cuadrado Medio (MS)	Valor F	Probabilidad (p-value)
Tratamiento	2183.09	5	436.62	12.30	< 0.001*
Error (Residual)	426.10	12	35.51		
Total	2609.19	17			

Nota: El asterisco (*) indica diferencias significativas ($p < 0.05$).

Anexo 14

Análisis de Varianza (ANOVA) para el Contenido de Agua (CA) al finalizar el periodo de estrés (Día 21).

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados (SS)	Grados de Libertad (df)	Cuadrado Medio (MS)	Valor F	Probabilidad (p-value)
Tratamiento	1198.95	5	239.79	15.35	< 0.001*
Error (Residual)	187.44	12	15.62		
Total	1386.39	17			

Nota: El asterisco (*) indica diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95% ($p < 0.05$).

Anexo 15

Análisis de Varianza (ANOVA) para la Relación Raíz/Brote (R/S)

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados (SS)	Grados de Libertad (df)	Cuadrado Medio (MS)	Valor F	Probabilidad (p-value)
Tratamiento	0.790	5	0.158	1.88	0.171 (ns)
Error (Residual)	1.009	12	0.084		
Total	1.799	17			

Nota: El asterisco (*) indica diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95% ($p < 0.05$).

Anexo 16

Tablas de Análisis de Varianza para la Arquitectura Radicular y Anatomía Vascular

Variable Dependiente	GL (Trat)	GL (Error)	Valor F	Valor p	Significancia
Arquitectura Radicular					
Longitud Raíces Laterales (cm)	5	12	357.65	< 0.001	***
Densidad de Ramificación	5	12	11.89	< 0.001	***
Profundidad Máxima (cm)	5	12	3.57	0.033	*
Anatomía Vascular					
Área Estela Raíz Base (μm^2)	5	12	202.13	< 0.001	***

Área Prom. Vaso Raíz Base (μm^2)	5	12	73.86	< 0.001	***
Área Prom. Vaso Mesocótilo (μm^2)	5	12	16.94	< 0.001	***
Nº Vasos Mesocótilo	5	12	5.41	0.008	**

Nota: Grados de libertad; *** (p < 0.001); ** (p < 0.01); * (p < 0.05). Modelo: ANOVA de una vía comparando tratamientos T1 a T6.

Anexo 17

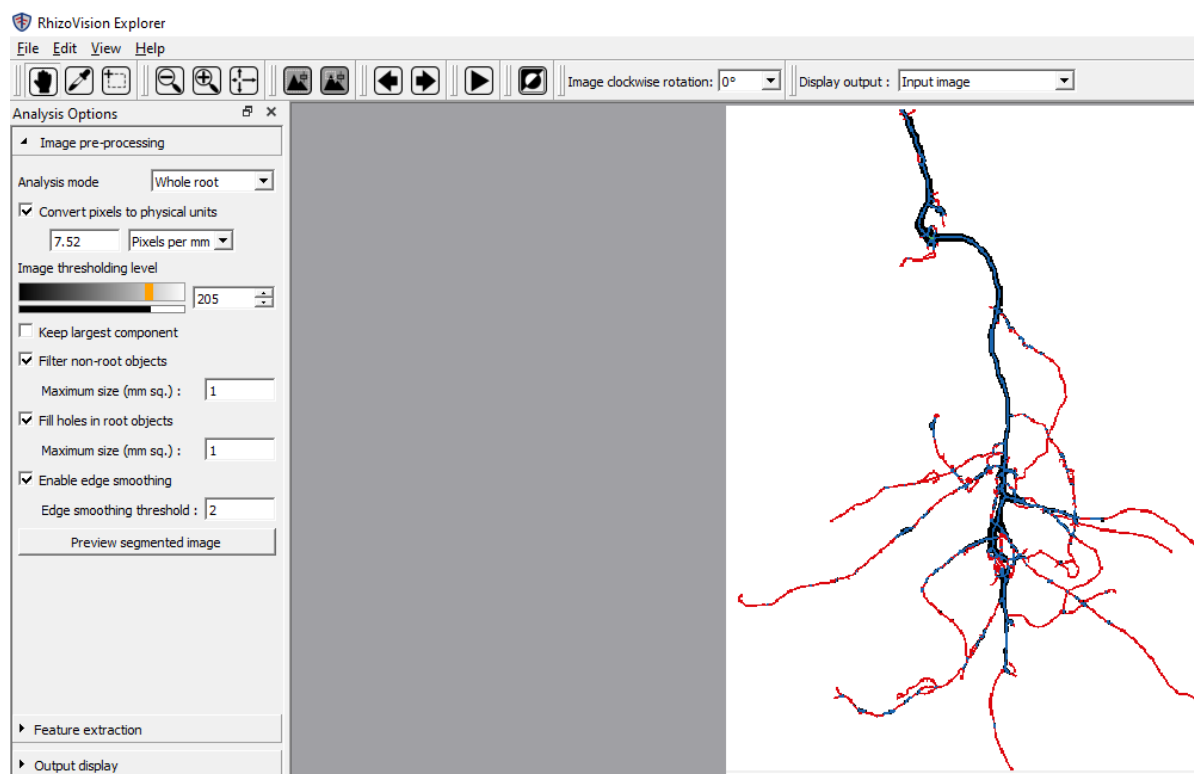
Resumen de la Prueba Post-Hoc (Tukey HSD, alpha=0.05).

Variable Analizada	Diferencia de Medias (T5 - T4)	Valor p ajustado	¿Es significativa?	Interpretación Biológica
Longitud Raíces Laterales	+39.23 cm	0.000	SÍ	T5 desarrolló casi 40 cm más de red de exploración que T4.
Densidad de Ramificación	+0.12 n/cm	0.006	SÍ	T5 es significativamente más compleja/ramificada.
Área Estela (Raíz Base)	+127,416 (μm^2)	0.000	SÍ	T5 duplicó la infraestructura central de transporte.
Área Vaso (Raíz Base)	+3,992 (μm^2)	0.000	SÍ	La conductividad hidráulica es masivamente superior en T5.
Área Vaso (Mesocótilo)	+1,130 (μm^2)	0.000	SÍ	El transporte vertical también se optimizó estadísticamente.
Nº Vasos (Mesocótilo)	+6.33 unid.	0.010	SÍ	T5 formó casi el doble de canales de transporte.
Profundidad Máxima	+10.30 cm	0.559	NO	Aunque T5 fue más profunda (34 vs 24 cm), la variabilidad en T1 y T6 hizo que esta diferencia específica no fuera estadísticamente "única" en el ajuste global, aunque la tendencia biológica es clara.

Nota: Se presentan los resultados detallados de la prueba post-hoc utilizada para determinar las diferencias específicas entre las medias de los tratamientos, confirmando las diferencias estadísticamente significativas entre los grupos clave.

Anexo 18

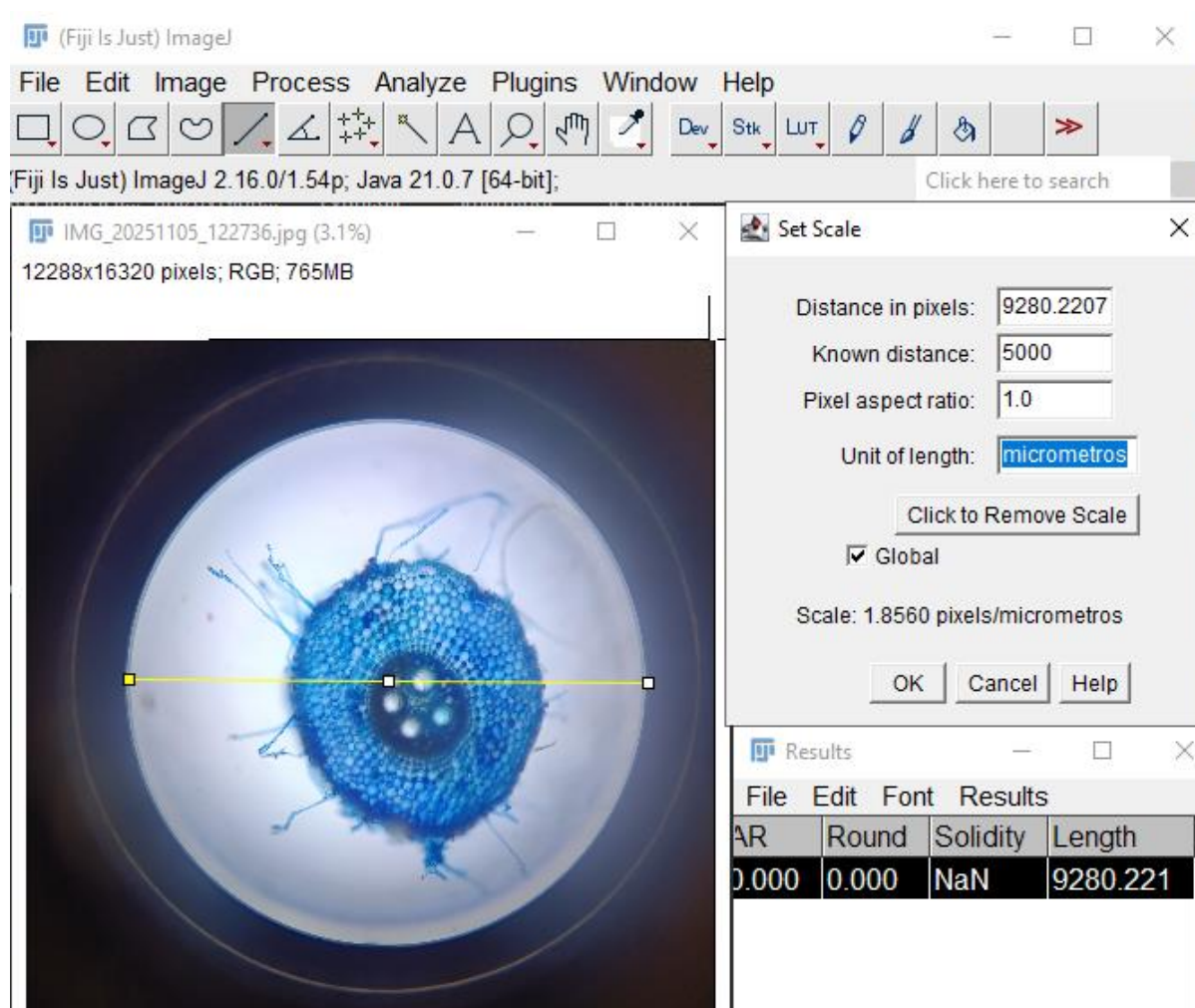
Captura de pantalla de la interfaz de configuración en RhizoVision Explorer.



Nota: La imagen evidencia el ingreso del valor de resolución (DPI) o la escala de píxeles calculada, La calibración se fundamentó en una relación de proporcionalidad directa. Se estableció midiendo la longitud física total de una raíz control (L_{real}) mediante estandarización manual, la cual se contrastó con su longitud digital en la imagen no calibrada (L_{px}). El cociente resultante (L_{real}/L_{px}) determinó el factor de conversión (píxeles por milímetro) ingresado en RhizoVision Explorer, asegurando que todas las mediciones morfométricas posteriores reflejaran las dimensiones biológicas reales con precisión

Anexo 19

Captura de pantalla de la interfaz de configuración en Imaje J



Nota: La calibración métrica se fundamentó en el diámetro físico del campo de visión (FOV), calculado teóricamente a partir del número de campo del ocular ($FN = 20 \text{ mm}$). Mediante la relación $FOV = FN/Aumento$, se determinaron distancias reales de $5000 \mu\text{m}$ para el objetivo 4X (utilizado en raíz) y $2000 \mu\text{m}$ para el objetivo 10X (utilizado en mesocótilo). En el software ImageJ, se empleó la herramienta Straight para trazar el diámetro total de la imagen capturada, asignando a esta longitud digital (píxeles) el valor físico calculado correspondiente en la función Set Scale. Este procedimiento estableció la resolución micrométrica exacta para la cuantificación anatómica.