



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENÉTICA

**ANÁLISIS FISIOLÓGICOS Y NUTRIMENTALES DEL ARROZ EN
RESPUESTA A SEQUÍA Y A ALUMINIO**

TANIA MARÍN GARZA

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO
DE

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2009

La presente tesis titulada: **Análisis fisiológicos y nutrimentales del arroz en respuesta a sequía y a aluminio**, realizada por la alumna **Tania Marín Garza**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS
GENÉTICA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:

Dr. Abel Muñoz Orozco

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Fernando Carlos Gómez-Merino

ASESORA:

Dr. Amalio Santacruz Varela

ASESOR:

Dra. Libia Iris Trejo-Téllez

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO. ABRIL 2009

ANÁLISIS FISIOLÓGICOS Y NUTRIMENTALES DEL ARROZ EN RESPUESTA A SEQUÍA Y A ALUMINIO

Tania Marín Garza, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2009

En esta investigación se realizaron dos experimentos. En el primero se evaluó la respuesta de ocho variedades de arroz, seis de la subespecie *indica* (Temporalero, Huimanguillo, Cotaxtla, Humaya, Ánimas y Tres Ríos) y dos de la subespecie *japonica* (Koshihikari y Sepiol) al estrés por humedad deficitaria. Los sustratos utilizados fueron suelo migajón arenoso proveniente de Texcoco, Estado de México y suelo franco arcilloso proveniente de Zacatepec, Morelos. Los resultados mostraron que altura de planta y área foliar son variables determinantes para la adaptación de la planta al déficit hídrico. La variedad Cotaxtla de la subespecie *indica* tuvo una mejor adaptación con respecto a las otras variedades estudiadas tanto en su tasa transpiratoria como en transpiración total al adaptarse mejor y más rápido a la condición de estrés. La variedad Sepiol sembrada en suelo de Zacatepec (franco arcilloso) mostró mayor transpiración que la misma Sepiol y Koshihikari sembradas en suelo migajón arenoso. La variedad Sepiol presentó características de ser semiperenne y transpiró más al principio del tratamiento por tener una mayor área foliar y altura que el resto de las variedades. El sustrato utilizado es un factor importante en el desarrollo de las variedades. En un segundo experimento se evaluaron tres concentraciones de Al^{3+} (0, 200 y 400 μM) adicionado a la solución nutritiva, sobre variables fisiológicas y nutrimentales de cuatro variedades de arroz. Se observó que altura de planta y número de hojas vivas son variables afectadas por la concentración de Al^{3+} . A mayor concentración de Al^{3+} , mayor es la inhibición del crecimiento radical. La variedad Tres Ríos muestra diferencias menores respecto a número de hojas y mayor capacidad de almacenar Al^{3+} sin sufrir daños morfológicos radicales. Se observó que a mayor concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva menor es la concentración de Ca, K, Mg, Mn y P, pero aumenta la concentración de Al, Cu, Fe y Zn en raíces y hojas de arroz. La variedad Tres Ríos presentó menor deterioro morfológico en raíz. De acuerdo a los resultados observados la variedad Tres Ríos es tolerante a Al^{3+} .

PHYSIOLOGICAL AND NUTRIMENTAL ANALYSES OF RICE IN RESPONSE TO DROUGHT AND ALUMINIUM

Tania Marín Garza, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2009

Two experiments were carried out in this research. In the first one the response of eight rice varieties, six belonging to the subspecies *indica* (Temporalero, Huimanguillo, Cotaxtla, Humaya, Ánimas y Tres Ríos) and two to the subspecies *japonica* (Koshihikari y Sepiol) to water deficit were evaluated. Substrates tested consisted of two kinds of soils: the first one collected in Texcoco, State of Mexico, with a sandy loam texture and the second one in Zacatepec, Morelos, having a clay loam texture. Results showed that plant height and foliar area influence the adaptation of plant to water deficit. Cotaxtla variety showed the best adaptation because of both its transpiration rate and total transpiration that allowed a faster and better response to the stress. Sepiol variety grown in the soil from Zacatepec (clay loam) showed a higher transpiration than Sepiol itself and Koshihikari grown on soil from Texcoco (sandy loam). Sepiol variety showed to be semiperennial and transpired more in the beginning of the experiment as it had higher foliar area and height in comparison to the rest of the evaluated varieties. The kind of soil had significant effects on the response of the varieties to water deficit. In the second experiment, three Al^{3+} concentrations (0, 200 y 400 $\mu\text{M Al}^{3+}$) were evaluated. Al^{3+} was added to the nutrient solution and physiological and nutrimental responses of four rice varieties were measured. Plant height and number of alive leaves are both reduced by the effect of Al^{3+} in the nutrient solution. Inhibition of root growth showed an indirect relationship with Al^{3+} concentration in the solution. Tres Ríos variety showed the lowest effects of Al^{3+} : It extracted less Al^{3+} , and showed no damages of root tissues in the presence of both Al^{3+} concentrations in the solution. The presence of Al^{3+} reduced the extraction of Ca, K, Mg, Mn and P, but increased concentration of Al, Cu, Fe and Zn in both roots and leaves. Tres Ríos variety showed less root deterioration and showed to be Al^{3+} tolerant.

Dedicatoria

A Dios...

Te doy gracias Dios mío por tu bondad que es más grande que los cielos por tu fidelidad, que alcanza las nubes porque te busqué y me respondiste librándome de todos mis temores, por guiarme y darme la fuerza, la familia, los amigos y las personas necesarios para recorrer este camino.

A mis Padres...

Porque tus brazos siempre se abrían cuando necesitaba un abrazo, me comprendías cuando necesitaba una amiga, me reprendías cuando necesitaba disciplina, y me alentabas cuando estaba desanimada. Porque siempre compartiste mis logros y felicidad, mi tristeza y desánimo. Porque siempre me guió tu fuerza y amor. Gracias Mamá.

Por cuidarme siempre, por aplaudir mis logros, por enseñarme la diferencia entre el bien y el mal, por ser mi guía, mi horizonte, mi límite ante los excesos, mi amigo y consejero, porque personas que interfieran en la vida de uno, hay muchas, pero padres no hay más que uno y tú has sabido ser el mejor entre todos ellos. Gracias Papá

A mis Hermanos...

Sela, mi amiga, mi crítica, mi guía a la verdad y la luz. Yayo, mi amigo, compañero de diversiones, confidente en mis pesares y alegrías. Erik, mi pequeño, quien me hace regresar a la realidad, quien pelea y a la vez ríe conmigo, Iván, quien siempre escucha, y da consejos atinados. Ustedes hermanos siempre me han dado su ternura, cariño y se han preocupado por mí. Son mi apoyo, mi aliento, mi más grande tesoro, y muchas veces mi guía, Gracias por estar conmigo cuando más lo necesité.

Abuelitas...

Por ser la abuelita más hermosa, tierna, cariñosa y dulce del mundo, por consentirnos y darnos siempre un lugar al que llegar y recibirnos siempre con los brazos abiertos. Gracias

Abuelita Pana.

Por sus oraciones y sus palabras de aliento y darme un padre maravilloso. Gracias

Abuelita Cuca.

Tíos...

Tía Blanca, por aceptarme siempre como soy. Porque cuando caí su mano siempre me ofreció ayuda para permanecer de pie. Porque sin esperar nada siempre lo da todo, por su aliento ante los problemas y contratiempos, por su sencillez y cariño. Tía Nena, un pilar muy importante en mi vida, un ejemplo de vida. Tía Martha, la chispa y alegría de su casa, Tía Lupita el apoyo de su Mamá. Tío Hugo, siempre dispuesto a escuchar.

Gracias por su apoyo y dedicación.

Con cariño, gratitud y admiración,

Tania

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo otorgado para llevar a cabo mis estudios de postgrado.

Al Colegio de Postgraduados, por la oportunidad de continuar mi formación académica, y en especial a las Líneas Prioritarias de Investigación **5 Biotecnología microbiana, vegetal y animal** y **16 Innovación tecnológica**, por las facilidades y el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

Al Dr. Abel Muñoz Orozco, por ser guía y maestro, por sus conocimientos que me permitieron completar este trabajo y superar una etapa más de mi vida.

Al Dr. Fernando Carlos Gómez-Merino, por su amistad, ayuda y confianza que depositó en mí, por dirigir este trabajo, mil gracias.

A la Dra. Libia Iris Trejo-Téllez, por ser parte importante en esta etapa de mi vida, por su guía, su apoyo, su amistad sin lo cual no habría culminado este trabajo.

Al M. C. Leonardo Hernández-Aragón y a la Biol. Leticia Tavitas-Fuentes, por su apoyo desinteresado, por acogerme en su hogar y brindarme su confianza y amistad

A mis amigos, Malena, Doña Meche, Oscar, Odón y Yuridia, gracias por su apoyo y amistad que han sido pilar fundamental para completar mi carrera y en especial este trabajo.

Personal de los Laboratorios de Nutrición Vegetal del Colegio de Postgraduados y Germoplasma de Arroz del INIFAP, Zacatepec, por el apoyo y amistad recibidos en la realización de este proyecto.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	xii
PREFACIO	xiv
CAPÍTULO 1.	
INTRODUCCION GENERAL	1
1.1 ANTECEDENTES	1
1.2 EL ARROZ (<i>Oryza sativa</i> L.)	4
1.2.1 Cultivo del arroz	4
1.2.2 Importancia del cultivo del arroz	5
1.2.3. Generalidades del cultivo	7
1.3 EL ARROZ Y LA SEQUÍA	9
1.4 EL ARROZ Y EL ALUMINIO	12
1.4 OBJETIVOS Y ALCANCES DE LA INVESTIGACIÓN	14
1.6 LITERATURA CITADA	15
CAPÍTULO 2.	
ANÁLISIS FISIOLÓGICOS DE OCHO VARIEDADES DE ARROZ EN RESPUESTA A ESTRÉS POR SEQUÍA	20
2.1 INTRODUCCIÓN	20
2.2 OBJETIVO	27
2.3 HIPÓTESIS	28
2.4 MATERIALES Y MÉTODOS	29
2.4.1 Ubicación del experimento y condiciones experimentales	29
2.4.2 Sustrato	29

	Página	
2.4.3	Material genético	30
2.4.4	Manejo del experimento	31
2.4.5	VARIABLES MEDIDAS	33
2.4.6	Análisis estadísticos	33
2.5	RESULTADOS	36
2.5.1	Etapa capacidad de campo (CC)	38
	2.5.1.1 Transpiración total por día de las variedades 1 a 8	38
2.5.2	Etapa CC – humedad deficitaria (HD)	39
	2.5.2.1 Transpiración total por día de las variedades 1 a 6	39
	2.5.2.2 Transpiración total por día de las variedades 7 y 8	41
	2.5.2.3 Área foliar de las variedades 7 y 8	44
	2.5.2.4 Tasa transpiratoria para las variedades 1 a 6	45
	2.5.2.5 Tasa transpiratoria para las variedades 7 y 8	47
	2.5.2.6 Altura de planta de las variedades 1 a 6	49
	2.5.2.7 Altura de planta de las variedades 7 y 8	50
2.5.3	Etapa de recuperación	50
	2.5.3.1 Transpiración total de la variedad 8	50
2.6	DISCUSIÓN	52
2.7	CONCLUSIONES	56
2.8	LITERATURA CITADA	57

CAPÍTULO 3.

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y NUTRIMENTALES DE CUATRO VARIETADES DE ARROZ A DIFERENTES CONCENTRACIONES DE

ALUMINIO	60
3.1 INTRODUCCIÓN	60
3.2 OBJETIVOS	63
3.3 HIPÓTESIS	64

	Página
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS	65
3.4.1 Ubicación del experimento y condiciones experimentales	65
3.4.2 Conducción del experimento	65
3.4.2.1 Fase de adaptación	65
3.4.2.2 Fase experimental	65
3.4.3 Diseño experimental	66
3.4.4 Variables fisiológicas evaluadas	68
3.4.5 Variables nutrimentales evaluadas	69
3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	70
3.5.1 Variables fisiológicas	70
3.5.1.1 Altura de planta	70
3.5.1.2 Número de hojas	72
3.5.1.3 Unidades SPAD	75
3.5.1.4 Longitud de raíz	76
3.5.1.5 Volumen de raíz	79
3.5.1.6 Microscopía electrónica de barrido en raíces	81
3.5.2 Variables nutrimentales	84
3.5.2.1 Concentración de cationes y Al en hoja	84
3.5.2.2 Concentración de cationes y Al en raíz	91
3.6 CONCLUSIONES	100
3.7 LITERATURA CITADA	101
 APÉNDICES	
Apéndice A	106
Apéndice B	114

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO 1		Página
Cuadro 1.1	Principales países productores de arroz palay.	6
Cuadro 1.2	Principales estados productores de arroz palay en México en el ciclo otoño-invierno 2006 (incluye riego y temporal).	7
Cuadro 1.3	Esquema general de las etapas fenológicas de una variedad intermedia de arroz.	8
Cuadro 1.4	Número total de Factores de Transcripción (TF) por especie.	11
CAPÍTULO 2		Página
Cuadro 2.1	Capacidad de Campo (CC), Punto de Marchitez Permanente (PMP) y textura de los suelos de Texcoco (ste) y de Zacatepec (sza) utilizados como sustrato.	29
Cuadro 2.2	Características de las variedades de arroz evaluadas.	31
Cuadro 2.3	Grados de libertad, valores de F calculada de los factores de variación y cuadrados medios del error (CME) en los análisis de las variables respuesta estudiadas.	37
Cuadro 2.4	Niveles de significancia de los contrastes ortogonales realizados para comparar el efecto de los días de medición agrupados en secciones sobre la transpiración total.	44
Cuadro 2.5	Niveles de significancia de los contrastes ortogonales realizados para comparar el efecto de los días de medición agrupados en secciones sobre la tasa transpiratoria.	49
CAPÍTULO 3		Página
Cuadro 3.1	Concentración de la solución nutritiva de Steiner al 20% empleada en el experimento.	66
Cuadro 3.2	Concentración de micronutrientes en la solución nutritiva.	66

	Página	
Cuadro 3.3	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable altura de planta en arroz.	70
Cuadro 3.4	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre las variables hojas vivas y muertas en arroz.	73
Cuadro 3.5	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable unidades SPAD en arroz.	75
Cuadro 3.6	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable longitud de raíz en arroz.	77
Cuadro 3.7	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable volumen de raíz en arroz.	80
Cuadro 3.8	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz.	84
Cuadro 3.9	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz.	85
Cuadro 3.10	Concentración de Al, Ca, K, Mg y P ($g\ kg^{-1}$) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.	86
Cuadro 3.11	Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn ($g\ kg^{-1}$) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.	86
Cuadro 3.12	Concentración de Al, Ca, K, Mg y P ($g\ kg^{-1}$) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .	87
Cuadro 3.13	Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn ($g\ kg^{-1}$) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .	87

	Página	
Cuadro 3.14	Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz	88
Cuadro 3.15	Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz.	89
Cuadro 3.16	Concentración relativa de nutrimentos respecto al testigo en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	90
Cuadro 3.17	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en raíces de arroz.	92
Cuadro 3.18	Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz.	92
Cuadro 3.19	Concentración de Al, Ca, K, Mg y P ($g\ kg^{-1}$) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.	93
Cuadro 3.20	Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn ($g\ kg^{-1}$) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.	93
Cuadro 3.21	Concentración de Al, Ca, K, Mg y P ($g\ kg^{-1}$) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .	94
Cuadro 3.22	Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn ($g\ kg^{-1}$) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .	94
Cuadro 3.23	Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en raíces de arroz.	95
Cuadro 3.24	Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz.	96
Cuadro 3.25	Concentración relativa de nutrimentos respecto al testigo en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	97

APÉNDICE A

		Página
Figura 1 A	Variedades de arroz evaluadas en el experimento de humedad deficitaria.	106
Cuadro 1A	Información climatológica registrada en el campo experimental Zacatepec, Morelos, de junio a diciembre de 2007.	107
Cuadro 2A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (Figura 8) de la variable dependiente Koshihikari suelo Texcoco.	111
Cuadro 3A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (Figura 8) de la variable dependiente Sepiol suelo Texcoco.	111
Cuadro 4A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (Figura 8) de la variable dependiente Sepiol suelo Zacatepec.	112
Cuadro 5A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (Figura 14) de la variable dependiente Koshihikari suelo Texcoco.	112
Cuadro 6A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (Figura 14) de la variable dependiente Sepiol suelo Texcoco.	113
Cuadro 7A	Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (Figura 14) de la variable dependiente Sepiol suelo Zacatepec.	113

APÉNDICE B

		Página
Cuadro 1B	Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 1.</i>	114
Cuadro 2B	Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 2.</i>	114
Cuadro 3B	Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 3.</i>	115
Cuadro 4B	Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 4.</i>	115
Cuadro 5B	Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 1.</i>	116
Cuadro 6B	Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 2.</i>	117
Cuadro 7B	de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 3.</i>	118
Cuadro 8B	Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 4.</i>	119
Cuadro 9B	Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 1.</i>	120
Cuadro 10B	Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 2.</i>	120

		Página
Cuadro 11B	Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 3.</i>	121
Cuadro 12B	Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 4.</i>	121
Cuadro 13B	Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 1.</i>	122
Cuadro 14B	Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 2.</i>	122
Cuadro 15B	Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 3.</i>	123
Cuadro 16B	Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 4.</i>	123
Cuadro 17B	Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 1.</i>	124
Cuadro 18B	Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 2.</i>	124
Cuadro 19B	Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 3.</i>	125
Cuadro 20B	Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} . <i>Semana 4.</i>	125
Cuadro 21B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Al en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al^{3+} .	126

		Página
Cuadro 22B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Ca en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	126
Cuadro 23B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de K en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	127
Cuadro 24B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mg en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	127
Cuadro 25B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mn en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	128
Cuadro 26B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de P en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	128
Cuadro 27B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Cu en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	129
Cuadro 28B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Fe en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	129
Cuadro 29B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Zn en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	130
Cuadro 30B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Al en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	130
Cuadro 31B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Ca en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	131
Cuadro 32B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de K en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	131

		Página
Cuadro 33B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mg en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	132
Cuadro 34B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mn en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	132
Cuadro 35B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de P en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	133
Cuadro 36B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Cu en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	133
Cuadro 37B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Fe en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	134
Cuadro 38B	Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Zn en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al ³⁺ .	134

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1		Página
Figura 1.1	Ilustración de las partes vegetativas y reproductivas del arroz (<i>Oryza sativa</i> L.).	5
CAPÍTULO 2		
Figura 2.1	Curva de retención de humedad del suelo de Texcoco (A, ste) y de Zacatepec (B, sza) utilizados como sustrato en el experimento de arroz.	30
Figura 2.2	Transpiración total de ocho variedades de arroz durante la etapa CC.	38
Figura 2.3	Transpiración total a través de los días de ocho variedades de arroz durante la etapa CC.	39
Figura 2.4	Transpiración total de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	40
Figura 2.5	Transpiración total a través de los días de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	40
Figura 2.6	Transpiración total de la interacción variedad*día de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	41
Figura 2.7	Transpiración total de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	42
Figura 2.8	Transpiración total a través de los días de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	43
Figura 2.9	Área foliar de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	44
Figura 2.10	Tasa transpiratoria de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	45
Figura 2.11	Tasa transpiratoria a través de los días de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	46
Figura 2.12	Tasa transpiratoria de la interacción variedad*día de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	46

	Página	
Figura 2.13	Tasa transpiratoria de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	47
Figura 2.14	Tasa transpiratoria a través de los días de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	48
Figura 2.15	Altura de planta de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD.	49
Figura 2.16	Altura de planta de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD.	50
Figura 2.17	Transpiración total por día de la variedad Sepiol en suelo de Zacatepec durante la etapa de recuperación.	51

CAPÍTULO 3

Figura 3.1	Distribución física de los tratamientos evaluados para probar las respuestas fisiológicas y nutrimentales de cuatro variedades de arroz al estrés por Al^{3+} .	67
Figura 3.2	Altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	71
Figura 3.3	Número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	74
Figura 3.4	Unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	76
Figura 3.5	Longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	78
Figura 3.6	Tamaño de planta alcanzado por cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	79
Figura 3.7	Volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	80
Figura 3.8	Cortes transversales de raíces de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} .	82

PREFACIO

En años recientes, la seguridad alimentaria y energética y el uso racional de los recursos se han convertido en aspectos críticos para alcanzar el desarrollo sustentable a escala global. En un mundo que está teniendo limitaciones de recursos naturales como consecuencia del cambio climático global, que ocasiona problemas de deterioro ambiental como la desertificación y la salinidad de suelos agrícolas, la búsqueda de mecanismos de tolerancia en las plantas puede ser una vía que coadyuve a generar cultivos superiores, capaces de producir en condiciones limitantes. Para desarrollar estos cultivos es necesario explorar el reservorio genético actual en los bancos de germoplasma e identificar aquellas especies o variedades élites.

En esta tesis de Maestría en Ciencias se abordan dos temas cruciales para la producción de arroz, uno de los cereales más importantes en la alimentación humana: la sequía y la toxicidad por aluminio. Si bien el arroz es producido normalmente en condiciones de inundación, la cada vez más frecuente escasez del agua en el planeta hace necesario buscar variedades que prosperen y produzcan en condiciones limitativas de disponibilidad de agua. Por otro lado, está bien documentado que la concentración de aluminio se incrementa conforme disminuye el pH del suelo, pero en suelos inundados, la concentración del ión Al^{3+} decrece. Por esta razón el aluminio tóxico se encuentra escasamente en cultivos de riego como el arroz, pero ocurre lo contrario en condiciones de temporal. Dado que en esta investigación se busca caracterizar la resistencia del arroz a la sequía para desarrollar la producción de este cereal con un uso más eficiente del agua, que evite en el futuro la inundación de los terrenos agrícolas, esto trae como consecuencia que el pH del suelo en donde se cultiva el arroz tienda a decrecer, sobre todo si se trata de regiones cálidas y húmedas con suelos ácidos naturales, lo que ocasionará mayores acumulaciones de aluminio en los agregados del suelo. De ahí que en esta investigación se aborden los impactos tanto de la sequía como el aluminio en el crecimiento y desarrollo del arroz.

En el **Capítulo 1** intitulado **Introducción general** se da una visión panorámica del cultivo del arroz y de los estudios existentes en cuanto a sus respuestas al déficit hídrico y al aumento de concentración de aluminio, incluyendo una breve revisión de los avances en biología molecular, con especial énfasis en factores de transcripción.

El **Capítulo 2** se aboca al **Estudio de la transpiración de ocho variedades de arroz en respuesta a estrés por sequía**. Para adaptar al cultivo del arroz es necesario comprender sus respuestas fisiológicas al estrés por deficiencia hídrica, por lo cual, esta investigación se enfoca primeramente a evaluar el comportamiento de las variedades de arroz Temporalero, Huimanguillo, Cotaxtla, Humaya, Ánimas, Tres Ríos, Koshihikari y Sepiol ante este problema, observando cuáles son las variedades que transpiran menos y de qué forma se economiza el uso del agua en este cultivo.

Existen variedades de arroz llamadas de temporal, que aunque su exigencia hídrica es menor, se cultivan en zonas tropicales, donde la presencia de aluminio limita su productividad.

En el **Capítulo 3** se estudian las **Respuestas fisiológicas y nutrimentales del arroz a diferentes concentraciones de aluminio**. Este estudio se realizó en las variedades de arroz Temporalero, Huimanguillo, Tres Ríos y Koshihikari, probando 0, 200 y 400 $\mu\text{M Al}^{3+}$ en forma de AlCl_3 en la solución nutritiva donde crecieron las plantas.

CAPÍTULO 1

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1. 1. ANTECEDENTES

El arroz (*Oryza sativa* L.) es el cultivo básico que ofrece alimento para más de la mitad de la población mundial, y es considerado el más importante del mundo si se toma en cuenta la extensión de la superficie en que se cultiva y la cantidad de gente que depende de su cosecha. Además de su importancia como alimento, el arroz proporciona empleo al mayor sector de la población rural de gran parte de Asia. También es cultivado en África y en América, y en algunos sitios de Europa meridional, sobre todo en las regiones mediterráneas (Agroinformación, 2002).

El cultivo del arroz en nuestro país, ocupa el tercer lugar en cuanto a superficie, producción y consumo, después del maíz y el trigo, y se siembra en tres regiones agroclimáticas que se diferencian fundamentalmente por sus regímenes térmicos y pluviométricos y en las fuentes de suministro de agua para satisfacer sus necesidades hídricas. Estas tres regiones se encuentran ubicadas tanto en el trópico seco, que por su baja precipitación requiere del suministro artificial del agua mediante el riego durante todo el ciclo del cultivo; como en el trópico húmedo, caracterizado por altas precipitaciones que en términos generales son abundantes pero irregulares en cuanto al volumen y distribución, por lo que el cultivo se realiza en condiciones de temporal, el cual depende de la lluvia, a excepción de algunas zonas en donde se cuenta con cierta infraestructura y consecuentemente aplican riegos de auxilio, sobre todo en la época de la canícula o sequía intraestival; y el centro del país. En el trópico seco los estados que producen arroz son: Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit y Sinaloa; en el trópico húmedo se ubican los estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Chiapas, Oaxaca y Quintana Roo; en el centro están los estados de Puebla, Estado de México y Morelos (SAGARPA-ITESM-INCA Rural, 2005).

En algunos de estos estados son comunes los problemas por falta de precipitaciones o por la distribución irregular de las mismas que ocasionan periodos prolongados de sequía, así como la presencia de acidez en el suelo que en muchos casos se acompaña de niveles tóxicos de aluminio para las plantas. Así, los problemas de sequía y de toxicidad por aluminio en el suelo constituyen dos de las mayores limitantes abióticas en la producción de los cultivos.

El agua escasea en todo el mundo y la distribución de las lluvias es desigual, haciendo el mejoramiento de la resistencia a sequía una especialización importante. El logro de estas metas podría ser alcanzado al comprender las bases fisiológicas y moleculares de la resistencia a sequía. A la fecha se tienen importantes avances en la caracterización de determinantes genéticas de resistencia a sequía, pues éste es un fenómeno que consta de numerosos procesos fisiológicos y bioquímicos tanto a nivel celular como a nivel organismos en diferentes etapas de desarrollo de las plantas (Tripathy *et al.*, 2000). La resistencia a sequía incluye el *escape a la sequía*, vía ciclo de vida corta o plasticidad del desarrollo; *evasión de sequía*, vía aumento de captación de agua y reducción de pérdida de agua; y *tolerancia a sequía*, vía ajuste osmótico, capacidad antioxidante y tolerancia a la desecación (Yue *et al.*, 2006).

Por otra parte, se sabe que los suelos ácidos en México cubren una superficie cercana a los 14 millones de ha, principalmente concentradas en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas y Campeche, donde el cultivo del arroz es una actividad agrícola importante. En estos suelos, el factor más limitante es la alta concentración de aluminio que reduce la productividad de los cultivos, pues resulta tóxico para la planta. De la misma manera que para la sequía, las plantas han desarrollado mecanismos de tolerancia o escape al aluminio. A nivel externo las raíces pueden excretar concentraciones altas de ácidos orgánicos que quelatan el metal y evitan su entrada a la célula; a nivel interno, una vez que el metal ha permeado la membrana plasmática y se encuentra en el citoplasto celular, la

planta puede activar genes que codifican proteínas o procesan metabolitos que secuestran al metal y evitan así el daño a la célula (Kochian *et al.*, 2004).

Para efectos de búsqueda de tolerancia al déficit hídrico ocasionado por la sequía y a la toxicidad que provoca el aluminio en la planta, es necesario enfatizar que ambos procesos guardan una estrecha relación y que para solucionar el primero, se debe también considerar el segundo. La concentración de aluminio en el suelo es alta cuando éste tiene un pH bajo. También es sabido que en suelos inundados la concentración de Al^{3+} decrece. Por esta razón, escasamente se presentan problemas por toxicidad de aluminio en cultivos de riego ordinario como el arroz. Sin embargo, ocurre lo contrario en condiciones de temporal donde los suelos no están inundados (Zsoldos *et al.*, 2004). Puesto que en esta investigación se ha planteado identificar respuestas diferenciales de variedades de arroz a la sequía, también se hará lo propio para identificar respuestas diferenciales a niveles tóxicos de Al^{3+} .

1.2. EL ARROZ (*Oryza sativa* L.)

1.2.1. Cultivo del arroz

El arroz (*Oryza sativa* L.; **Figura 1.1**), es una planta monocotiledónea perteneciente a la familia Poaceae. Sus raíces son delgadas, fibrosas y fasciculadas. El tallo se forma de nudos y entrenudos alternados, siendo cilíndrico, erguido, nudoso, glabro y de 60-120 cm de longitud. Las hojas son alternas, envainadoras, con el limbo lineal, agudo, largo y plano. En el punto de unión de la vaina y el limbo se encuentra una lígula membranosa, bífida y erguida que presenta, en el borde inferior, una serie de cirros largos y sedosos. Sus flores son de color verde blanquecino, dispuestas en espiguillas, cuyo conjunto constituye una panoja grande, terminal, estrecha y colgante después de la floración. Cada espiguilla es uniflora y está provista de una gluma con dos valvas pequeñas, algo cóncavas, aquilladas y lisas; la glumilla tiene igualmente dos valvas aquilladas; su inflorescencia es una panícula determinada que se localiza sobre el vástago terminal, siendo una espiguilla la unidad de la panícula, y consiste en dos lemmas estériles: la raquilla y el flósculo; y por último el grano de arroz es el ovario maduro. El arroz palay o con cáscara (arroz paddy en inglés) es aquel que proviene de la cosecha directa del campo o que se encuentra ya almacenado para su beneficio, cuyos granos están revestidos de cascabillo que los envuelve fuertemente. El grano descascarado de arroz (cariópside) con el pericarpio parduzco se conoce como arroz pulido, arroz cargo o arroz pardo. El arroz semiblanqueado, es el arroz en granos enteros cuyo pericarpio se ha separado parcialmente. El arroz blanqueado es el arroz en granos enteros a los que se ha quitado el pericarpio mediante tratamiento en los aparatos llamados *conos de blanquear* (SECOFI, 2000; Franquet-Bernis y Borrás-Pámies, 2004)

Esta especie se cultiva hoy en la mayor parte del mundo. Es el alimento básico de más de la mitad de la población mundial. Sólo en Asia, más de 2 mil millones de personas obtienen del arroz y sus productos entre el 60 y 70% de su consumo

calórico. Es la fuente alimentaria de África con un crecimiento más rápido, y es de vital importancia para la seguridad alimentaria y el cada vez mayor número de países que disponen de rentas bajas y con déficit alimentario (FAO, 2004).

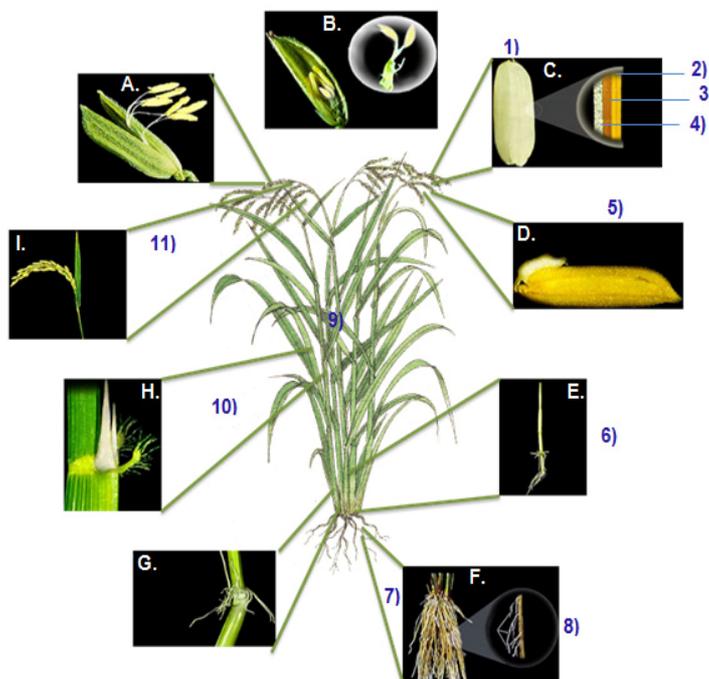


Figura 1.1 Ilustración de las partes vegetativas y reproductivas del arroz (*Oryza sativa* L.). A. espiguilla; B. órganos de una espiguilla, 1) óvulo C) grano de arroz, 2) tegumento, 3) pericarpio, 4) aleurona; D) semilla de arroz en germinación, 5) coleoriza; E) tallo, 6) entrenudos; F) raíces maduras, 7) pelos radiculares, 8) radícula; G) raíces adventicias; H) cuello con lígula y aurícula, 9) lígula, 10) aurícula; 11) hoja bandera (Adaptado de CIAT, 2005).

1.2.2. Importancia del cultivo del arroz

El arroz es la principal fuente de empleo, ingresos y nutrición de la población de muchas regiones del mundo y varios países dependen en gran medida de este cultivo como fuente de entrada de divisas y de ingresos fiscales (FAO, 2004). En el **Cuadro 1.1** se detallan los principales países productores de arroz a nivel mundial durante 2006, donde México ocupa la posición número 43 con 0.33 millones de Mg de arroz producidas en el año.

Cuadro 1.1 Principales países productores de arroz palay.

Posición de producción	País	Producción (millones de Mg)	Porcentaje de la producción mundial
1	China	184.0	30.00
2	India	136.5	21.50
3	Indonesia	54.4	8.50
4	Bangladesh	43.7	6.90
5	Vietnam	35.8	5.50
6	Tailandia	29.2	4.10
7	Myanmar	25.2	3.90
8	Filipinas	15.3	2.40
9	Brasil	11.5	1.80
10	Japón	10.6	1.70
43	México	0.3	0.05
	Total Mundial	619	100.00

FAO-STAT (2008).

El arroz es el tercer cereal en importancia en México, sólo después del maíz y el trigo (SAGARPA, 2004). Es producido principalmente en los estados de Campeche, Tabasco, Veracruz, Nayarit y Michoacán (SIAP-SAGARPA, 2007; Calixto-Cruz, 1990). A pesar de ser uno de los granos base de la alimentación, su cultivo ha registrado un notable decremento en los últimos 10 años, tanto de la superficie sembrada como de los volúmenes de producción, lo cual, se ha debido a la competencia desleal que provocan las importaciones de arroz (Hernández-Aragón y Tavitas-Fuentes, 2005). Esto ha provocado que las importaciones para satisfacer la demanda interna de ese cereal sean de alrededor de tres cuartos del consumo nacional (SAGARPA, 2004). En el **Cuadro 1.2** se describe la cantidad de arroz que se obtuvo en México durante el año 2006.

Cuadro 1.2 Principales estados productores de arroz palay en México en el ciclo otoño-invierno 2006 (incluye riego y temporal).

Estado	Superficie sembrada (ha)	Superficie cosechada (ha)	Producción obtenida (Mg)	Rendimiento obtenido (Mg ha ⁻¹)
Campeche	25,563.00	25,448.00	72,519.50	2.85
Tabasco	17,488.00	15,292.00	51,108.35	3.34
Veracruz	11,985.02	11,709.02	53,198.82	4.54
Nayarit	6,402.50	6,402.50	33,407.00	5.22
Michoacán	3,165.50	3,165.50	29,190.00	9.22
Colima	3,111.00	3,111.00	16,608.80	5.34
Tamaulipas	1,198.00	1,198.00	7,787.00	6.50
Sinaloa	1,159.00	1,159.00	10,623.00	9.17
Jalisco	1,043.00	1,043.00	4,984.00	4.78
Morelos	1,031.70	1,031.70	10,146.30	9.84
Chiapas	789.50	789.50	2,197.60	2.78
Quintana Roo	276.50	276.50	995.40	3.60
Guerrero	235.00	235.00	1,318.20	5.61
México	68.00	68.00	543.20	7.99
Oaxaca	20.00	20.00	70.00	3.50
TOTAL	73 535.72	70 948.72	294 697.17	4.15

SIAP-SAGARPA (2007).

El arroz no es sólo un cultivo alimenticio muy importante, sino también es un buen modelo para los estudios de plantas monocotiledóneas porque su genoma es el más pequeño conocido entre las especies de la familia Poaceae (466 Mbp). A partir de los estudios genómicos es posible determinar las bases moleculares de la resistencia a sequía y tolerancia a aluminio en esta y otras especies similares.

1.2.3. Generalidades del cultivo

El arroz tolera condiciones desérticas, calor, humedad, inundaciones, aridez y bajas temperaturas, y se da en suelos salinos, alcalinos y ácidos. De las 23

especies del género *Oryza* que existen se cultivan sólo dos: la *Oryza sativa*, originaria del trópico húmedo de Asia, y la *O. glaberrima* de África Occidental. El arroz asiático cultivado ha evolucionado en tres subespecies ecogeográficas: *indica*, *japonica* y *javanica* (FAO, 2004).

De acuerdo a su fenología existen tres tipos de variedades: tardía, intermedia y precoz. Las etapas fenológicas de una variedad intermedia de arroz se representa en el **Cuadro 1.3**.

Cuadro 1.3 Esquema general de las etapas fenológicas de una variedad intermedia de arroz.

Fases	Etapas	Límite de fases	Duración (días)	Esquema
Vegetativa activa	Germinación Plántula Inicio del amacollamiento	Desde la germinación hasta el inicio del amacollamiento	35	
Vegetativa retardada	Amacollamiento	Desde el inicio del amacollamiento hasta la diferenciación de la panícula y brote del último macollo	20	
Reproductiva	Diferenciación de la panícula Elongación Espigamiento Floración	Desde la diferenciación de la panícula que está todavía oculta dentro de las vainas de las hojas la floración	45	
Maduración del grano	Fecundación del óvulo Grano acuoso Grano lechoso Grano masoso Grano sazón	Desde que el grano de polen fecunda al óvulo hasta que el grano cariósido llega a su madurez fisiológica	30	

Adaptado de Calixto-Cruz (1990).

En la etapa de amacollamiento se han anotado solamente 20 días; los primeros cinco quedan traslapados durante la etapa de plántula. En la fase reproductiva se anotan sólo 45 días, debido a que los primeros 15 quedan traslapados con la fase vegetativa retardada. En la etapa de amacollamiento se han anotado solamente 20 días; los primeros cinco quedan traslapados durante la etapa de plántula. En la

fase reproductiva se anotan sólo 45 días, debido a que los primeros 15 quedan traslapados con la fase vegetativa retardada.

1. 3. EL ARROZ Y LA SEQUÍA

En países con climas cálidos y secos como México, la deficiencia de agua representa una de las principales limitantes para una agricultura sostenible. Este factor ambiental repercute en las respuestas fisiológicas, bioquímicas, celulares y moleculares de las plantas que les permiten activar mecanismos para resistir o tolerar el estrés impuesto por el entorno.

Las proyecciones del cambio climático incluyen una posible duplicación de la concentración del dióxido de carbono atmosférico y un cambio drástico en los patrones de precipitación pluvial. Al probar el efecto de 350 y 700 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ en condiciones de deficiencia de agua en la variedad IR72 de arroz, Baker *et al.* (1997) reportaron que el enriquecimiento de este gas produjo mayor crecimiento, mayor número de panículas por planta e incrementó el rendimiento en grano. La sequía aceleró la senescencia de las hojas, redujo el área foliar y la biomasa aérea y retardó la ontología de la planta. El enriquecimiento de CO_2 permitió que la planta creciera por dos días más en condiciones de sequía. En ausencia de incrementos en la temperatura del aire, el aumento de CO_2 en la atmósfera puede promover el crecimiento de esta especie y el rendimiento en grano al proveer una reducción modesta cercana al 10% en el uso del agua para incrementar la evasión a la sequía.

La duración de los periodos de sequía es importante para potenciar la respuesta de la planta al momento de aplicar riegos de recuperación. Si la duración de la sequía se extiende, ni el vigor de las plántulas ni el desarrollo del sistema de raíces extendido ofrecerán escape al estrés, sino el ajuste osmótico que aplique la planta. Kamoshita *et al.* (2004) reportaron diferencias entre genotipos en respuesta a riegos de recuperación en arroz. Los genotipos NSG19 y KDML105

mostraron mayor vigor de plántulas, mayor desarrollo de raíces, extrajeron agua durante el riego de recuperación de manera más rápida que los demás, y su potencial osmótico en hojas disminuyó más rápido durante los periodos prolongados de sequía. Estos dos genotipos mostraron un perfil de recuperación superior aún después de un periodo prolongado de sequía en el cual sufrieron una mayor reducción en transpiración y producción de biomasa. La capacidad superior para recuperarse estuvo más relacionada con el mayor tamaño de las plantas al final del periodo de sequía, que con el estatus hídrico de la planta durante la sequía, considerando ajuste osmótico y potencial hídrico.

Muchos genes inducidos por sequía y que tienen funciones variadas han sido identificados por medio de análisis genéticos y moleculares en *Arabidopsis*, arroz, y otras plantas, incluyendo un número considerable de factores de transcripción (TF) que regulan la expresión genética inducida por el estrés.

Los factores de transcripción o TF son pequeñas proteínas, en su mayoría de localización nuclear, que se unen a secuencias específicas de DNA y modulan la expresión de los genes, ya sea induciéndola o reprimiéndola (Kim *et al.*, 2004; Barnestein y Ávila, 2007). Se han aislado diversos TF del tipo Dof (*DNA binding factor of one finger*) involucrados en la transcripción de diversos genes inducibles por estrés oxidativo (Kim *et al.*, 2004). En la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, la sobreexpresión del TF tipo HD confiere mayor resistencia a sequía (Söderman *et al.*, 1999). El estudio de los TF en plantas superiores está cobrando una gran importancia en varios laboratorios en el mundo, con el fin de obtener una mayor cantidad de alimento a un menor costo tanto ambiental como económico.

En arroz existen 2500 genes candidatos que potencialmente codifican TF (Riaño-Pachón *et al.*, 2007), con una enorme posibilidad para detectar los mecanismos moleculares que gobiernan las respuestas de las plantas a diversos tipos de estrés ambiental y así poder seleccionar variedades o mejorar características agronómicas por medio de su manipulación.

En el **Cuadro 1.4** se resumen los TF identificados en las plantas cuyos genomas han sido secuenciados en su totalidad. Se tienen así 7597 diferentes proteínas clasificadas como factores de transcripción u otros reguladores transcripcionales. Algunos de estos genes ya han sido caracterizados en arroz. Luo *et al.* (2005) reportaron que la sobreexpresión del gen *OsBIHD1* de arroz confiere mayor resistencia a enfermedades. La región promotora de otro factor de transcripción de tipo *HD-Zip*, *Oshox 1*, dirige la expresión de gen reportero sensible a auxinas y sacarosa en *Arabidopsis* de la misma manera que lo hace en arroz (Scarpella *et al.*, 2005). Un gen de la familia *NAC* (*SNAC1*) aumenta la tolerancia a sequía y salinidad en arroz (Hu *et al.*, 2006). Otro gen *NAC*, el *OsNAC6* muestra inducción de su expresión por diferentes factores de estrés biótico y abiótico incluyendo ataques por hongos e insectos, frío, sequía y alta salinidad. La sobreexpresión de este gen origina mayor tolerancia de las plantas de arroz a la sequía (Nakashima *et al.*, 2007).

Cuadro 1.4 Número total de Factores de Transcripción (TF) por especie.

Especie	Número total de proteínas	TF	Familias TF	Porcentaje de TF
<i>Ostreococcus tauri</i>	8236	174 (173) [†]	33	2.1
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	15 256	229 (228)	38	1.5
<i>Arabidopsis thaliana</i>	30 690	2304 (2147)	38	7.5
<i>Populus trichocarpa</i>	45 555	2723 (2697)	67	6.0
<i>Oryza sativa</i>	62 827	2516 (2352)	66	4.0

[†]Los números entre paréntesis indican secuencias de proteínas únicas (Riaño-Pachón *et al.*, 2007).

Con estos antecedentes es posible sostener que la búsqueda de genotipos tolerantes a estrés por sequía debe comenzar con caracterizaciones de sus respuestas a nivel fisiológico y bioquímico, para en una segunda fase analizar los mecanismos celulares y moleculares que gobiernan tales respuestas. Esto mismos principios deben ser aplicados para la búsqueda de tolerancia a aluminio.

1. 4. EL ARROZ Y EL ALUMINIO

En México, la toxicidad por aluminio (Al^{3+}) es una de las mayores limitantes en la producción de cultivos en suelos ácidos del trópico, con niveles de pH por debajo de 5.0. La acidez del suelo por sí misma no constituye un factor limitante para el desarrollo de las plantas, sino más bien la solubilización y disponibilidad de iones como Al^{3+} y manganeso (Mn^{2+}) en proporciones que son tóxicas para las plantas o que ocasionan deficiencias de otros nutrientes (Gómez-Merino *et al.*, 2005).

El arroz es conocido como un cultivo tolerante al aluminio (Ishikawa *et al.*, 2000; Foy, 1998), aunque esta tolerancia es variable entre genotipos (van Hai *et al.*, 1989; Jan y Petterson, 1993).

El Al^{3+} interacciona con la pared celular de la raíz y con constituyentes del simplasto como el citoesqueleto (Kochian *et al.*, 2004). Uno de los primeros síntomas de toxicidad por Al^{3+} es una rápida inhibición del crecimiento radical, al acumularse en el apoplasto, la membrana plasmática, y eventualmente en el citosol (Lazof *et al.*, 1994) y reducir el crecimiento apical. El Al^{3+} altera la arquitectura tanto de la raíz como de la hoja y reduce su expansión. Estas alteraciones están relacionadas con el desequilibrio de iones que ocasiona la presencia del aluminio en la planta, impidiendo la absorción de calcio (Ca) y produciendo la generación de especies reactivas de oxígeno que alteran la cadena de transporte de electrones de la célula y la estabilidad de la membrana plasmática, todo lo cual altera el crecimiento homeostático y afecta la productividad de los cultivos.

Watanabe y Okada (2005) demostraron que además del Al^{3+} , el boro (B) y el estroncio (Sr) también desplazan al Ca en los procesos de absorción de la célula y que de manera similar inhiben el crecimiento de raíces en condiciones de baja disponibilidad de Ca. Los cultivares de arroz más tolerantes a Al^{3+} (*japonica* > *indica*) lo fueron también para B y Sr. La remediación de la toxicidad causada por Al^{3+} por medio de la aplicación de concentraciones crecientes de Ca es debido al

incremento en el potencial iónico, más que a la disminución de la actividad del Al^{3+} . La diferencia en la tolerancia a Al^{3+} entre *japonica* e *indica* desaparece en condiciones de alto potencial iónico, lo que sugiere que las diferentes características electroquímicas de las células del ápice de la raíz se relacionan con las diferencias significativas encontradas en condiciones bajas de este potencial.

Para enfrentar la toxicidad por aluminio, las plantas han desarrollado dos tipos de mecanismos de tolerancia: los externos (que funcionan al percibir al metal en el exterior de la raíz) y los internos (que se activan una vez que el Al^{3+} ha penetrado la célula). La secreción de ácidos orgánicos (principalmente malato y citrato) es considerado como uno de los principales mecanismos de tolerancia a Al^{3+} tanto a nivel externo como interno (Kochian *et al.*, 2004).

Para incrementar la síntesis de ácidos orgánicos, Tesfaye *et al.* (2001) sobreexpresaron el gen malato deshidrogenasa (*MDH*) en plantas de alfafa, lo cual ocasionó un aumento de 1.6 veces en la actividad de la enzima MDH y de 7.1 veces en la exudación de citrato, oxalato, malato, succinato, y acetato, en comparación con plantas no transformadas. En *Arabidopsis*, el mutante *STOP1* (*sensitive to proton rhizotoxicity 1*), mostró hipersensibilidad a la acidez. La proteína codificada por el gen contiene un dedo de zinc y desempeña una función crítica en la tolerancia de *Arabidopsis* al aluminio (Iuchi *et al.*, 2007) y representa el primer factor de transcripción que responde a Al^{3+} en plantas. Otros genes han sido encontrados en diversas especies, incluyendo arroz, y se han logrado importantes avances en el entendimiento de los procesos que ocasiona la toxicidad del Al^{3+} en la planta a nivel fisiológico y molecular y cómo ésta responde a tales condiciones, lo cual debe ser considerado en los estudios más profundos de programas de mejoramiento genético en un futuro.

1.5. OBJETIVOS Y ALCANCES DE LA INVESTIGACIÓN

El cambio climático global y la creciente dificultad por abastecer de suficiente agua al cultivo hace necesario buscar genotipos tolerantes al déficit hídrico. Debido a que existe una estrecha relación entre la sequía y la toxicidad de Al^{3+} , en esta investigación se han planteado dos temas principales: el análisis de las respuestas fisiológicas de diferentes genotipos de arroz a la sequía; y el efecto que causa la toxicidad de Al^{3+} en el crecimiento y la nutrición de arroz en las subespecies *japonica* e *indica*.

1.6. LITERATURA CITADA

- Agroinformación.** (2002). El cultivo del arroz. Madrid, España. Recuperado 23 agosto, 2007, from <http://www.infoagro.com/herbaceos/cereales/arroz.htm>
- Baker, J., Hartwell Allen, L., Boote, K., and Pickering, N.** (1997). Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment. 1. Growth and yield. *Global Change Biology*, **3**, 119 - 128.
- Barnestein, P., and Ávila, C.** (2007). Factores de transcripción en plantas. Retrieved 21 July, 2006, from <http://www.ciencias.uma.es/publicaciones/encuentros/ENCUENTROS45/factores.html>
- Calixto-Cruz, N.** (1990). El arroz y su cultivo en México. 1ra edición. Chapingo, Estado de México: Universidad Autónoma Chapingo. 147 p.
- CIAT** (2005). Centro Internacional de Agricultura Tropical. Mejoramiento del arroz para América latina y el Caribe. Retrieved 21 July, 2006, from <http://www.ciat.cgiar.org/riceweb/esp/inicio.htm>
- FAO** (2004). Año Internacional del Arroz. Retrieved 25 abril, 2006, from http://www.fao.org/rice2004/es/index_es.htm
- FAO-STAT** (2008). Food and Agriculture Organization of United Nations. Retrieved 25 may, 2006. from <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx/>
- Foy, C. D.** (1988). Plant adaptation to acid, aluminium-toxic soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **19**, 959-987.
- Franquet-Bernis, J. M., y Borrás-Pámies, C.** (2004). Economía del arroz: Variedades y mejora. *In* U. I. d. Catalunya (Ed.). Cataluña:(Escuela Universitaria de Ciencias Experimentales y Tecnología) **445**.
- Gómez-Merino, F. C., Trejo-Téllez, L. I., Arana-Ceballos, F. A., Skirycz, A., and Mueller-Roeber, B.** (2005). Aluminium modifies *diacylglycerol kinase* gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *In*: Memorias del Primer Congreso Nacional de Nutrición Vegetal, 3-8 de octubre de 2005. Sociedad Mexicana de Nutrición de Cultivos, Texcoco, Edo. México.
- Hernández-Aragón, L. y Tavitas-Fuentes, L.** (2005). Plan de investigación y apoyos a la transferencia en la cadena agroalimentaria arroz. INIFAP, Publicación especial **42**, 66 p.

- Hu, H., Dai, M., Yao, J., Xiao, B., Li, X., Zhang, Q., and Xiong, L.** (2006). Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**, 12987–12992.
- Ishikawa, S., Wagatsuma, T., and Sasaki, R., and Ofei-Manu, Paul.** (2000). Comparison of the amount of citric and malic acids in AI media of seven plant species and two cultivars each in five plant species. *Soil Science and Plant Nutrition*, **16**, 359-372.
- Iuchi, S., Koyama, H., Iuchi, A., Kobayashi, Y., Kitabayashi, S., and Kobayashi, Y.** (2007). Zinc finger protein STOP1 is critical for proton tolerance in *Arabidopsis* and coregulates a key gene in aluminum tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **104**, 9900–9905.
- Jan, F., and Petterson, S.** (1993). Effects of low aluminium levels on growth and nutrient relation in three rice cultivars with different tolerances to aluminium. *Journal of Plant Nutrition*, **16**, 359-372.
- Kamoshita, A., Rodríguez, R., Yamauchi, A., and Wade, L. J.** (2004). Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to prolonged drought and rewatering. *Plant Production Science*, **7**(44), 406-420.
- Kim, S., Kang, J. Y., Cho, D. I., Park, J. H., and Kim, S. Y.** (2004). *ABF2*, and *ABRE-binding bZIP* factor, is an essential component of glucose signaling and its overexpression affects multiple stress tolerance. *Plant Journal*, **40**, 75-87.
- Kochian, L. V., Hoekenga, O. A., and Pineros, M. A.** (2004). How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminium tolerance and phosphorus efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 459-493.
- Lazof, D. B., Goldsmith, J. G., Rufty, T. W., and Linton, R. W.** (1994). Rapid uptake of aluminium into cells of intact soybean root tips (a microanalytical study using secondary ion mass spectrometry). *Plant Physiology*, **106**, 1107-1114.
- Luo, H., Song, F., and Zheng, Z.** (2005). Overexpression in transgenic tobacco reveals different roles for the rice homeodomain gene *OsBIHD1* in biotic and abiotic stress responses. *Journal of Experimental Botany*, **56**(420), 2673–2682.
- Nakashima, K., Tran, L.-S. P., Nguyen, D. V., Fujita, M., Maruyama, K., and Todaka, D.** (2007). Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice. *The Plant Journal*, **51**, 617 - 630.

- Riaño-Pachón, D. M., Ruzicic, S., Dreyer, I., and Mueller-Roeber, B.** (2007). PInTFDB: an integrative plant transcription factor database. *BMC Bioinformatics*, **8**, 1-10.
- SAGARPA.** (2004). Arroz: Tercer cereal en importancia en México. *In* SAGARPA (Ed.). *In* Comunicación Social. México, D. F. 2-3.
- SAGARPA-ITESM-INCA Rural.** (2005). Plan Rector Sistema Nacional del Arroz. *In*: Segunda fase: Diagnóstico inicial base de referencia estructura estratégica. Comité Sistema Producto Arroz. México, D. F.
- Scarpella, E., Simons, E. J., and Meijer, A. H.** (2005). Multiple regulatory elements contribute to the vascular-specific expression of the rice *HD-Zip* gene *Oshox1* in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, **46**, 1400-1410.
- SECOFI** (2000). Productos alimenticios no industrializados para consumo humano cereales arroz palay (*Oryza sativa* L.) especificaciones y métodos de prueba. Retrieved 08 April, 2009, from http://www.sagarpa.gob.mx/agricultura/info/comp/it/normas/nmx/NMX_ARR_OZ_PLAY.pdf
- SIAP-SAGARPA** (2007). Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. México. Retrieved 15 July, 2008, from <http://www.siap.sagarpa.gob.mx/>
- Söderman, E., Hjellström, M., Fahleson, J., and Engström.** (1999). The *HD-Zip* gene *ATHB6* in *Arabidopsis* is expressed in developing leaves, roots and carpels and up-regulated by water deficit conditions. *Plant Molecular Biology*, **40**, 1073-1083.
- Tesfaye, M., Temple, S. J., Allan, D. L., Vance, C. P., and Samac, D. A.** (2001). Overexpression of malate dehydrogenase in transgenic alfalfa enhances organic acid synthesis and confers tolerance to aluminum. *Plant Physiology*, **127**, 1836-1844.
- Tripathy, J. N., Zhang, J., Robin, S., and Nguyen, H. T.** (2000). QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theoretical and Applied Genetics*, **100**, 1197-1202.
- Van Hai, T., Nga, T. T., and Laudelout, H.** (1989). Effect of aluminium on the mineral nutrition of rice. *Plant and Soil*, **114**, 173-185.
- Watanabe, T., and Okada, K.** (2005). Interactive effects of Al, Ca and other cations on root elongation of rice cultivars under low pH. *Annals of Botany*, **95**, 379-385.

Yue, B., Xue, W., and Xiong, L. (2006). Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetics*, **172**, 1213-1228.

Zsoldos, F., Vashegyi, Á., Pécsváradi, A., and Bonna, L. (2004). Influence of phosphate supply on aluminium toxicity in cereal species. *Cereal Research Communications*, **32**, 509-516.

CAPÍTULO 2

CAPÍTULO 2. ESTUDIO DE LA TRANSPIRACIÓN DE OCHO VARIEDADES DE ARROZ EN RESPUESTA A ESTRÉS POR SEQUÍA

2.1 INTRODUCCIÓN

El arroz es una especie hidrófila por excelencia, la cual, al ser cultivada en condiciones de riego, expresa su máximo potencial de rendimiento. Sin embargo, dada la escasez de agua en todo el mundo, es necesario el mejoramiento de variedades de arroz que se adapten a condiciones de humedad deficitaria. En México, este mejoramiento inició en 1949, lo que dio origen a las variedades llamadas de secano o de temporal que dependen únicamente de la lluvia para todas sus etapas fenológicas (Hernández-Aragón y Tavitas-Fuentes, 1991). Las regiones productoras de arroz que dependen de la lluvia para su cultivo enfrentan periodos frecuentes de escasa o errática precipitación pluvial. Uno de los periodos más determinantes en la producción de cultivos es la sequía intraestival o canícula, que ocurre a la mitad de la temporada lluviosa, cuando las plantas se encuentran en las etapas de gametogénesis y floración, en la que se afecta más significativamente al rendimiento (Quispe *et al.*, 1994). Por esta razón, es necesario continuar con el programa de mejoramiento iniciado en 1949 para resistencia a este factor de estrés abiótico.

La resistencia a sequía es la habilidad del arroz de secano de ajustar sus funciones metabólicas durante su desarrollo fenológico y minimizar los efectos de la deficiencia de humedad del suelo con la capacidad de recuperarse cuando ocurre un reabastecimiento de agua (Hernández-Aragón y Tavitas-Fuentes, 1991).

Al ser la resistencia a sequía la integración de diversos efectos genéticos adaptativos al déficit hídrico, es conveniente seleccionar variedades aptas para secano en condiciones de deficiencia de agua, pues se han observado ventajas en

grupos de trigos seleccionados en estas condiciones y evaluados bajo sequía (Rodríguez *et al.*, 1992).

Muñoz *et al.* (1983), demostraron la importancia de seleccionar variedades no sólo por su rendimiento, sino también por su sensibilidad estomática, pues las variedades seleccionadas para rendimiento, sin importar si fueron seleccionadas en condiciones de riego o sequía, mostraron mayores tasas transpiratorias y fotosintéticas que las variedades seleccionadas de acuerdo a transpiración y marchitez permanente, característica importante para minimizar las pérdidas de agua, porque al acentuarse las condiciones de sequía cualquier especie cierra normalmente los estomas, lo que indica que estas estructuras son sensibles a las pérdidas de agua. Sin embargo, hay plantas que denotan una respuesta que puede ser referida como hipersensibilidad estomática, por ser mayor que la usual, y de ahí la importancia de la transpiración. Durante el periodo de apertura estomatal, la transpiración aumenta y como consecuencia la relación de la eficiencia del uso del agua disminuye. Después de este punto, al continuar la pérdida de agua e iniciarse el cierre estomatal, la transpiración disminuye y la eficiencia del uso del agua aumenta. Por ello las variedades de maíz seleccionadas bajo sequía mostraron mayor eficiencia en el uso del agua, la cual estuvo asociada a la hipersensibilidad estomática. Esta eficiencia en el uso del agua, resulta muy importante, dado que muchas especies de plantas pasan la mayor parte del tiempo en condiciones de secano.

Lo anterior ha sido corroborado en diferentes investigaciones hechas en pinos y trigos, en donde se han identificado diferentes mecanismos de adaptación a sequía como son la posposición y la reducción del consumo de agua mediante la disminución de la fotosíntesis y de la transpiración, cierre estomatal y reducción del área foliar, permitiendo a las especies desarrollarse en condiciones limitativas de humedad (López y Muñoz, 1991; Vargas y Muñoz, 1991; Cortázar *et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 2002).

Muñoz (1964) estudió la apertura estomatal y la transpiración en tres líneas de maíz: latente Mich 21 Comp 1-104 y dos susceptibles. Encontró que la línea latente disminuyó más la transpiración al pasar de la condición de riego a la de sequía en comparación con las susceptibles, situación que concordó con el hecho de que la línea latente cerró los estomas más rápidamente, protegiendo a la planta de daños por deshidratación.

En un grupo de trigos evaluados bajo déficit hídrico se observó que las variedades de secano presentaron mayor frecuencia de características adaptativas a ambientes de secano como son: mayor contenido de ceras en las hojas, mayor intensidad de color verde de hojas, mayor precocidad y rendimiento, lenta recuperación del potencial osmótico, reducida tasa transpiratoria y potenciales hídricos más altos, todo ello debido a su mayor resistencia a la difusión, lo que demuestra su mayor sensibilidad estomatal a la deficiencia de agua. Esta mayor sensibilidad reduce la transpiración y protege a los organelos de la hoja de las deficiencias de agua, ya que son más sensibles. Otra observación fue que las tasas transpiratorias son más afectadas que las fotosintéticas debido a que la resistencia difusiva total del CO₂ es mayor que la resistencia total del vapor de H₂O, dando por resultado un aumento en la eficiencia en el uso de agua (Rodríguez *et al.*, 1992; Osorio *et al.*, 1993; Cortázar *et al.*, 1995).

Este comportamiento ha sido también observado en pinos y otras plantas leñosas en estudios de riego y sequía, demostrando que la resistencia estomatal y el potencial de agua de la planta se mantienen uniformes durante el periodo de riego, mientras que al suspenderlo, se alcanza una reducción significativa del potencial hídrico en la planta y de la transpiración, con un aumento simultáneo de la resistencia estomatal; después de un periodo sin riego, la resistencia estomatal y la transpiración ya no se modifican fuertemente, lo cual indica que el estoma se cierra la mayor parte del tiempo (Vargas y Muñoz, 1991; Martínez *et al.*, 2002).

Las plantas que poseen altas tasas transpiratorias bajo buenas condiciones de humedad, y cierran más rápido sus estomas, tienden a presentar sobrevivencia, vigor y crecimiento al final del periodo de sequía, lo que sugiere en estas plantas una mayor sensibilidad estomatal; esto es, un cierre estomatal con un ligero descenso del potencial hídrico y una rápida y gran apertura del estoma bajo condiciones favorables, lo cual permite a las plántulas seguir viviendo. Aunado a lo anterior, también existe la posibilidad de un mayor ajuste osmótico bajo condiciones de sequía en estas plantas, siendo con ello mayor su tolerancia a sequía (López y Muñoz, 1991).

Otros mecanismos de resistencia a sequía son la precocidad y el ajuste osmótico; el primero lo demuestra el estudio realizado por Osorio *et al.* (1993), donde se observa que los trigos ventureros, por tener un ciclo vegetativo mayor, fueron más afectados que la variedad Temporalera, ya que estuvieron expuestos a sequía por un tiempo más prolongado, lo que originó escaso desarrollo y producción. La variedad Temporalera fue afectada menos por la sequía gracias a que su mayor precocidad funcionó como un mecanismo de resistencia. Se demostró que entre más tardíos fueron los genotipos, su crecimiento y su producción fue menor.

El ajuste osmótico, que contribuye a la resistencia a sequía, consiste en la disminución del potencial osmótico obtenido por la acumulación activa de solutos en respuesta al decremento de humedad, manteniendo total o parcialmente la turgencia de los tejidos. El ajuste osmótico permite mantener el crecimiento, la apertura estomatal y la fotosíntesis, siendo considerado como un mecanismo importante para la adaptación de las plantas a la sequía. La lenta recuperación del potencial osmótico se asocia a la resistencia a sequía, ya que permite el restablecimiento de las funciones de la planta más rápidamente. Por otra parte, la lenta recuperación puede deberse a la presencia de solutos producidos por la planta sometida a sequía, puesto que en caso de haber esta acumulación de solutos, la simple rehidratación del tejido aumenta el potencial osmótico (Rodríguez *et al.*, 1992; Rincón *et al.*, 1988).

Para evaluar el efecto de la resistencia a sequía se necesitan al menos dos condiciones de humedad (favorable y desfavorable), con una variación de genotipos, en un experimento con arreglo factorial cuyo modelo es:

$$Y=G+S+G*S$$

Dónde:

Y= Respuesta total de la planta; G = Efectos genéticos independientes de las condiciones de humedad; S = Variación debido a los niveles de humedad; y G*S = Interacción de los factores anteriores. Este modelo es conocido como *Modelo 1* para evaluar resistencia a sequía (Muñoz, 1990).

Es necesario contar con una variación de genotipos pues en diversos trabajos, entre ellos el realizado por Vargas y Muñoz (1991) se encontraron familias de *Pinus* con un comportamiento estomatal diferente entre ellas. Dentro de tales familias existen las que presentan valores altos de tasa transpiratoria durante el periodo de sequía y viceversa, lo que indica la presencia de una mayor variación entre familias que entre poblaciones en la respuesta al déficit hídrico. Esta diferencia indica que la selección dentro de las poblaciones puede ser más efectiva para identificar genotipos sobresalientes en esta característica, que la selección realizada solo a nivel de ecotipos o de especies.

El *Modelo 1* ha sido utilizado frecuentemente para evaluar resistencia a sequía en arroz en dos niveles de humedad (favorable y desfavorable), en donde se observó cómo la sequía afecta la mayor parte de los caracteres medidos, tales como rendimiento de grano, área foliar y altura de planta, entre otros, existiendo un marcado contraste entre los dos tratamientos de humedad (Rodríguez y Muñoz, 1990; Quispe *et al.*, 1994). Esta diferencia también ha sido reportada a nivel molecular (Agalou *et al.*, 2008; Gómez-Merino *et al.*, 2008).

La interacción es otro de los componentes del modelo anterior que permite identificar genotipos resistentes a sequía por el hecho de verse menos afectados en su comportamiento al pasar de la condición favorable a la desfavorable, lo que

indica que tienen efectos genéticos específicos a sequía, o sea aquellos que sólo se expresan cuando hay deficiencias hídricas (Quispe *et al.*, 1994). Este mismo modelo también ha sido utilizado para seleccionar variedades de ajonjolí resistentes a sequía (Santacruz-Varela *et al.*, 1996).

Para evaluar las variedades con base en la interacción del genotipo por las variaciones de humedad, Muñoz (1979-80), desarrolló un método consistente en tener una población de plantas sembradas cada una en una maceta conteniendo una cantidad de suelo con un peso de humedad constante conocida, del cual se conoce su capacidad de campo (CC) y su punto de marchitez permanente (PMP). Para aminorar las variaciones por evaporación, la boca de la maceta se cubre con polietileno y el orificio por donde emergen las plántulas se cubre con algodón. Terminadas estas operaciones, se aplica agua gravimétricamente hasta capacidad de campo y se deja que las plántulas transpiren libremente, realizando regularmente pesadas de las macetas, hasta que las plantas alcancen la marchitez permanente (MP), lo cual se determina en la mañana antes de la salida del sol cuando una plántula no recupera su turgencia durante la noche. Los datos obtenidos representan la transpiración ocurrida durante el intervalo entre dos mediciones sucesivas. Mediante este método se han identificados plantas de maíz tolerantes a sequía, y en pinos se ha evaluado el consumo de agua de diferentes poblaciones (López y Muñoz, 1991; Gutiérrez *et al.*, 1993; Martínez *et al.*, 2002).

Legaria *et al.* (2000) caracterizaron 10 variedades de trigo seleccionadas del programa resistencia a sequía (entre los cuales se encuentran los trigos ventureros, evaluados por el *Modelo 1*). Por sus patrones electroforéticos, los resultados indican que existe diferencia en el número, posición e intensidad de las bandas de las variedades, lo que sugiere que existe polimorfismo y que la metodología empleada es adecuada para su identificación y caracterización. No se detectó correlación entre el patrón de proteínas y las características del ambiente donde las variedades se cultivan normalmente o las condiciones para las que

fueron liberadas, lo que quiere decir que son apropiadas para ambientes de seco, como se había previsto.

La sequía es uno de los factores abióticos que más limita la producción de cultivos a nivel mundial, pues el cambio climático que se está observando indica que las temperaturas se incrementarán al paso del tiempo por diversos factores ambientales, ecológicos e industriales, mientras que la cantidad y distribución de las lluvias cambiará, afectando a la producción agrícola en nuestro planeta. Por esta razón, es necesario proponer alternativas para enfrentar tales cambios, buscando especies y variedades que se adapten mejor a estas fluctuaciones. En esta investigación se hace un análisis sobre las respuestas fisiológicas de ocho variedades de arroz al pasar de la condición favorable de capacidad de campo (CC) a la condición desfavorable de humedad deficitaria (HD).

2.2 OBJETIVO

- Analizar respuestas fisiológicas de ocho variedades de arroz sembradas en maceta en invernadero, al pasar de la condición de humedad favorable (capacidad de campo o CC) a la de humedad deficitaria (o HD).

2.3 HIPÓTESIS

- Las variedades a evaluar presentan distintos patrones de respuestas fisiológicas al pasar del nivel favorable al de deficiencia de humedad.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir con el objetivo, la presente investigación se realizó durante ocho meses, periodo durante el cual se evaluaron ocho variedades de arroz, tomando los bloques uniformes de datos para su análisis.

2.4.1 Ubicación del experimento y condiciones experimentales

El presente trabajo se realizó en el campo experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), localizado en Zacatepec, Morelos, en las coordenadas 18° 41' LN y 99° 14' LO, a una altitud de 910 m. La precipitación media anual es de 885 mm, con una máxima cercana a los 1000 mm; la concentración de las lluvias en los meses de mayo a octubre y un periodo de sequía intraestival o canícula en el mes de julio. El periodo de sequía invernal va del mes de noviembre a abril.

2.4.2 Sustrato

Como sustrato para el crecimiento de las plantas se utilizaron dos tipos de suelo. El primero de ellos provino del campo experimental del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados ubicado en Montecillo, Estado de México. El segundo fue del campo experimental del INIFAP-Zacatepec, ubicado en Zacatepec, Morelos. Las propiedades físicas (CC, PMP y textura) de estos suelos se presentan en el **Cuadro 2.1**; la curva de retención se muestra en la **Figura 2.1**.

Cuadro 2.1 Capacidad de Campo (CC), Punto de Marchitez Permanente (PMP) y textura de los suelos de Texcoco (ste) y de Zacatepec (sza) utilizados como sustrato.

Clase textural	CC	PMP	Arena	Limo	Arcilla
	% Humedad	% Humedad	%	%	%
Migajón arenoso (ste)	17.5	10.8	66	17	17
Franco arcilloso (sza)	25.5	13.2	30	37	33

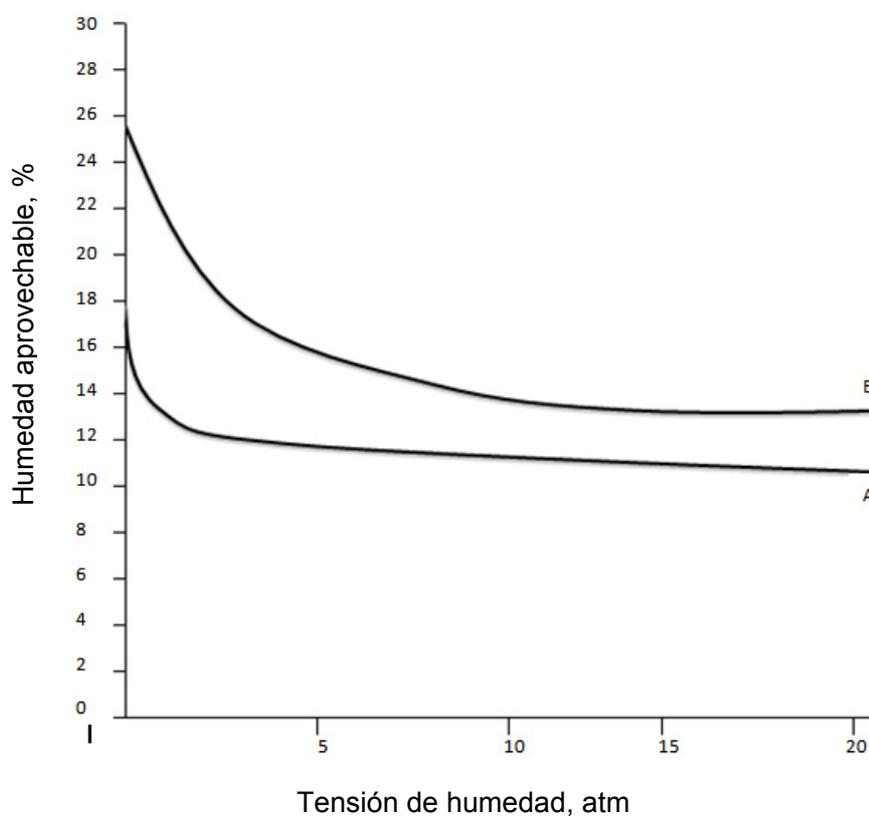


Figura 2.1 Curva de retención de humedad del suelo de Texcoco (A, ste) y de Zacatepec (B, sza) utilizados como sustrato en el experimento de arroz.

2.4.3 Material genético

Se evaluaron ocho variedades de arroz, seis de ellas corresponden a la subespecie *indica*: Temporalero A95 (V1), Huimanguillo A88 (V2), Cotaxtla A90 (V3), Humaya A92 (V4), Ánimas A97 (V5), Tres Ríos A06 (V6); en tanto que dos son de la subespecie *japonica*: Koshihikari (V7) y Sepiol (V8). Tavitas-Fuentes y Hernández-Aragón (2000) determinaron la respuesta a sequía, días a madurez y la altura de planta, mismos que se presentan en el **Cuadro 2.2**. La semilla fue proporcionada por el banco de germoplasma del campo experimental INIFAP-Zacatepec.

Cuadro 2.2 Características de las variedades de arroz evaluadas.

Variedad	Subespecie	Respuesta a sequía	Días a madurez	Altura planta (cm)
Temporalero A95 (V1)	<i>indica</i>	Moderadamente resistente	130-140	105-114
Huimanguillo A88 (V2)	<i>indica</i>	Moderadamente resistente	125-130	90-95
Cotaxtla A90 (V3)	<i>indica</i>	Moderadamente resistente	135	95
Humaya A92 (V4)	<i>indica</i>	Susceptible	125-135	90-95
Ánimas A97 (V5)	<i>indica</i>	Susceptible	120-145	95-110
Tres Ríos A06 (V6)	<i>indica</i>	Susceptible	120	35
Koshihikari (V7)	<i>japonica</i>	Susceptible	64	62
Sepiol (V8)	<i>japonica</i>	Susceptible	64	92.4

2.4.4 Manejo del experimento

Las variedades se sembraron en almácigos a razón de 100 semillas por cada una; de la V1 a la V6 el 3 de abril de 2007, en tanto que la V7 y la V8 el 26 de abril del mismo año. La diferente fecha de siembra fue basada en los días a madurez referidos en el **Cuadro 2.2**. El día 11 de mayo se trasplantó utilizando 10 macetas para cada variedad y tres plántulas por maceta para aclarar a una. Cada maceta contenía 10 kg de suelo seco. Las unidades experimentales se abonaron a razón de 1 kg de vermicomposta por cubeta al momento del trasplante. A los 15 días después de hecho el trasplante se practicó un aclareo dejando una planta por cubeta y sorteando las plantas de acuerdo a un diseño completamente al azar con diez repeticiones. A partir del trasplante siguió un periodo de crecimiento de dos meses, igualándose el contenido de humedad a CC diariamente durante ese periodo. Con objeto de controlar la evaporación directa a partir de los dos meses, se cubrió la parte superior de las macetas con polietileno dejando una abertura por

la que salió la planta; entre la planta y el polietileno se colocó algodón para reducir al máximo la evaporación del agua desde el suelo.

Las seis variedades de la subespecie *indica* (Temporalero, Huimanguillo, Cotaxtla, Humaya, Ánimas, y Tres Ríos) fueron sembradas en suelo de Texcoco. La variedad Sepiol fue establecida en los dos tipos de suelo (Zacatepec y Texcoco), en tanto que la variedad Koshihikari (de la cual sólo se contaba con cinco plantas) fue establecida en suelo de Texcoco. Por lo anterior, para estas últimas variedades que pertenecen a la subespecie *japonica*, se distinguieron tres combinaciones: Sepiol en suelo de Zacatepec, Sepiol en suelo de Texcoco y Koshihikari en suelo de Texcoco.

Etapa a Capacidad de Campo (CC)

El control de la humedad se llevó a cabo por el método gravimétrico utilizando para el efecto una báscula con una capacidad de 20 kg y una aproximación de 5 g. En esta etapa la igualación de CC se llevó a cabo tres veces por semana y comprendió del 11 julio al 3 de agosto de 2007.

Periodo CC a humedad deficitaria (HD)

En las variedades más precoces (Koshihikari o V7 y Sepiol o V8), este periodo dio comienzo el 16 de agosto, partiendo de la humedad a CC hasta llegar al PMP, lo cual se alcanzó 21 días después de aplicado el tratamiento; una vez alcanzado el PMP, se aplicó un riego de recuperación, mismo que se repitió dos veces por semana. En las variedades V1 a V6, que fueron las más tardías, esta etapa se inició el 3 de septiembre alcanzando el PMP 18 días más tarde, momento en el cual se dio el riego de recuperación.

2.4.5 Variables medidas

Transpiración total por día. Esta variable se determinó en el periodo de CC - HD, mediante la diferencia entre pesadas en gramos y dividiendo entre el número de días comprendidos.

Área foliar. Se estimó al inicio del periodo de CC-HD. Una muestra aleatoria de 200 hojas se dibujó en papel bond y se les determinó el largo y ancho; en seguida se recortó el área dibujada y se pesó en una balanza analítica, determinando el área de cada peso por regla de tres respecto a un área y peso conocido del mismo papel. En seguida se calculó la regresión de las áreas foliares y los productos largo X ancho, lo que arrojó un valor $b=0.86$. Subsecuentemente en cada planta se tomó una muestra al azar de seis hojas y a cada una se le midió largo y ancho, cuyo producto se multiplicó por 0.86 para estimar el área foliar, siguiendo el método de Ucan *et al.* (2005).

Tasa transpiratoria. Se calculó como la transpiración total diaria dividida en el área foliar estimada.

Altura de planta. Se determinó en cm desde el ras del suelo hasta la punta de la hoja más alta en todas las variedades evaluadas.

2.4.6 Análisis estadístico

Se realizaron los siguientes análisis de variación:

1. Transpiración total por día de las variables 1 a 8, etapa CC (del 11 julio al 3 de agosto).
2. Transpiración total por día de las variedades 1 a 6, etapa CC-HD (del 3 septiembre al 21 septiembre).

3. Transpiración total por día de las variedades 7 y 8, etapa CC-HD (del 16 agosto al 5 septiembre). Este grupo se separó del anterior debido a que tuvo una marcada precocidad, y consecuentemente no coincidió el periodo en que ocurrió, pues esta etapa fue marcadamente diferente que el grupo anterior.
4. Área foliar de las variedades 1 a 6, etapa CC-HD.
5. Área foliar de las variedades 7 y 8, etapa CC-HD.
6. Tasa transpiratoria de las variedades 1 a 6, etapa CC-HD.
7. Tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8, etapa CC-HD.
8. Altura de planta de las variedades 1 a 6, etapa CC-HD.
9. Altura de planta de las variedades 7 y 8, etapa CC-HD.
10. Transpiración total por día de la variedad 8, etapa de recuperación.

El modelo en el caso de los análisis 1, 2, 3, 6 y 7 fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + V_i + D_j + VD_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

- Y_{ijk} Observación de la variedad i en el día j y en la planta k
- μ Media general común a todas las unidades
- V_i Efecto de la i -ésima variedad
- D_j Efecto del j -ésimo día
- VD_{ij} Efecto de la interacción de la i -ésima variedad y el j -ésimo día
- ε_{ijkl} Variación aleatoria asociada a la unidad experimental de la variedad i en el día j , planta k , $\varepsilon_{ijk} \sim NID(0, \sigma^2)$

NID = Errores independientes y distribuidos de manera normal

El modelo para los análisis 4, 5, 8 y 9 fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + V_i + \varepsilon_{ij}$$

Dónde:

- Y_{ijk} Observación de la variedad i en la planta j

- μ Media general común a todas las unidades
- V_i Efecto de la i -ésima variedad
- ε_{ijkl} Variación aleatoria asociada a la unidad experimental de la variedad i en la planta j , $\varepsilon_{ijk} \sim NID(0, \sigma^2)$

NID = Errores independientes y distribuidos de manera normal

El modelo para el análisis 10 es:

$$Y_{ijk} = \mu + D_i + \varepsilon_{ij}$$

Dónde:

- Y_{ijk} Observación del día i en la planta j
- μ Media general común a todas las unidades
- D_i Efecto del i -ésima día
- ε_{ij} Variación aleatoria asociada con la unidad experimental en el día i en la planta j , $\varepsilon_{ijk} \sim NID(0, \sigma^2)$

NID = Errores independientes y distribuidos de manera normal

Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1990).

2.5 RESULTADOS

Los resultados de los 10 análisis de variación se presentan en el **Cuadro 2.3.**, en el que se reportan los grados de libertad, F calculada y significancia para los factores de variación variedad, día e interacción variedad*día según el caso, más los grados de libertad y el cuadrado medio del error.

Hubo significancia en 15 de los factores de estudio en los 10 análisis. Por otra parte, sólo cuatro factores no fueron significativos, los cuales son: la interacción variedad*día de la transpiración total por día de las variedades V1-V8, etapa CC; interacción variedad*día de la transpiración total por día de las variedades V7 y V8, etapa CC-HD; área foliar de las variedades V1 a V6, etapa CC-HD; e interacción variedad*día de la tasa transpiratoria de las variedades V7 y V8, etapa CC-HD.

Cuadro 2.3 Grados de Libertad, valores de F calculada de los factores de variación y cuadrados medios del error (CME) † en los análisis de las variables respuesta estudiadas (indicadas en la segunda columna).

N° de ADV	Variable	Grados de Libertad (GL), Factores de variación							
		GL	Variedades	GL	Días	GL	Var*día	GL	CME
1	Transpiración total por día V1-V8, etapa CC	7	36.88**	10	60.64**	70	0.49	715	29.00
2	Transpiración total por día V1-V6, etapa CC-HD	5	25.80 **	8	903.41**	40	11.34**	378	3.64
3	Transpiración total por día V7-V8, etapa CC-HD	2	23.99§**	20	2.35*	40	0.90‡	252	21.88
4	Área foliar V1-V6, etapa CC-HD	5	1.22					42	259581.95
5	Área foliar V7-V8, etapa CC-HD	2	15.77§**					12	399333.33
6	Tasa transpiratoria V1-V6, etapa CC-HD	5	12.25**	8	345.23**	40	3.99**	378	0.02
7	Tasa transpiratoria V7-V8, etapa CC-HD	2	207.25§**	20	2.16**	40	1.17‡	252	0.02
8	Altura de planta V1-V6, etapa CC-HD	5	3.31*					48	540285.65
9	Altura de planta V7-V8, etapa CC-HD	2	13.04§*					12	431333.33
10	Transpiración total por día V8, etapa de recuperación			14	6.39**			60	34.04

ADV = Análisis de varianza; CC: capacidad de campo; HD: humedad deficitaria.

V1...V8 = Variedad 1...Variedad 8, Var*día = interacción de variedad*día

† Multiplicado por 10⁻⁴

* = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

§ Variedades + tipo de suelo

‡ Interacción: Variedad + tipo de suelo*día

2.5.1 Etapa capacidad de campo (CC)

2.5.1.1 Transpiración total por día de las variedades V1 a V8, etapa CC

En lo que se refiere a transpiración total por día de las variedades V1 a V8 en la etapa en que se mantuvo la humedad a CC (etapa 1) la variedad V8 Sepiol mostró mayor transpiración total en comparación con las demás (**Figura 2.2**).

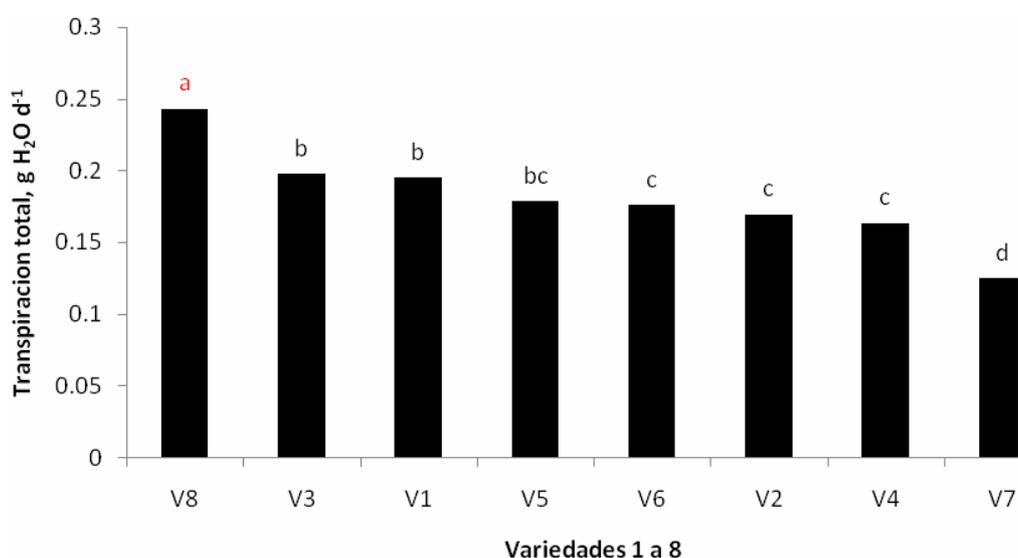


Figura 2.2 Transpiración total de ocho variedades de arroz durante la etapa CC. V1: Temporalero A95; V2: Huimanguillo A88; V3: Cotaxtla A90; V4: Humaya A92; V5: Ánimas A97; V6: Tres Ríos A06; V7: Koshihikari; V8: Sepiol. Medias con letras distintas, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

La transpiración total por día fue alta en los dos primeros y en los dos últimos días, lo que estuvo asociado al régimen de temperaturas y nublados (**Figura 3**). En el día 4 se tuvo la más baja transpiración total, lo cual corresponde a un día nublado con lluvias (**Cuadro 1A del apéndice A**).

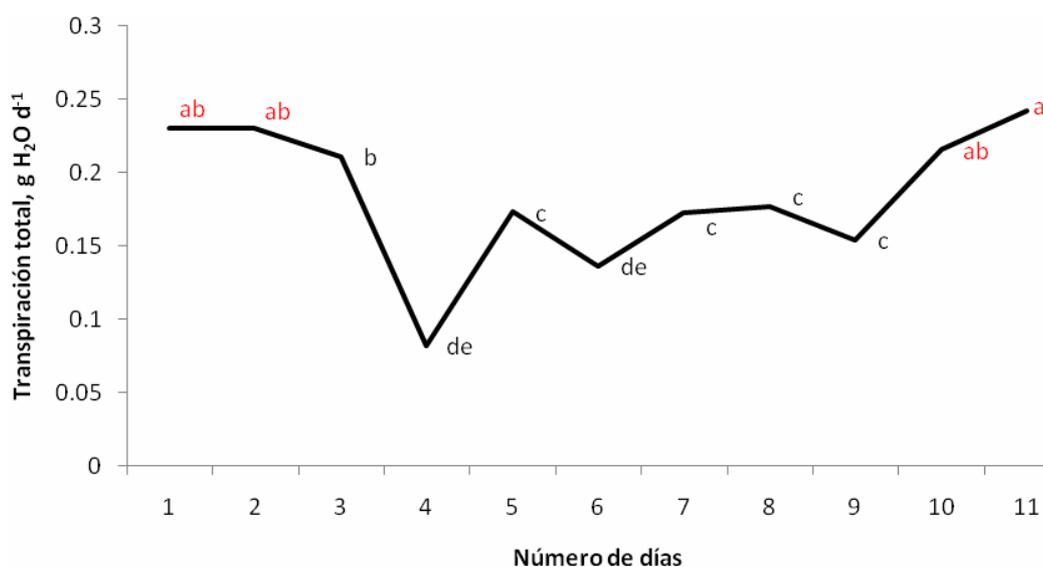


Figura 2.3 Transpiración total a través de los días de ocho variedades de arroz durante la etapa CC. Medias con letras distintas, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

2.5.2. Etapa CC – HD

2.5.2.1. Transpiración total por día de las variedades 1 a 6

En la etapa de transición entre la capacidad de campo (CC) y la humedad deficitaria (HD), la variedad que mostró mayor transpiración total fue V3 (Cotaxtla), en tanto que las que observaron menor transpiración fueron V6 (Tres Ríos) y V5 (Ánimas) (**Figura 2.4**).

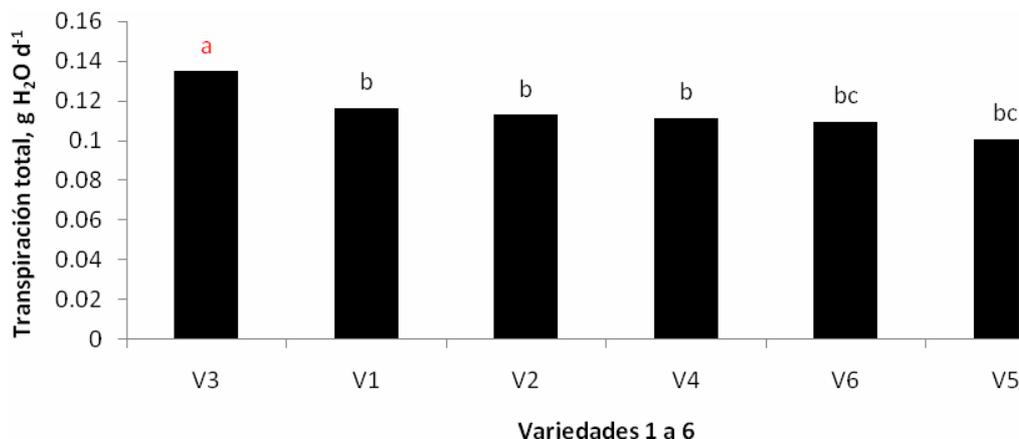


Figura 2.4 Transpiración total de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. V1: Temporalero A95; V2: Huimanguillo A88; V3: Cotaxtla A90; V4: Humaya A92; V5: Ánimas A97; V6: Tres Ríos A06. Medias con letras distintas, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En transpiración total a través de los días (ignorando el factor variedad), se observa una reducción a medida que transcurre el tiempo (**Figura 2.5**). En los días 1 a 4 la pendiente es marcada, la cual se pronuncia más del día 4 al 7, en tanto que en los días 7 a 9 la pendiente se hace leve, lo cual guarda relación con la curva observada por Muñoz (1980), a medida que se redujo el potencial hídrico.

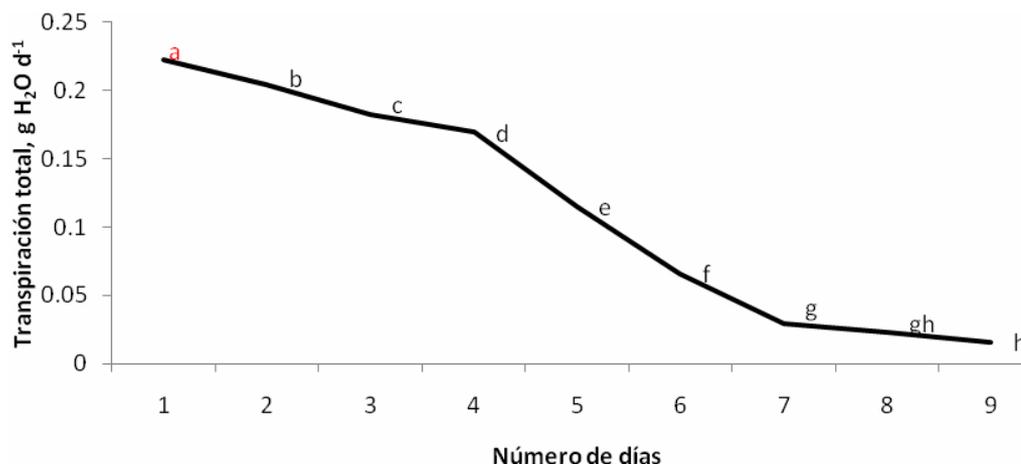


Figura 2.5 Transpiración total a través de los días de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. Medias con letras distintas, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

La interacción variedad*día destaca que la variedad Cotaxtla muestra una alta transpiración en los días 1 a 4 y la mayor reducción del día 4 al 7, mientras que la variedad Tres Ríos muestra un comportamiento bastante distinto respecto a la anterior. Las otras variedades forman un grupo intermedio (**Figura 6**). Estos comportamientos dan oportunidad al fitomejorador de seleccionar de acuerdo al régimen hidrotérmico.

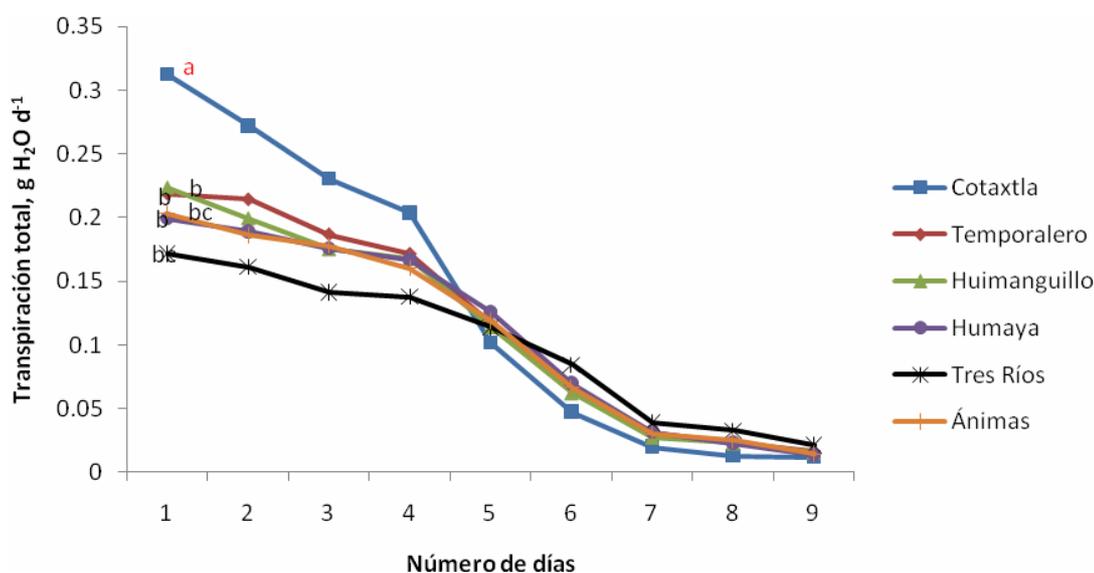


Figura 2.6 Transpiración total de la interacción variedad*día de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. Medias con letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

2.5.2.2. Transpiración total por día de las variedades 7 y 8

El análisis de las tres combinaciones de las variedades de la subespecie *japonica* en los dos tipos de suelo (V8 en suelo de Zacatepec; V8 en suelo de Texcoco; y V8 en suelo de Texcoco), permite apreciar que la transpiración de V8 (Koshihikari) en suelo de Texcoco, respecto a V8 en suelo de Zacatepec tuvo una reducción del 41%, en tanto que V7 en suelo de Texcoco, respecto a V8 en suelo de Zacatepec, tuvo una diferencia de la transpiración del 60% (**Figura 2.7**).

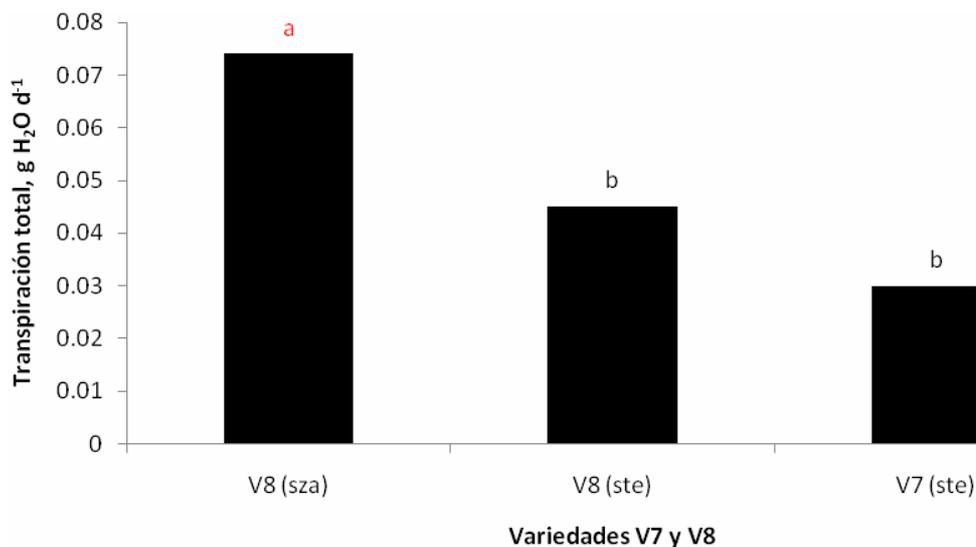


Figura 2.7 Transpiración total de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. V7: Koshihikari; V8: Sepiol. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). sza: Suelo Zacatepec, ste: Suelo Texcoco.

La **Figura 2.8** muestra los resultados obtenidos en la variable transpiración total medida durante 21 días en las variedades 7 y 8, y se observa que los primeros nueve días hubo mayor transpiración. Los análisis estadísticos muestran que no existieron diferencias estadísticas significativas considerando la interacción variedad*día ($p > 0.05$) (**Cuadro 2.3**).

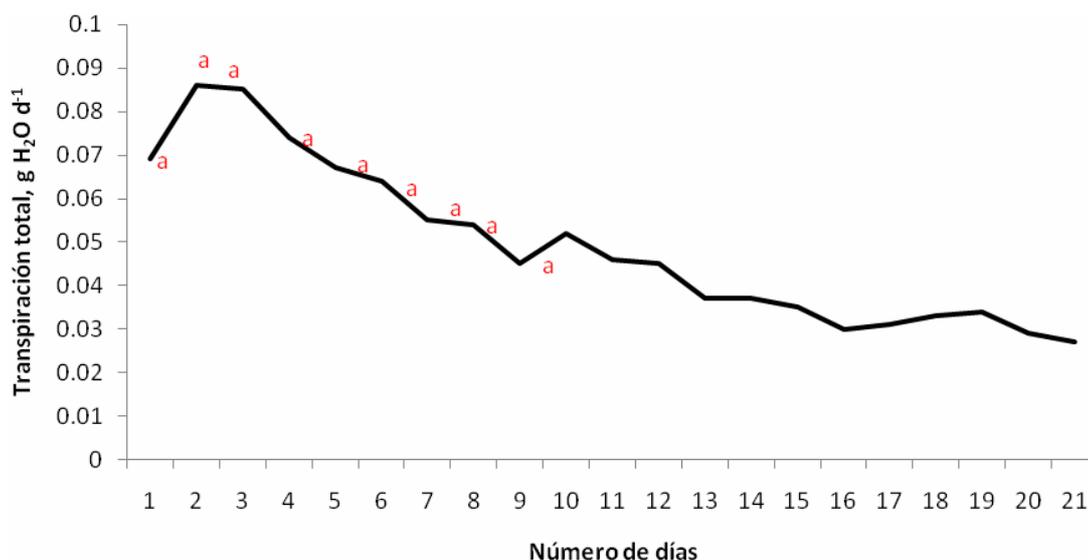


Figura 2.8 Transpiración total a través de los días de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. Medias con letras iguales, indican que no existieron diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$).

Debido a los resultados obtenidos en el análisis de varianza, se decidió realizar contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso. La primera sección consideró los días 2 al 9, la segunda del día 10 al 16 y la tercera del 17 al 21. Los contrastes evaluados fueron:

- C1: Sección 1 vs. Sección 2
- C2: Sección 1 vs. Sección 3
- C3: Sección 2 vs. Sección 3

En el **Cuadro 2.4** se presentan los niveles de significancia de los contrastes ortogonales evaluados. En las tres combinaciones evaluadas (V7 ste, V8 ste y V8 sza) se observaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) al comparar la sección 1 con las secciones 2 y 3. Entre las secciones 2 y 3 no hubo diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$).

Cuadro 2.4 Niveles de significancia de los contrastes ortogonales realizados para comparar el efecto de los días de medición agrupados en secciones sobre la transpiración total.

Tratamiento	C1	C2	C3
V7 (ste)	0.5506	0.9819	0.6220
V8 (ste)	< 0.0001	< 0.0001	0.1839
V8 (sza)	0.0012	< 0.0001	0.1554

C1: Sección 1 vs. Sección 2; C2: Sección 1 vs. Sección 3; C3: Sección 2 vs. Sección 3

2.5.2.3. Área foliar de las variedades 7 y 8

El área foliar alcanzada por la variedad Sepiol (V8) en suelo de Zacatepec y en suelo de Texcoco no mostró diferencias estadísticas significativas, mientras la variedad Koshihikari (V7) en suelo de Texcoco (ste) mostró la mayor reducción (**Figura 2.9**). El suelo de Texcoco tiene una textura migajón arenosa, con un porcentaje de arena muy superior al del suelo de Zacatepec (66 vs. 30%), lo cual puede explicar la menor disponibilidad de agua y por lo tanto mayor reducción del área foliar de la variedad Koshihikari crecida en suelo de Texcoco.

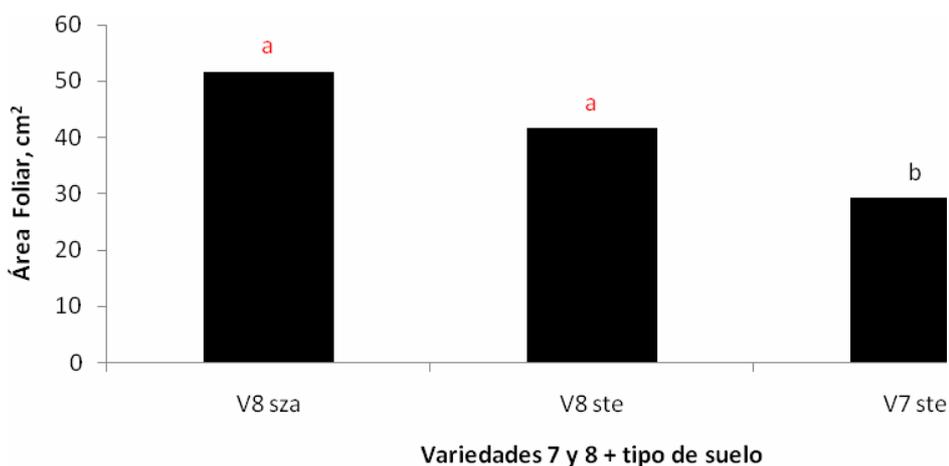


Figura 2.9 Área foliar de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. V7: Koshihikari; V8: Sepiol. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). sza: Suelo Zacatepec, ste: Suelo Texcoco.

2.5.2.4. Tasa transpiratoria de las variedades 1 a 6

En el grupo de las variedades V1 a V6, la mayor tasa transpiratoria fue observada en las variedades Cotaxtla (V3), Humaya (V4) y Temporalero (V1); mientras que la menor tasa transpiratoria se observó en las variedades Ánimas (V5) y Tres Ríos (V6) (**Figura 2.10**); la variedad Huimanguillo (V2) mostró una tasa transpiratoria intermedia.

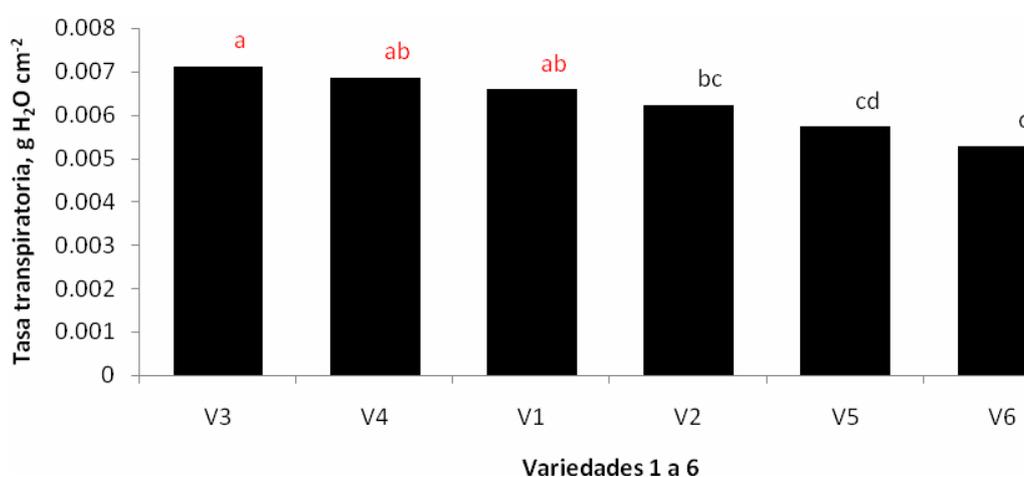


Figura 2.10 Tasa transpiratoria de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. V1: Temporalero A95; V2: Huimanguillo A88; V3: Cotaxtla A90; V4: Humaya A92; V5: Ánimas A97; V6: Tres Ríos A06. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En la **Figura 2.11** se aprecian tres secciones en la respuesta a la tasa transpiratoria observada: una de moderada reducción que va de los días 1 al 4; otra de reducción pronunciada que abarca los días 5 y 7 y una tercera de reducción leve del 7 al 9, lo que está vinculado con la **Figura 2.5**.

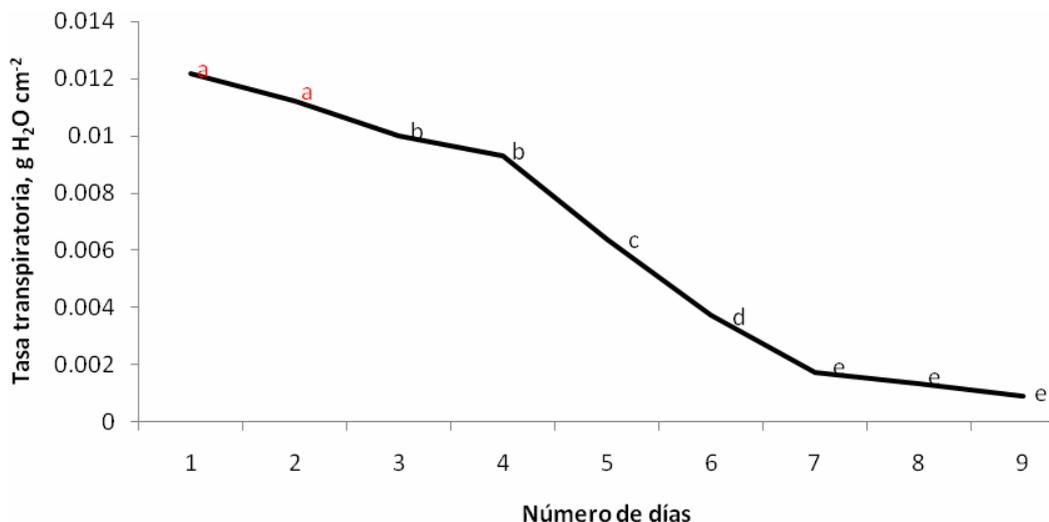


Figura 2.11 Tasa transpiratoria a través de los días de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

La interacción variedad*día de la tasa transpiratoria (**Figura 2.12**) muestra un comportamiento similar al descrito para transpiración total en la **Figura 2.6**; la variedad que mostró una mayor tasa transpiratoria al inicio del experimento fue Cotaxtla, mientras que Tres Ríos mostró la menor tasa.

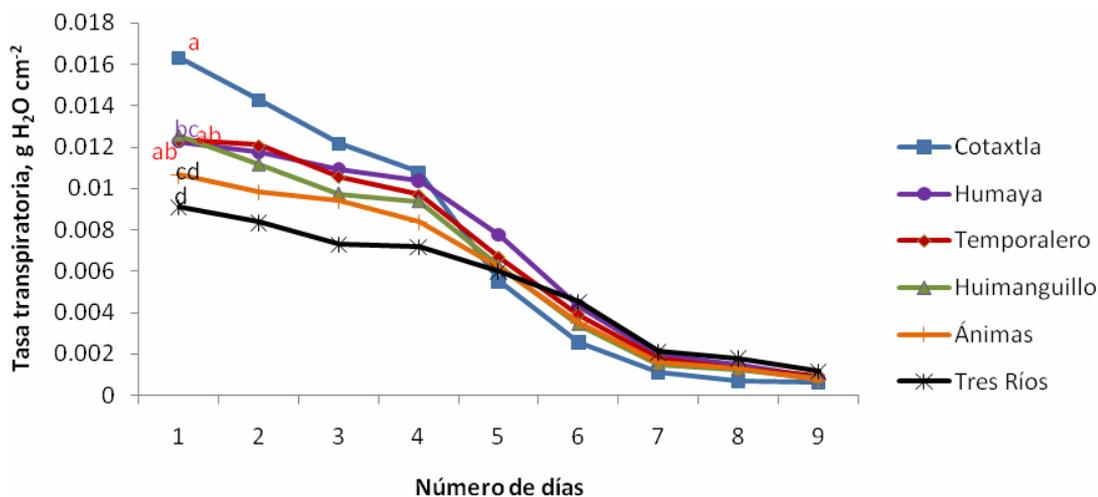


Figura 2.12 Tasa transpiratoria de la interacción variedad*día de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

2.5.2.5. Tasa transpiratoria para las variedades 7 y 8

Las combinaciones de las variedades y los tipos de suelos afectaron significativamente ($p \leq 0.05$) la tasa transpiratoria en la etapa CC - HD. La mayor tasa se observó en la variedad Sepiol (V7) en suelo de Texcoco (ste), seguida por la variedad Koshihikari (V8) en suelo de Zacatepec (sza), y por último la variedad Koshihikari (V8) sembrada en suelo de Texcoco (ste) (**Figura 2.13**).

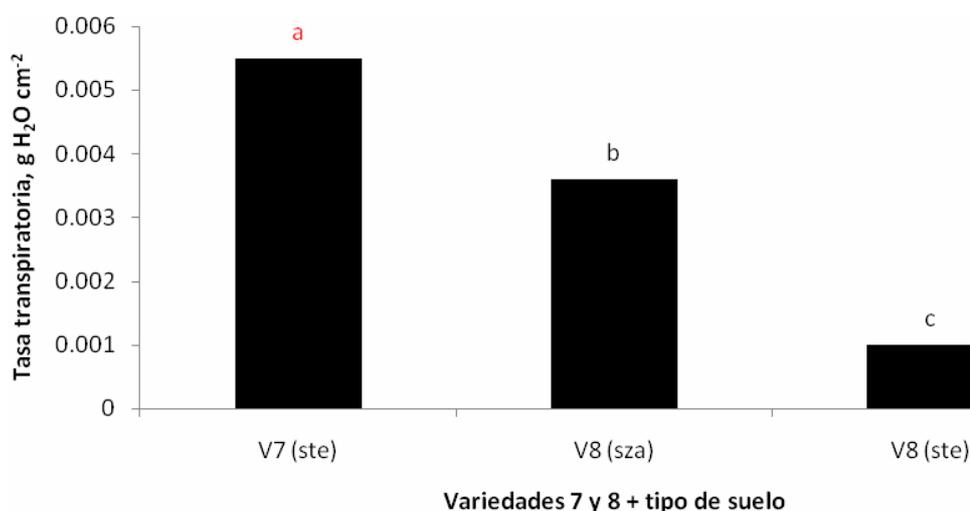


Figura 2.13 Tasa transpiratoria de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. V7: Koshihikari; V8: Sepiol, ste: Suelo Texcoco, sza: Suelo Zacatepec. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Nuevamente, el tipo de suelo afectó la tasa transpiratoria. El suelo de Texcoco (ste) es de tipo migajón arenoso, con un porcentaje mayor de arenas que arcillas, en comparación con el suelo de Zacatepec (franco arcilloso). La variedad Sepiol presentó una menor tasa transpiratoria en suelo con menor disponibilidad de agua debido a su textura.

En la **Figura 2.14** se presentan los resultados obtenidos en la determinación de la tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 realizada en intervalos diarios durante 21 días. El análisis estadístico muestra que no existieron diferencias estadísticas al considerar variedad, tipo de suelo y el día de medición ($p > 0.05$).

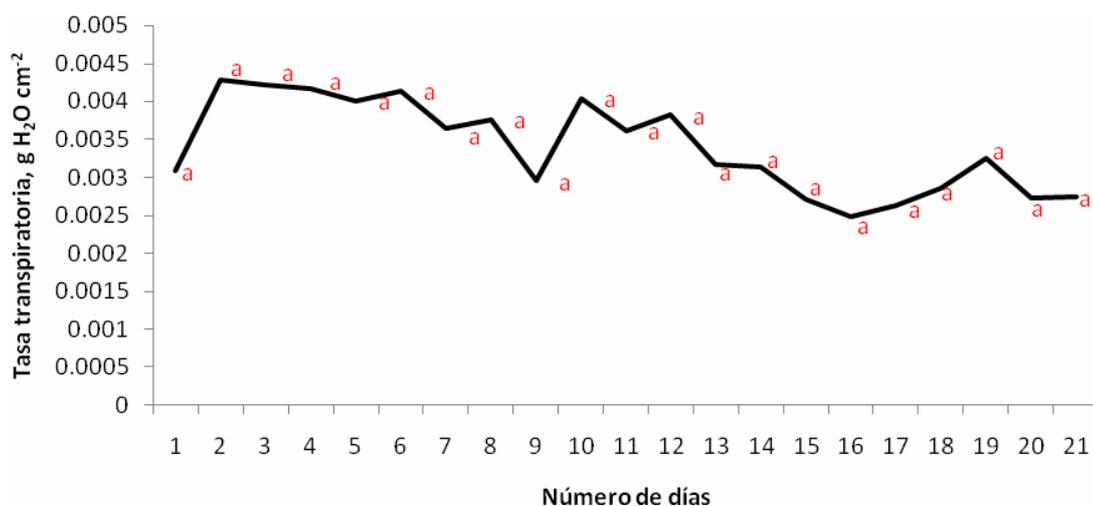


Figura 2.14 Tasa transpiratoria a través de los días de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. Medias con letras iguales, indican que no existieron diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$). Sza: Suelo de Zacatepec, ste: Suelo de Texcoco

Al igual que en los resultados para transpiración total, se evaluaron contrastes ortogonales para la variable tasa transpiratoria, agrupando los días de medición en tres grupos: La sección 1 considera las evaluaciones de los días 2 al 9; la segunda, evaluaciones del día 10 al 16; y la tercera, las evaluaciones del 17 al 21. Los contrastes evaluados fueron:

- C1: Sección 1 vs. Sección 2
- C2: Sección 1 vs. Sección 3
- C3: Sección 2 vs. Sección 3

En el **Cuadro 2.5** se presentan los niveles de significancia de los contrastes ortogonales evaluados. Los contrastes evaluados fueron no significativos para la variedad Koshihikari (V7) en suelo de Texcoco (ste) ($p \leq 0.05$); por el contrario, para la variedad Sepiol (V8) en suelo de Zacatepec (sza) los tres contrastes evaluados presentaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), es decir, la tasa transpiratoria fue estadísticamente diferente en cada una de las secciones

definidas. En suelo de Texcoco, la variedad Sepiol (V8) mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en los contrastes C1 y C2, pero no en C3.

Cuadro 2.5 Niveles de significancia de los contrastes ortogonales realizados para comparar el efecto de los días de medición agrupados en secciones sobre la tasa transpiratoria.

Tratamiento	C1	C2	C3
V7 (ste)	0.5719	0.9838	0.6033
V8 (ste)	< 0.0001	< 0.0001	0.7693
V8 (sza)	< 0.0001	< 0.0001	0.0009

C1: Sección 1 vs. Sección 2; C2: Sección 1 vs. Sección 3; C3: Sección 2 vs. Sección 3

2.5.2.6. Altura de planta de las variedades 1 a 6

Las variedades de mayor altura fueron Tres Ríos (V5), Huimanguillo (V2), Temporalero (V1), Ánimas (V6) y Cotaxtla (V3), en ese orden; la menor altura la presentó Humaya (V4) (**Figura 2.15**).

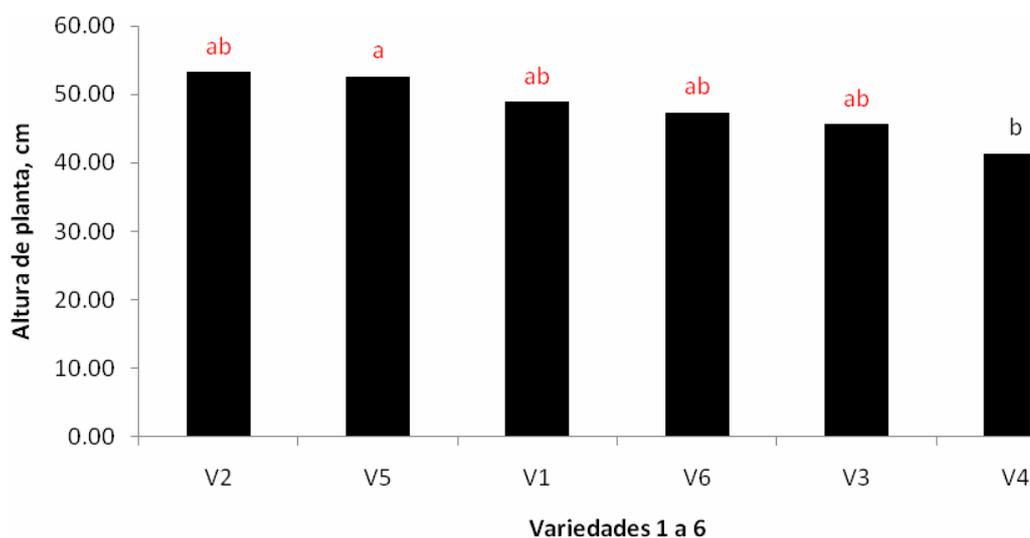


Figura 2.15 Altura de planta de seis variedades de arroz (V1 a V6) durante la etapa CC-HD. V1: Temporalero A95; V2: Huimanguillo A88; V3: Cotaxtla A90; V4: Humaya A92; V5: Ánimas A97; V6: Tres Ríos A06. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

2.5.2.7. Altura de planta de las variedades 7 y 8

La variedad Sepiol (V8) crecida tanto en suelo de Zacatepec (sza) como en suelo de Texcoco (ste) mostró mayor altura que la variedad Koshihikari (V7) en suelo de Texcoco (ste) (**Figura 2.16**), lo cual coincide con su desarrollo más exuberante (**Figura 1A** del apéndice). Por lo tanto, además de la variedad, las clases texturales de los suelos tuvieron efectos sobre esta variable. La menor altura se observó en suelo con textura migajón arenosa que tiene menor capacidad de retención de agua.

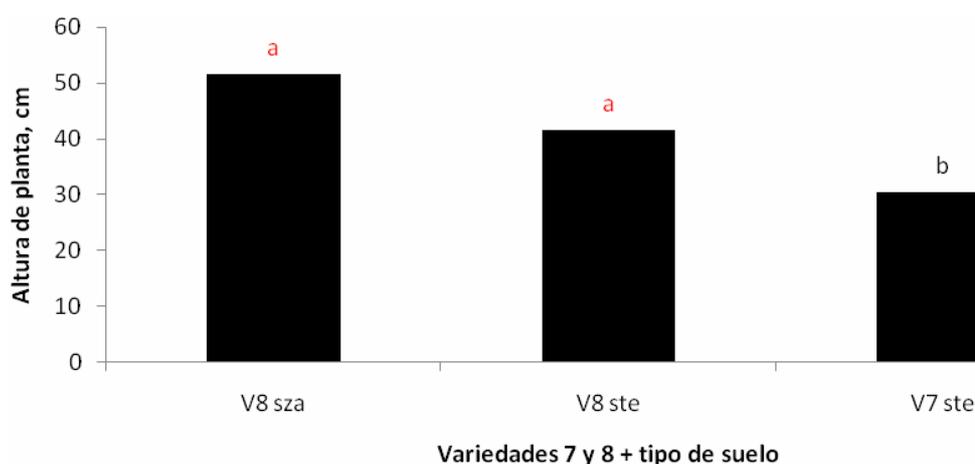


Figura 2.16 Altura de planta de dos variedades de arroz (V7 y V8) durante la etapa CC-HD. V7: Koshihikari; V8: Sepiol. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). ste: Suelo de Texcoco, sza: Suelo de Zacatepec.

2.5.3. Etapa de recuperación

2.5.3.1. Transpiración total por día de la variedad 8

La **Figura 2.17** muestra que los niveles más altos de la variable transpiración total en la etapa de recuperación total fueron del orden de 0.26 a 0.29 g H₂O d⁻¹, comparable en la etapa CC.

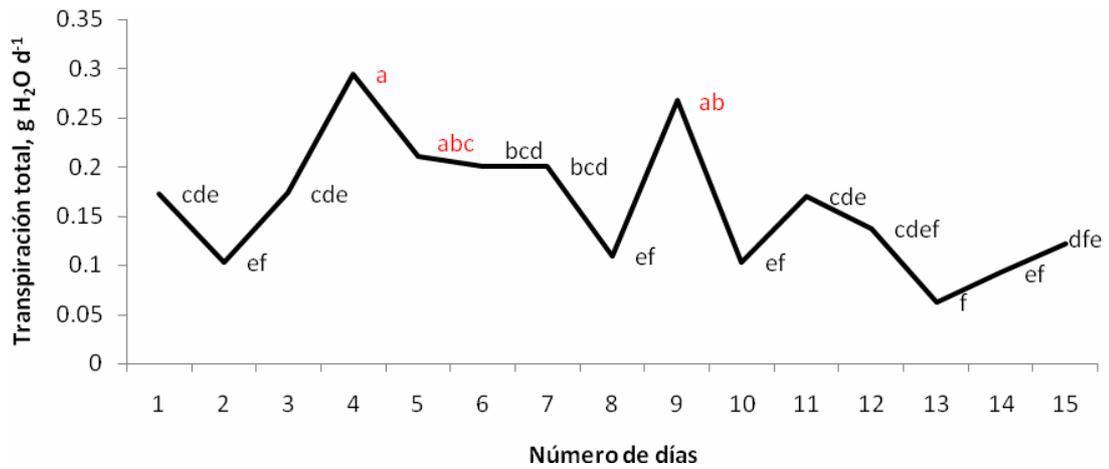


Figura 2.17 Transpiración total por día de la variedad Sepiol en suelo de Zacatepec durante la etapa de recuperación. Medias con letras diferentes, indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

2.6. DISCUSIÓN

Durante la etapa en que las plantas se mantuvieron a capacidad de campo (etapa CC) se observa que la transpiración total de las ocho variedades de arroz a través de los días presenta fluctuaciones de una fecha a otra, posiblemente por influencia de los efectos ambientales, lo cual coincide con lo reportado por Vargas y Muñoz (1991), en plántulas de cuatro especies de pinos.

La transpiración total de la planta disminuye al usar el agua de forma eficiente a medida que se reduce el potencial hídrico como respuesta a condiciones de estrés por humedad formando una pendiente marcada a medida que transcurre el tiempo como lo muestra la transpiración a través de los días de las variedades 1 a 6 así como 7 y 8 en esta investigación, lo cual concuerda con Muñoz (1980). En plantas de café sometidas a deficiencia hídrica, se observó una transpiración total menor en hojas, así como la reducción de área foliar debido al ajuste osmótico de las plantas para mantener un contenido relativo de agua alto y conservar la turgencia de las hojas (DaMatta, 2004). Durante la etapa de transición de la condición de capacidad de campo a la de humedad deficitaria (etapa CC–HD), la transpiración se redujo a consecuencia de la sequía. El efecto del factor variedad muestra que el promedio de la transpiración total durante esta fase guarda una estrecha relación con los valores iniciales del tratamiento de humedad deficitaria, donde al igual que en pinos se identificaron tres grupos de variedades de arroz de acuerdo a la transpiración total de éstas: un primer grupo formado por variedades que observan una transpiración mayor que el resto (en este caso la variedad Cotaxtla); un segundo grupo que muestra un comportamiento distinto al anterior (Tres Ríos); y por último, un grupo intermedio (formado por el resto de variedades). Al reducir la transpiración de forma más eficiente, durante las fase de HD comparada con las variedades de transpiración baja y las intermedias del inicio del tratamiento, la variedad Cotaxtla se adapta mejor a las condiciones climáticas adversas de déficit hídrico, indicando de esta forma que Cotaxtla mantuvo una resistencia estomatal mayor que el resto de los

grupos bajo condiciones de deficiencia de agua. Esta diferencia parece indicar que existe variación intraespecífica en la sensibilidad del estoma, lo que significa que este tipo de variedades ha desarrollado una eficiencia transpiratoria mayor (Vargas y Muñoz, 1991; Cortázar *et al.*, 1995).

En la subespecie *japonica*, la variedad Sepiol sembrada en suelo de Zacatepec (franco arcilloso) observa una transpiración mayor comparada con Sepiol y Koshihikari sembradas en suelo de Texcoco (migajón arenoso). Este comportamiento puede ser atribuido a que las variedades Sepiol y Koshihikari en suelo de Texcoco desarrollaron menor área foliar que la variedad Sepiol en suelo de Zacatepec (**Figura 1A** del Apéndice A). Estos hallazgos son soportados por Repetto-Giavelli *et al.* (2007) en plantas de *Aristotelia chilensis*, en cuyo estudio las plantas que tenían un área foliar menor tuvieron una transpiración total menor. Ciertamente, estas diferencias tienen que ver también con las características físicas de los suelos: el porcentaje de arcilla es mayor en el suelo de Zacatepec; además, este suelo tiene menor cantidad de arena y su PMP es mayor al que muestra suelo proveniente de Texcoco, lo cual pudo haber repercutido en el mayor desarrollo de follaje en la variedad Sepiol allí crecida.

En las variedades de la subespecie *indica* se observó que la tasa transpiratoria se va ajustando poco a poco a la falta de humedad, mostrando una curva donde se aprecia primero una reducción moderada, después otra reducción pronunciada y al final una reducción leve, llegando a un punto en el cual su tasa transpiratoria se vuelve constante, lo cual coincide con lo reportado en pinos por Vargas y Muñoz (1991), así como por Martínez *et al.* (2002).

La tasa transpiratoria en la variedad Cotaxtla mostró una tendencia similar a la transpiración total. Como estrategia adaptativa a la sequía, esta variedad debió sacrificar área foliar, en respuesta a la disminución de la disponibilidad de agua, pues la tasa transpiratoria muestra una reducción a través de los días en la que se aprecian tres secciones: una primera reducción leve, seguida de una

pronunciada y otra leve. Este comportamiento está vinculado con la senescencia de la hoja (pérdida de área foliar) y el aumento de la resistencia estomática (Parra *et al.*, 1999; Parra *et al.*, 2002).

La variedad Koshihikari, a pesar de tener una tasa transpiratoria mayor al ser sometida a déficit hídrico, no llegó a marchitez permanente debido a su mínimo desarrollo foliar. Esto coincide con las observaciones de Quispe *et al.* (1994) en variedades de arroz, Cortázar *et al.* (1995) en trigos ventureros, así como Lazaridou y Koutroubas (2004) en trébol berseem (*Trifolium alexandrium*), quienes reportan que la tasa transpiratoria de las hojas fue significativamente menor en plantas sometidas a sequía que en plantas bajo riego. De esta manera la tasa transpiratoria se convierte en una variable de gran importancia para elegir genotipos superiores, pues representa una ventaja o contribuye a que la planta exprese todo su potencial adaptativo. En general plantas con poco desarrollo foliar suelen transpirar a mayor velocidad que plantas grandes, aunque las plantas de mayor desarrollo tienen mayor pérdida total de agua (De Santa Olalla *et al.*, 2005).

En la presente investigación la variedad Cotaxtla se adaptó mejor a la condición deficitaria de humedad, en tanto que Koshihikari no alcanzó la condición de marchitez permanente. Ambas variedades desarrollaron menor altura, lo que concuerda con Sánchez *et al.* (2006), quienes reportaron que variedades rastreras de cacahuate (con menor altura de planta), mostraron un comportamiento mejor bajo condiciones de sequía que las variedades erectas, debido a que como estrategia adaptativa las variedades rastreras desarrollaron menor altura y área foliar (Quispe *et al.*, 1994; Cortázar *et al.*, 1995).

A diferencia del resto de las variedades evaluadas, la variedad Sepiol sembrada en suelo de Zacatepec (suelo franco arcilloso), después de haber llegado a marchitez permanente, se recuperó, lo cual es un hallazgo importante y novedoso, pues en plantas de arroz no se tenían registrados datos de que las

plantas retoñaran después de haber llegado a marchitez permanente. Esto es probablemente debido en parte al sustrato y al genotipo de las plantas, por lo que se sugiere realizar más estudios a la variedad Sepiol y comprobar si se trata de una variedad semiperenne.

2.7. CONCLUSIONES

De acuerdo con los objetivos planteados y a los resultados obtenidos en esta investigación, se concluye lo siguiente:

- Altura de planta y área foliar son variables importantes para la adaptación al déficit hídrico en arroz.
- La variedad Cotaxtla de la subespecie *indica* tuvo una mejor adaptación con respecto a las otras variedades estudiadas tanto en su tasa transpiratoria como en transpiración total al adaptarse mejor y más rápido a la condición de estrés
- La variedad Sepiol de la subespecie *japonica*, sembrada en suelo franco arcilloso mostró una transpiración total mayor que la misma Sepiol y Koshihikari sembradas en suelo migajón arenoso.
- La variedad Sepiol transpiró más al principio del tratamiento por tener una mayor altura y área foliar que el resto de las variedades.
- La variedad Sepiol presentó características de ser una especie semiperenne, por lo que es necesario realizar más estudios sobre esta variedad.
- El sustrato utilizado es un factor importante en el desarrollo de las variedades.

2.8. LITERATURA CITADA

- Agalou, A., Purwantomo, S., Overnäs, E., Johannesson, H., Zhu, X., Estiati, A., de Kam, R.J., Engström, P., Slamet-Loedin, I.H., Zhu, Z., Wang, M., Xiong, L., Meijer, A.H., and Ouwerkerk, P.B.** (2008). A genome-wide survey of HD-Zip genes in rice analysis of drought-responsive family members. *Plant Molecular Biology* **66**, 87-103.
- Cortázar R, M., Muñoz O, A., Rodríguez O, J.L., y Hernández A, L.** (1995). Dinámica y eficiencia transpiratoria de tres genotipos de trigo bajo estrés hídrico. *Revista Fitotecnia Mexicana* **18**, 151-162.
- DaMatta, M.F.** (2004). Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **16**, 1-6.
- De Santa Olalla, F. M., Lopez F., P., y Calera B., A.** (2005). *Agua y Agronomía*. Mundi-Prensa. Madrid, España. 606 p.
- Gómez-Merino, F.C., Trejo-Téllez, L.I., Caldana, C., and Mueller-Roeber, B.** (2008). HB transcription factor gene expression profiling after acute dehydration stress in rice leaves. *Physiologia Plantarum* **3**, P16-O16.
- Gutiérrez S, J.R., Muñoz O., A., Rodríguez O, J.L., y González C, F.V.** (1993). Evaluación de compuestos de maíz seleccionados en sequía y en riego. *Agrociencia serie Fitociencia* **4**, 65-79.
- Hernández-Aragón, L., y Tavitas- Fuentes, L.** (1991). Mejoramiento del uso eficiente del agua en la planta de arroz. *Memorias de la 7. Conferencia Internacional de Arroz para América Latina y el Caribe*, Tabasco, México, del 10 al 16 de Noviembre 1991. CIAT/IRRI. pp. 79-100.
- Lazaridou, M., and Koutroubas, S.D.** (2004). Drought effect on water use efficiency of berseem clover at various growth stages. *In: New directions for a diverse planet: Proceedings of the 4th International Crop Science Congress*, from 26 September to 1 October. Brisbane, Australia.
- Legaria, S, J., Ponce R, G., y Muñoz O, A.** (2000). Identificación de cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) por sus patrones electroforéticos de gliadinas y gluteínas. *Revista Fitotecnia Mexicana* **23**, 265-276.
- López, U.A, y Muñoz O., A.** (1991). Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggi*. Engelm. I: Evaluación de plántula. *Agrociencia serie Fitociencia* **2**, 111-123.

- Martínez T, T., Vargas H, J.A., Muñoz O, A., y López H, J.** (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: Consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* **3**, 365-376.
- Muñoz O, A.** (1964). Observaciones de la transpiración y de la apertura estomatal entre líneas de maíz sometidas a sequía. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional Chapingo, México. 58 pp.
- Muñoz O, A.** (1979-80). Técnicas de investigación para resistencia a sequía y heladas en maíz. Universidad La Molina. Informativos del Maíz. **Número Extraordinario**, 37-41.
- Muñoz O, A.** (1980). Resistencia a la sequía y mejoramiento genético-*Agrociencia* **33**, 25-35.
- Muñoz O, A.** (1990). Modelo matemático 1 para evaluar la resistencia a sequía casos uno a seis. *Evolución Biológica* **4**, 93-106.
- Muñoz O, A., Stevenson, K.R., Ortiz C, J., Thurtell, G.W., y Carballo C, A.** (1983). Transpiración, fotosíntesis, eficiencia en uso de agua y potencial hídrico en maíces resistentes a sequía y a heladas. *Agrociencia* **51**, 115-153.
- Osorio A, L., Muñoz O, A., y Rodríguez P, J.E.** (1993). Comportamiento de trigos ventureros y de la variedad temporalera M-87, bajo sequía en la Mixteca Alta. *Agrociencia serie Fitociencia* **4**, 111-124.
- Parra Q, R.A., Becerril R, A.E., López C, C., y Castillo M, A.** (2002). Crecimiento de manzano CV Golden Delicious sobre cuatro portainjertos en diferentes condiciones de humedad y nutrición. *Revista Fitotecnia Mexicana* **25**, 193-200.
- Parra Q, R.A., Rodríguez O, J.L., y González H, V. A.** (1999). Transpiración, potencial hídrico y prolina en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra* **17**, 125-130.
- Quispe S, M., Muñoz O, A., Velázquez M, J., y Martínez G, A.** (1994). Selección de genotipos de arroz (*Oriza sativa* L.) bajo el sistema riego sequía. *Agrociencia serie Fitociencia* **5**, 79-90.
- Repetto-Giavelli, F., Cavieres, L.A., y Simonetti, J.A.** (2007). Respuestas foliares de *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (Elaeocarpaceae) a la fragmentación del bosque maulino. *Revista Chilena de Historia Natural* **80**, 469-477.

- Rincón T, J.A., Muñoz O, A., y Mendoza O, L.E.** (1988). Tolerancia a presión osmótica y a marchitez permanente en maíz (*Zea mays* L.) y sorgo (*Sorghum bicolor* Moench). *Agrociencia* **74**, 269-282.
- Rodríguez P, J.E., Muñoz O, A., y Benítez R, I.** (1992). Comparación de varios grupos de trigos (*Triticum aestivum* L.) bajo déficits hídricos I. Evaluación bajo sequía intraestival. *Agrociencia serie Fitociencia* **3**, 53-64.
- Rodríguez A, J.H., y Muñoz O, A.** (1990). Dialélico de cruza de arroz (*Oryza sativa* L.) bajo el sistema riego-sequía. I. Análisis de variación y promedios generales de las variables. *Agrociencia serie Fitociencia* **1**, 157-173.
- Santacruz-Varela, A., Muñoz-Orozco, A., Prado-Rentería, A., Arriaga-Saldaña, J.J., and Del Rio-Valencia, F.** (1996). Screening of sesame landraces for drought resistance in Michoacan, Mexico. *Sesame and Safflower Newsletter* **11**, 49-63.
- Sánchez D, S., Muñoz O, A., y González H, V.A.** (2006). Evaluación de la resistencia a sequía de variedades de cacahuete (*Arachis hypogaea* L.) de hábito de crecimiento rastrero y erecto. *Revista Chapingo Serie Horticultura* **12**, 77-84.
- SAS Institute (1990)** SAS/STAT User's guide. Ver. 6. SAS Institute, Inc. Cary, NC 1686p.
- Tavitas-Fuentes, L., y Hernández-Aragón, L.** (2000). Catálogo de variedades de arroz que actualmente se cultivan en México. INIFAP, Publicación especial **24**, 56 p.
- Ucan C, I., Sánchez D, F., Contreras M, E., y Corona S, T.** (2005). Efecto de la densidad de población y raleo de frutos sobre el rendimiento y tamaño del fruto en tomate. *Revista Fitotecnia Mexicana* **28**, 33-38.
- Vargas H, J.J., y Muñoz O, A.** (1991). Potencial hídrico, transpiración y resistencia estomatal en plántulas de cuatro especies de *Pinus*. *Agrociencia serie Recursos Naturales Renovables* **1**, 25-39.

CAPÍTULO 3

CAPÍTULO 3. RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y NUTRIMENTALES DEL ARROZ A DIFERENTES CONCENTRACIONES DE ALUMINIO

3.1 INTRODUCCIÓN

Los suelos ácidos constituyen el 30% de la superficie de la Tierra y casi el 60% de los terrenos laborables. En nuestro país, existen más de 14 millones de hectáreas de suelos ácidos distribuidos en Veracruz, Tabasco, Chiapas y Campeche (Echeverría-Rubio, 2003). El factor más limitante de los suelos ácidos es la toxicidad del aluminio (Al^{3+}) intercambiable en niveles de pH menores de 5.0. Dicha toxicidad se refleja en el crecimiento reducido del follaje y especialmente de las raíces, pues afecta la división celular de los tejidos radicales, la respiración y al mismo tiempo interfiere en la absorción, uso y transporte de nutrimentos (Poschenrieder *et al.*, 2008).

La tolerancia de las plantas a la toxicidad del Al^{3+} varía entre especies y entre variedades, especialmente en maíz, trigo, cebada y arroz (Kochian *et al.*, 2004).

La falta de crecimiento en raíces es el resultado de la inhibición de la elongación de la célula, considerándose como uno de los primeros síntomas visibles en la planta tras la aplicación externa de Al^{3+} (<biblio>). El Al^{3+} se acumula en los ápices de las raíces, incluyendo la caliptra, en las zonas meristemáticas y de elongación (Delhaize *et al.*, 1993; Sasaki *et al.*, 1997). Lazoft, *et al.* (1996) demostraron que el Al^{3+} se acumula preferentemente en las células de la capa externa de la raíz de soya, con una rápida absorción en los primeros 30 minutos seguida de una disminución del radio de absorción. Tras 18 h de tratamiento, el Al^{3+} se podía observar también en las capas más internas de la raíz, aunque en una concentración menor.

En presencia de Al^{3+} , las raíces son robustas y quebradizas, con ápices y raíces laterales engrosados, que pueden llegar a tornarse caféas (Mossor-Pietraszewska *et al.*, 1997), tornándose ineficientes en la absorción tanto de nutrimentos como de agua, afectando de manera general la nutrición de la planta. La concentración de Al^{3+} en la raíz depende de la sensibilidad de las plantas al metal. Sin embargo, la disminución del crecimiento se relaciona con el contenido de éste en el órgano, ya que muchas plantas poseen mecanismos de exclusión del metal, por lo que se les considera más tolerantes (Yamamoto *et al.*, 1994).

El calcio (Ca) tiene un efecto antagónico en la toxicidad por Al^{3+} , dado que una elevada cantidad de Ca evita la entrada de éste en la raíz y la inhibición del crecimiento radicular (Matsumoto *et al.*, 1996; Rengel, 1992; Ma *et al.*, 2002).

Liu y Luan (2001) mencionan que la inhibición de la absorción de K por parte del Al^{3+} en células guarda de *Arabidopsis* es causada por un bloqueo de la parte interna de la membrana plasmática, el cual inhibe la absorción de K, esta inhibición es proporcional a la concentración de Al^{3+} aplicada; así una concentración de 10 μM de Al^{3+} inhibe aproximadamente el 50% de la absorción de K, mientras que una concentración de 50 μM de Al^{3+} inhibiría la absorción de K por célula en un 79%. Sin embargo, también se ha observado que en cebada se produce una estimulación en la absorción de K en las raíces al ser tratadas con 200 μM de Al^{3+} (Malkanathi *et al.*, 1995).

La posibilidad de que el transporte se produzca a través de los canales de Ca es plausible ya que el Al^{3+} inhibe la absorción de Ca bloqueando el canal (Huang *et al.*, 1992). De hecho, Liu y Luan (2001) han demostrado que el Al^{3+} penetra al interior de células guarda de *Arabidopsis* a través de los canales de Ca. MacDiarmid y Gardner (1996) han sugerido la penetración del Al^{3+} a través de los canales de magnesio (Mg), ya que su transporte al interior celular es inhibido por Al^{3+} debido al similar diámetro de ambos cationes.

Para entender los efectos del Al^{3+} en el metabolismo y la fisiología de diferentes variedades de arroz, es necesario elucidar si existen desórdenes a nivel raíz y analizar cómo se afecta la absorción nutrimental y el crecimiento, cuya identificación ayudaría a la selección de genotipos con mayor resistencia a este metal.

3.2 OBJETIVOS

- Evaluar el efecto de tres concentraciones de Al^{3+} adicionadas a la solución nutritiva, sobre variables fisiológicas en cuatro variedades de arroz.
- Determinar la influencia de niveles crecientes de aluminio en la solución nutritiva en hidroponía sobre los contenidos nutrimentales de cuatro variedades de arroz.

3.3 HIPÓTESIS

- La presencia de Al^{3+} en la solución nutritiva ocasiona alteraciones en las respuestas fisiológicas del arroz.
- La toxicidad por Al^{3+} provoca cambios en la concentración de nutrimentos en plantas de arroz.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 Ubicación del experimento y condiciones experimentales

La investigación se realizó en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, ubicado en el km 36.5 de la Carr. México-Texcoco, Montecillo, Estado de México, a una altitud de 2240 m, con coordenadas 19° 31' de latitud norte y 98° 53' de longitud oeste, bajo condiciones de invernadero tipo cenital de estructura metálica y plástico transparente Calibre 600. Los análisis nutrimentales se realizaron en el laboratorio Salvador Alcalde Blanco del Área de Nutrición Vegetal, del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo.

3.4.2 Conducción del experimento

3.4.2.1 Fase de adaptación: Se seleccionaron cuatro variedades de arroz, tres de la subespecie *indica* (Tm = Temporalero, Hm = Huimanguillo; Tr = Tres Ríos) y una de la subespecie *japonica* (Ks = Koshihikari), proporcionados por el Campo Experimental del INIFAP, Zacatepec, Morelos. Estas variedades fueron utilizadas previamente en análisis fisiológicos en respuesta a estrés por sequía (Capítulo 2). Las semillas de las cuatro variedades de arroz se sembraron en cajas petri sobre papel filtro humedecido con agua destilada. Después de ocho días, las plántulas fueron trasplantadas a charolas de plástico conteniendo un suelo esterilizado, donde permanecieron hasta alcanzar 35 días de edad (dde).

3.4.2.2 Fase experimental: A los 35 dde las plántulas fueron trasplantadas a macetas de polietileno con capacidad de 3 L. Cada planta estuvo sostenida con hule espuma. Cada planta fue considerada como unidad experimental, teniendo 16 plantas por variedad y concentración de Al^{3+} , las cuales fueron establecidas de cuatro plantas por maceta y cuatro macetas por tratamiento con un total de 192 unidades experimentales. El experimento se llevó a cabo bajo condiciones de invernadero. El inicio de la aplicación de tratamientos

se llevó a cabo siete días después del trasplante. Se probaron tres concentraciones de Al^{3+} : $\text{C}_1=0$, $\text{C}_2=200$ y $\text{C}_3=400$ μM AlCl_3 adicionado en la solución nutritiva de Steiner al 20% (**Cuadro 3.1**), la cual fue preparada con reactivos grado analítico, para lo cual se utilizó agua destilada. La solución nutritiva de Steiner fue complementada con una mezcla de micronutrientes (**Cuadro 3.2**) en la cual Mn, Cu y Zn fueron suministrados en forma de sulfatos; B como H_3BO_3 ; y el Fe se suministró como quelato (Fe-EDTA), según lo descrito por Steiner y van Winden (1970).

Cuadro 3.1 Concentración de la solución nutritiva de Steiner al 20% empleada en el experimento.

Ión	NO_3^-	H_2PO_4^-	SO_4^-	K^+	Ca^{+2}	Mg^{+2}
Concentración ($\text{mol}_e \text{ m}^{-3}$)	2.4	0.2	1.4	1.4	1.8	0.8

Cuadro 3.2 Concentración de micronutrientes en la solución nutritiva.

Micronutriente	Mn	Cu	B	Zn	Fe
Concentración (mg L^{-1})	1.600	0.110	0.865	0.023	5.000

El aluminio fue abastecido a las soluciones nutritivas en forma de $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. El pH de éstas fue ajustado a un valor de pH 4.2, para garantizar que el Al^{3+} permaneciera en su forma iónica Al^{3+} . La solución nutritiva fue renovada cada 48 h con un ajuste diario del valor de pH a 4.2

3.4.3 Diseño experimental

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con arreglo factorial 4X3, con cuatro variedades (Tm = Temporalero, Hm = Huimanguillo; Tr = Tres Ríos y Ks = Koshihikari) y tres concentraciones de Al^{3+} ($\text{C}_1=0$ μM , $\text{C}_2=200$ μM y $\text{C}_3=400$ μM). Cada planta fue considerada como unidad experimental, teniendo dieciséis plantas por variedad y concentración de Al^{3+} . En la **Figura 3.1** se muestra la distribución física de los tratamientos evaluados.

Los datos obtenidos fueron analizados usando el paquete estadístico SAS (SAS 1990) para realizar un análisis de varianza empleando el procedimiento del Modelo Lineal Generalizado (GLM). Al observar valores significativos se procedió a realizar una comparación de medias con una prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). El modelo utilizado fue el siguiente:

C ₂ Tm	C ₂ Hm	C ₃ Ks	C ₁ Hm	C ₂ Tr	C ₃ Hm	C ₃ Tm	C ₃ Tr	C ₁ Hm	C ₂ Tm	C ₂ Hm	C ₁ Tr
C ₂ Tr	C ₃ Hm	C ₁ Tr	C ₁ Tm	C ₂ Ks	C ₂ Tr	C ₃ Ks	C ₁ Tr	C ₁ Hm	C ₁ Ks	C ₃ Tr	C ₂ Tm
C ₁ Tr	C ₃ Tr	C ₃ Tm	C ₂ Ks	C ₁ Hm	C ₁ Ks	C ₁ Tm	C ₂ Hm	C ₁ Tm	C ₃ Tm	C ₃ Tr	C ₂ Ks
C ₂ Hm	C ₂ Ks	C ₃ Hm	C ₁ Ks	C ₃ Tm	C ₂ Tm	C ₁ Tm	C ₃ Ks	C ₃ Ks	C ₁ Ks	C ₂ Tr	C ₃ Hm

Figura 3.1 Distribución física de los tratamientos evaluados para probar las respuestas fisiológicas y nutrimentales de cuatro variedades de arroz al estrés por Al³⁺. Variedades: Tm = Temporalero, Hm = Huimanguillo, Tr = Tres Ríos, Ks = Koshihikari; Concentraciones de Al³⁺: C₁= Concentración 1 [0 μM], C₂= Concentración 2 [200 μM], C₃= Concentración 3 [400 μM].

Modelo estadístico

$$Y_{ijkl} = \mu + V_i + C_j + S_k + (VCS)_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

Dónde:

Y_{ij} = Variables respuesta (altura de planta; número de hojas vivas y muertas; longitud de raíz, volumen de raíz; unidades SPAD y concentración nutrimental en tejido foliar y radical);

μ = Media general de la población;

V_i = Efecto de la i -ésima variedad ($i=1-4$);

C_j = Efecto de la j -ésima concentración ($j=1-3$);

S_k = Efecto de la k -ésima semana ($k=1-4$);

$(VCS)_{ijk}$ = Efecto de la interacción entre i -ésima variedad, j -ésima concentración y k -ésima semana;

ε_{ijkl} = error aleatorio $\varepsilon_{ijkl} \sim NID(0, \sigma^2)$.

NID = Errores independientes y distribuidos de manera normal

3.4.4 Variables fisiológicas evaluadas

Estas variables se comenzaron a medir siete días después del inicio de la aplicación de los tratamientos durante cuatro semanas.

Altura de planta. Se midió a partir de la base del tallo hasta la punta de la hoja viva más alta, utilizando una regla de 30 cm.

Número de hojas vivas y muertas. Se contaron manualmente a observación del experimentador.

Longitud de raíz (long). Se obtuvo midiendo la raíz desde la base hasta la punta, utilizando una regla de 30 cm.

Volumen de raíz. Se sumergió la raíz de la planta desde la base en una probeta de 250 mL con un volumen conocido de agua destilada.

Lecturas SPAD. Las lecturas SPAD se midieron cada siete días después del inicio de aplicación de tratamientos, tomando lecturas a la mitad de la hoja más ancha de la planta, utilizando un medidor Minolta SPAD 502.

Cambios en la morfología de la raíz detectados por microscopía electrónica de barrido. Se eligieron dos raíces de cada planta y dos plantas por cada tratamiento. Se realizaron cortes transversales de 2 mm de grosor empleando la

técnica del corte fino, los cuales se fijaron realizando tres lavados seriados (un minuto en cada cambio) con glutaraldehído 3% en amortiguador de fosfatos Sorensen's 0.1 M pH 7.2 durante 24 h. Los cortes se deshidrataron en una serie de etanol gradual (30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100%) por 45 min en cada concentración. Las muestras deshidratadas se sometieron a una secadora de punto crítico (Sandri-780A), se colocaron sobre portamuestras usando una cinta doble adhesiva de cobre y se recubrieron con oro durante 4 min en una ionizadora (Ion Sputter JFC-1100, Jeol, Fine Coat). Las muestras se observaron en un microscopio electrónico de barrido marca JEOL modelo JSM 6390 operando a 10 kV.

3.4.5 Variables nutrimentales evaluadas

Concentración nutrimental en tejido foliar y radical. Después de 30 d de tratamiento con Al^{3+} , las raíces y las hojas de las plantas fueron cortadas, separadas y secadas a peso constante para la determinación de los contenidos de Al, Ca, K, Mg, P, Cu, Fe, Mn y Zn. Los materiales secos fueron sometidos a digestión húmeda con una mezcla de ácidos perclórico y nítrico (Alcántar y Sandoval, 1999). Los extractos obtenidos fueron leídos en un equipo de espectrometría de emisión atómica de inducción por plasma (ICP-AES) marca VARIAN™ modelo Liberty.

3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.5.1 Variables fisiológicas

3.5.1.1 Altura de planta

La toxicidad por Al^{3+} es un factor limitante en el crecimiento de las plantas (Foy, 1993). En el **Cuadro 3.3** se presentan los resultados del análisis estadístico del efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} e interacción entre factores evaluados, sobre la variable altura de planta. Se observa que el factor variedad afectó de manera altamente significativa ($p \leq 0.01$) esta variable en las semanas 2 y 4. El factor concentración de Al^{3+} sólo afectó la altura en la semana 4 ($p \leq 0.05$). La interacción variedad*concentración de Al^{3+} solo fue significativa en la semana 2.

Cuadro 3.3 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable altura de planta en arroz.

Significancia de las diferencias para la variable Altura de planta					
Fuente de variación	GL	Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	**	**	*	**
Concentración de Al^{3+}	2	NS	NS	NS	**
Variedad*Concentración	6	NS	*	NS	NS

GL= Grados de libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

Al final del experimento (semana 4; **Figura 3.2**) se observan efectos tanto de la variedad como de la concentración de Al^{3+} sobre la altura que alcanzaron las plantas. La mayor altura se observó en la variedad Huimanguillo crecida en ausencia de Al^{3+} en la solución nutritiva; a medida que la concentración aumenta, la altura de las plantas disminuye. La variedad que menor altura alcanzó fue Koshihikari. Interesante resulta el hecho de que la variedad Tres Ríos no mostró

inhibición del crecimiento de la parte aérea con las concentraciones de Al^{3+} probadas.

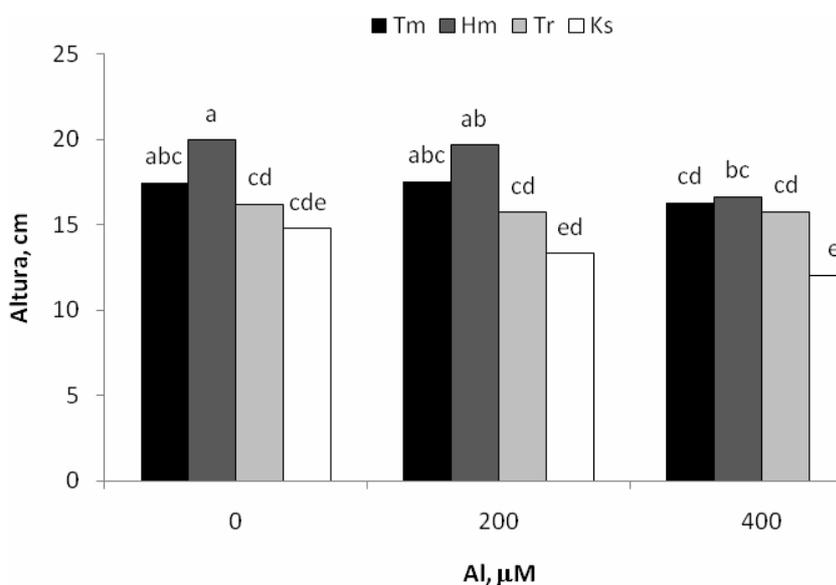


Figura 3.2 Altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} por cuatro semanas. Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (Hm), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks); Concentraciones de Al^{3+} probadas: 0, 200 y 400 μM . Letras distintas sobre las columnas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Diversos autores han demostrado respuestas diferenciales a Al^{3+} tanto entre especies y subespecies como entre variedades. La limitación del crecimiento de las plantas al igual que la inhibición radical son síntomas visibles de la toxicidad por Al^{3+} . Watanabe y Okada (2005) demostraron que los cultivares de arroz más tolerantes a Sr y Ba también lo fueron para Al^{3+} (*japonica* > *indica*). Jan (2005) comparó las respuestas de tres cultivares de arroz (BG35, DA14 y IR45) al aluminio (0, 140, 280 y 560 μM de Al^{3+}) en la solución nutritiva y reportó que el cultivar BG35 tolerante a Al^{3+} mostró mayor crecimiento que el cultivar IR45 sensible.

Los síntomas de toxicidad por Al^{3+} incluyen retraso en el crecimiento global de la planta, hojas de color verde oscuro, madurez tardía, amarillamiento y muerte de

la hoja. Du *et al.* (2009) estudiaron la respuesta a Al^{3+} en 12 genotipos de *Stylosanthes*. Los genotipos mostraron una variación considerable en cuanto a su crecimiento y absorción de P en condiciones de acidez del suelo (y por ende baja disponibilidad de P). De los 12 genotipos evaluados, TPRC2001-1 mostró mayor tolerancia a Al^{3+} y mayor eficiencia en el uso de P que el resto de los genotipos contrastantes.

En algunos casos, la toxicidad por Al^{3+} parece ser inducida por la reducción o deficiencia del Ca en los cultivos de arroz, sorgo y trigo (Furlani y Clark, 1981; Foy y Fleming, 1982; Clark *et al.*, 1981). En arroz, Macedo y Jan (2008) reportaron que los cultivares resistentes IRAT112 y IR6023 muestran una menor absorción y translocación de Al^{3+} de las raíces a los tallos, así como un transporte más eficiente de Ca, P y Mn de raíces a tallos.

3.5.1.2 Número de hojas

En el **Cuadro 3.4** se presentan los resultados del análisis estadístico del efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} e interacción entre factores evaluados, en las variables hojas vivas y muertas. Se observa que el factor variedad afectó la variable hojas vivas de manera altamente significativa ($p \leq 0.01$) en las semanas 1, 3 y 4, pero no el número de hojas muertas ($p > 0.05$). El factor concentración de Al^{3+} solo afectó el número de hojas vivas en la semana 4 ($p \leq 0.05$). La interacción variedad*concentración de Al^{3+} solo fue significativa en la semana 1 para hojas vivas.

Cuadro 3.4 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre las variables hojas vivas y muertas en arroz.

Significancia de las diferencias para la variable número de hojas vivas					
Fuente de variación	GL	Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	**	*	**	**
Concentración de Al^{3+}	2	NS	NS	NS	*
Variedad*Concentración	6	*	NS	NS	NS

Significancia de las diferencias para la variable número de hojas muertas					
Fuente de variación	GL	Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	*	NS	**	NS
Concentración de Al^{3+}	2	NS	*	*	NS
Variedad*Concentración	6	NS	NS	NS	NS

GL= Grados de Libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

Después de cuatro semanas de crecimiento en soluciones nutritivas conteniendo diferentes concentraciones de Al^{3+} se observó que la variedad que mostró menor susceptibilidad para la variable número de hojas vivas fue Tres Ríos (**Figura 3.3A**). En general, a medida que se aumentó la concentración de Al^{3+} , así también disminuyó el número de hojas vivas por planta en todas las variedades.

Thorton *et al.* (1986), sostienen que la respuesta a Al^{3+} , incluye cambios celulares y estructurales en hojas, incremento de las tasas de resistencia de difusión, reducción de la apertura estomatal, disminución de la actividad fotosintética que conduce a la clorosis y necrosis de las hojas, disminución del número de hojas y disminución de la biomasa de los brotes.

Para el caso de la variable hojas muertas se observa que no existieron diferencias significativas entre los tratamientos probados (**Figura 3.3B**).

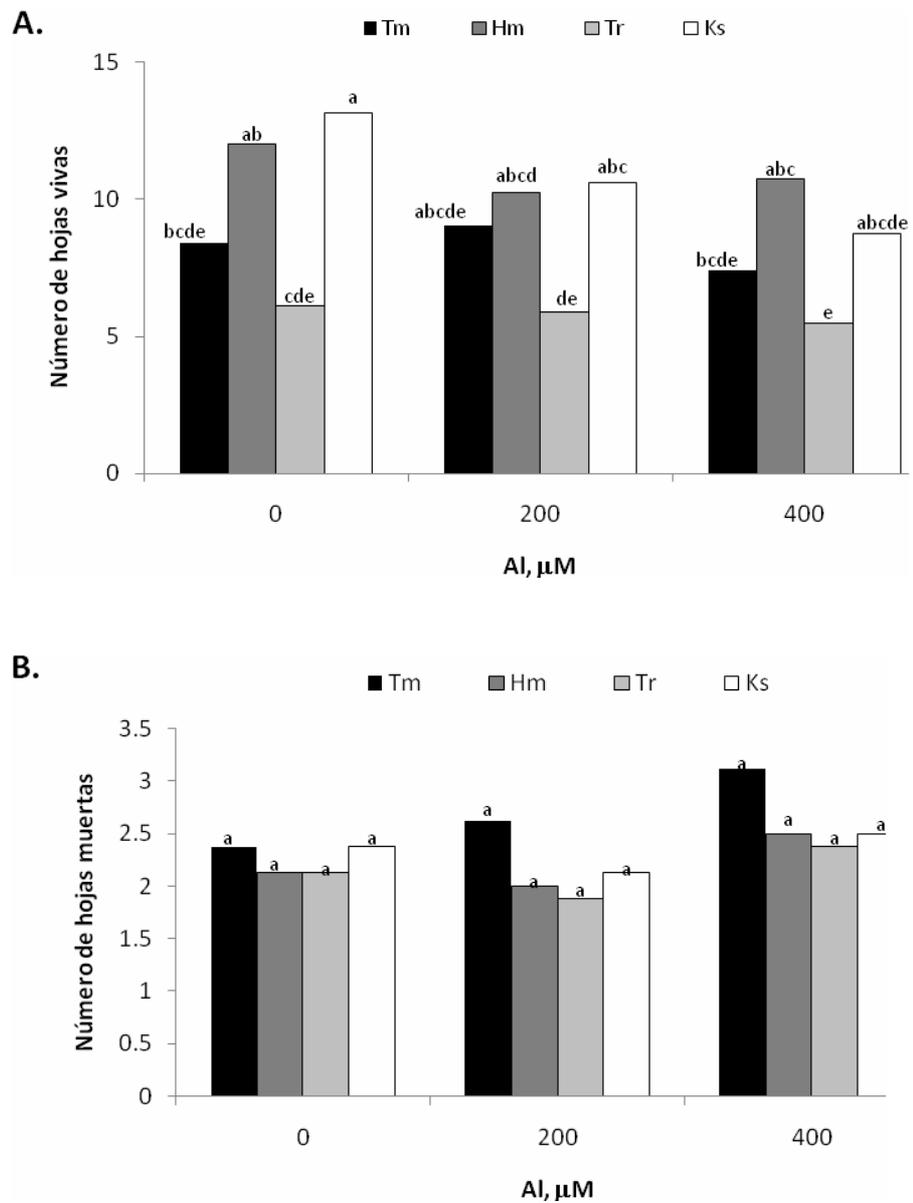


Figura 3.3 Número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al³⁺. Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (Hm), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks); Concentraciones de Al³⁺: 0, 200 y 400 μM. A, Hojas vivas; B, Hojas muertas. Letras distintas sobre las columnas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

3.5.1.3 Unidades SPAD

En el **Cuadro 3.5** se presenta la significancia estadística del efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} e interacción entre factores evaluados sobre unidades SPAD. Se observa que el factor variedad afectó de manera altamente significativa ($p \leq 0.01$) en todas las semanas. El factor concentración de Al^{3+} afectó las unidades SPAD en las semanas 2 y 4 ($p \leq 0.05$). La interacción entre factores variedad y concentración de Al^{3+} no fue significativa en ninguna de las semanas de evaluación.

Cuadro 3.5 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable unidades SPAD en arroz.

Fuente de variación	GL	Significancia de las diferencias para la variable unidades SPAD			
		Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	**	**	**	**
Concentración de Al^{3+}	2	NS	*	NS	*
Variedad*Concentración	6	NS	NS	NS	NS

GL= Grados de libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

La **Figura 3.4** muestra el efecto de los tratamientos probados sobre la variable unidades SPAD. En la variedad Tres Ríos no se observó efecto de la adición de $200 \mu\text{M}$ Al^{3+} sobre las unidades SPAD, incluso eleva su valor al incrementar la concentración de Al^{3+} a $400 \mu\text{M}$ en la solución nutritiva. Las demás variedades muestran un comportamiento muy similar a Tres Ríos.

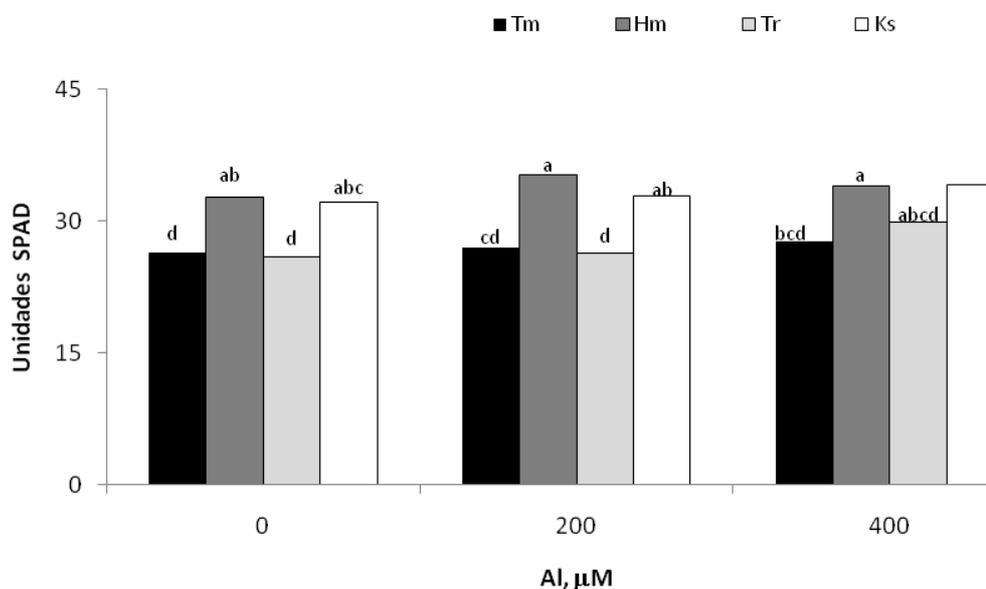


Figura 3.4 Unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas durante cuatro semanas a estrés por Al^{3+} . Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (Hm), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks); Concentraciones de Al^{3+} : 0, 200 y 400 μM . Letras distintas sobre las columnas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En variedades de arroz tolerantes a Al^{3+} , Paliwal y Sivaguru (1994) reportaron que no existen diferencias en el contenido de clorofila entre plantas testigo y plantas tratadas con una solución nutritiva que contenía 222 μM de Al^{3+} . En general el arroz no presenta una marcada reducción en el contenido de clorofila al adicionarle Al^{3+} (Shamsi *et al.*, 2007), lo cual concuerda con los hallazgos aquí reportados.

3.5.1.4 Longitud de raíz

En el **Cuadro 3.6** se presentan los resultados del análisis estadístico del efecto de los factores variedad y concentración de Al^{3+} y su interacción entre factores evaluados, sobre la variable longitud de raíz. Se observa que el factor variedad afectó de manera altamente significativa ($p \leq 0.01$) esta variable en las semanas 1, 2 y 3 pero no la semana 4. El factor concentración de Al^{3+} afectó esta variable de forma altamente significativa en las cuatro semanas de tratamiento ($p \leq 0.01$).

La interacción entre factores variedad y concentración de Al^{3+} no fue significativa durante todo el tratamiento.

Cuadro 3.6 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la variable longitud de raíz en arroz.

Fuente de variación	GL	Significancia de las diferencias para la variable longitud de raíz			
		Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	**	**	**	NS
Concentración de Al^{3+}	2	NS	**	**	**
Variedad*Concentración	6	NS	NS	NS	NS

GL= Grados de libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

La mayor longitud de raíz se presentó en la variedad Koshihikari (23.08 cm) en plantas testigo ($0 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución), en tanto que la menor longitud se registró en la variedad Temporalero (13.61 cm) tratada con $400 \mu\text{M Al}^{3+}$ a la cuarta semana de tratamiento (**Figura 3.5**). Es necesario enfatizar que la concentración de $200 \mu\text{M Al}^{3+}$ disminuyó ligeramente la longitud de raíz de la variedad Tres Ríos.

Estos hallazgos concuerdan con lo reportado por Goh y Lee (1999), quienes observaron que la inhibición del crecimiento de la raíz de plántulas de arroz depende fuertemente de la concentración de Al^{3+} , pues las células de la raíz absorben rápidamente el Al^{3+} , resultando en la inhibición del crecimiento radical. Los trabajos de Sasaki *et al.* (1997) confirman lo antes mencionado, encontrando además alteraciones estructurales e incremento de lignina.

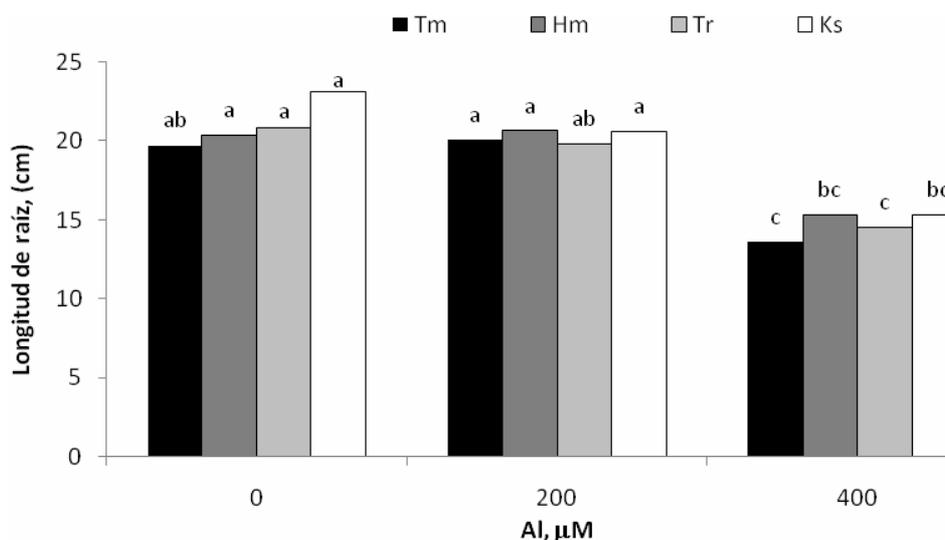


Figura 3.5 Longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} por cuatro semanas. Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (Hm), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks); Concentraciones de Al^{3+} : 0, 200 y 400 μM . Letras distintas sobre las columnas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

La relación del Al^{3+} con los componentes de la membrana celular altera la permeabilidad de ésta, lo cual constituye uno de los principales factores responsables de la reducción del crecimiento y alteración de la integridad de la membrana plasmática (Ryan *et al.*, 1994; Peixoto *et al.*, 2001). También existe una fuerte relación inversa entre la inhibición del crecimiento de la raíz y el aumento de la acumulación de Al^{3+} , la cual promueve la formación de radicales libres de oxígeno mediada por la peroxidación de las membranas como lo demuestra el aumento de las actividades de la enzima superóxido dismutasa (SOD) y peroxidasa (PRX) (Meriga *et al.*, 2004).

En la **Figura 3.6** se observa el efecto de las concentraciones de Al^{3+} en el tamaño que alcanzaron las plantas después de cuatro semanas de tratamiento. Se puede apreciar una reducción significativa en la longitud de raíz como consecuencia de las altas concentraciones de Al^{3+} en la solución nutritiva. Estos resultados son similares a los reportados por Darkó *et al.* (2004), donde el

crecimiento de la raíz es inhibido por causa de la toxicidad por Al^{3+} , en plántulas de arroz.

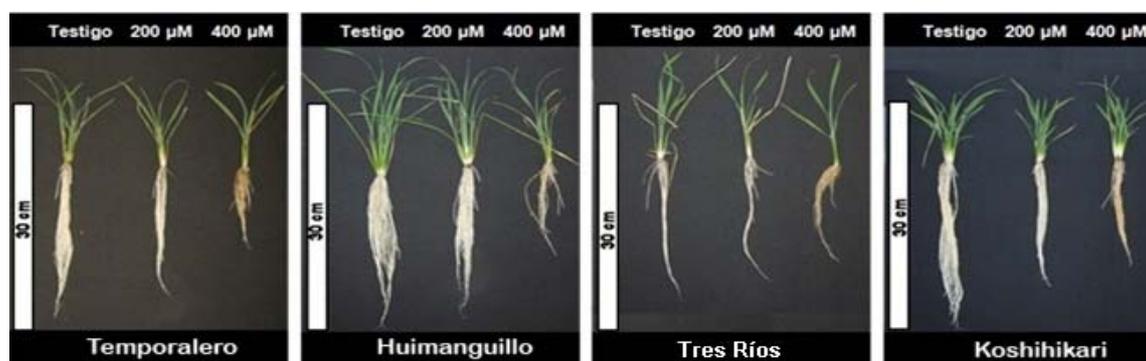


Figura 3.6 Tamaño de planta alcanzado por cuatro variedades de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} durante cuatro semanas. Variedades: Tm, Temporalero; Hm, Huimanguillo; Tr, Tres Ríos; y Ks, Koshihikari; concentraciones de Al^{3+} : 0, 200 y 400 μM . La regla a la izquierda de cada fotografía representa 30 cm.

3.5.1.5 Volumen de raíz

En el **Cuadro 3.7** se presenta la significancia estadística del efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} e interacción entre factores evaluados, sobre la variable volumen de raíz. Se observa que el factor variedad afectó de manera altamente significativa ($p \leq 0.01$) esta variable durante las semanas 2, 3 y 4. El factor concentración de Al^{3+} sólo afectó esta variable de forma altamente significativa en la semana 4 de tratamiento ($p \leq 0.01$), sin mostrar significancia durante las tres primeras semanas. La interacción entre factores variedad y concentración de Al^{3+} fue significativa ($p \leq 0.05$) únicamente en la semana 1 del tratamiento.

Cuadro 3.7 Efecto de los factores variedad, concentración de Al³⁺ y de sus interacciones sobre la variable volumen de raíz en arroz.

Fuente de variación	GL	Significancia de las diferencias para la variable volumen de raíz			
		Semana 1	Semana 2	Semana 3	Semana 4
Variedad	3	*	**	**	**
Concentración de Al ³⁺	2	NS	NS.*	NS	**
Variedad*Concentración	6	*	NS	NS	NS

GL= Grados de libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

En general se observa en todas las variedades un ligero descenso del volumen de raíz al aumentar a 200 µM Al³⁺ en la solución, y dicha disminución se más evidente con el aumento a 400 µM de Al³⁺ en la solución (**Figura 3.7**).

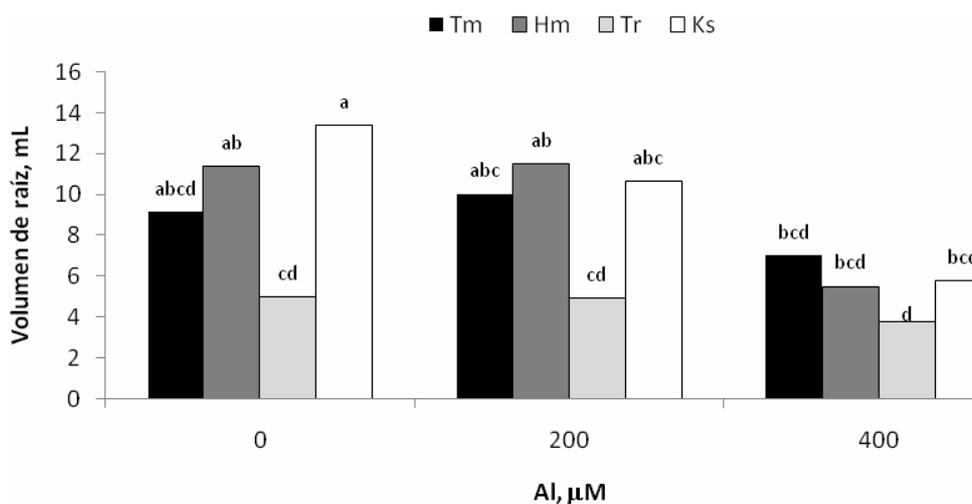


Figura 3.7 Volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas por cuatro semanas a estrés por Al³⁺. Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (Hm), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks). Concentraciones de Al³⁺: 0, 200 y 400 µM. Letras distintas sobre cada columna indican diferencias estadísticas significativas (p ≤ 0.05).

En la **Figura 3.7** se observa la disminución del volumen de raíz a mayor concentración de Al^{3+} , debido a que la presencia de éste inhibe la expansión y elongación de la pared celular de la raíz, así como la dinámica del citoesqueleto y la interacción con los microtúbulos y filamentos de actina (Blancaflor *et al.*, 1998). Estos datos son contrarios a lo observado por Landa (2008) en plantas de frijol, quien encontró un efecto positivo ante la adición de $100 \mu\text{M Al}^{3+}$. En *Canavalia ensiformis* las plantas tolerantes a Al^{3+} , responden positivamente a las variables altura de planta, volumen radical, longitud de la raíz principal entre otros a la adición de 20 mg L^{-1} y 50 mg L^{-1} de Al^{3+} en la solución nutritiva (Torrealba y Viera, 1998).

3.5.1.6 Microscopía electrónica de barrido de raíces

La concentración de Al^{3+} provoca destrucción en la raíz del arroz, lo cual es causa de la inhibición del crecimiento radical, como se demuestra en la **Figura 3.8**. Las plantas testigo ($0 \mu\text{M}$ de Al^{3+}) no presentaron alteraciones en la estructura de la raíz, a diferencia de las otras concentraciones donde a mayor concentración de Al^{3+} se observó destrucción de las células del córtex. La variedad Tres Ríos no presentó daño radical en su morfología interna, con ninguna de las concentraciones de Al^{3+} suministradas, por lo que se deduce que se trata de una variedad resistente a Al^{3+} .

Lenoble *et al.* (1996) y Hirano e Hijii (1998) han demostrado los efectos de la toxicidad causada por Al^{3+} en la morfología de la raíz; Lenoble *et al.* (1996) reportaron que la aplicación de B en la solución nutritiva puede prevenir daños ocasionados por Al^{3+} . La protección que confiere el B es evidente a todos los niveles de organización analizados: crecimiento de raíz; elongación celular en la raíz primaria; organización de tejidos y estructura de la célula; y morfología de la raíz primaria. Resultados similares han sido observados por Blancaflor *et al.* (1998) en maíz. En especies y variedades resistentes, mecanismos similares a los que confiere el B pueden ser observados. En esta investigación se demostró

que la aplicación de Al^{3+} provoca destrucción en la raíz del arroz, como se muestra en la **Figura 3.8**.

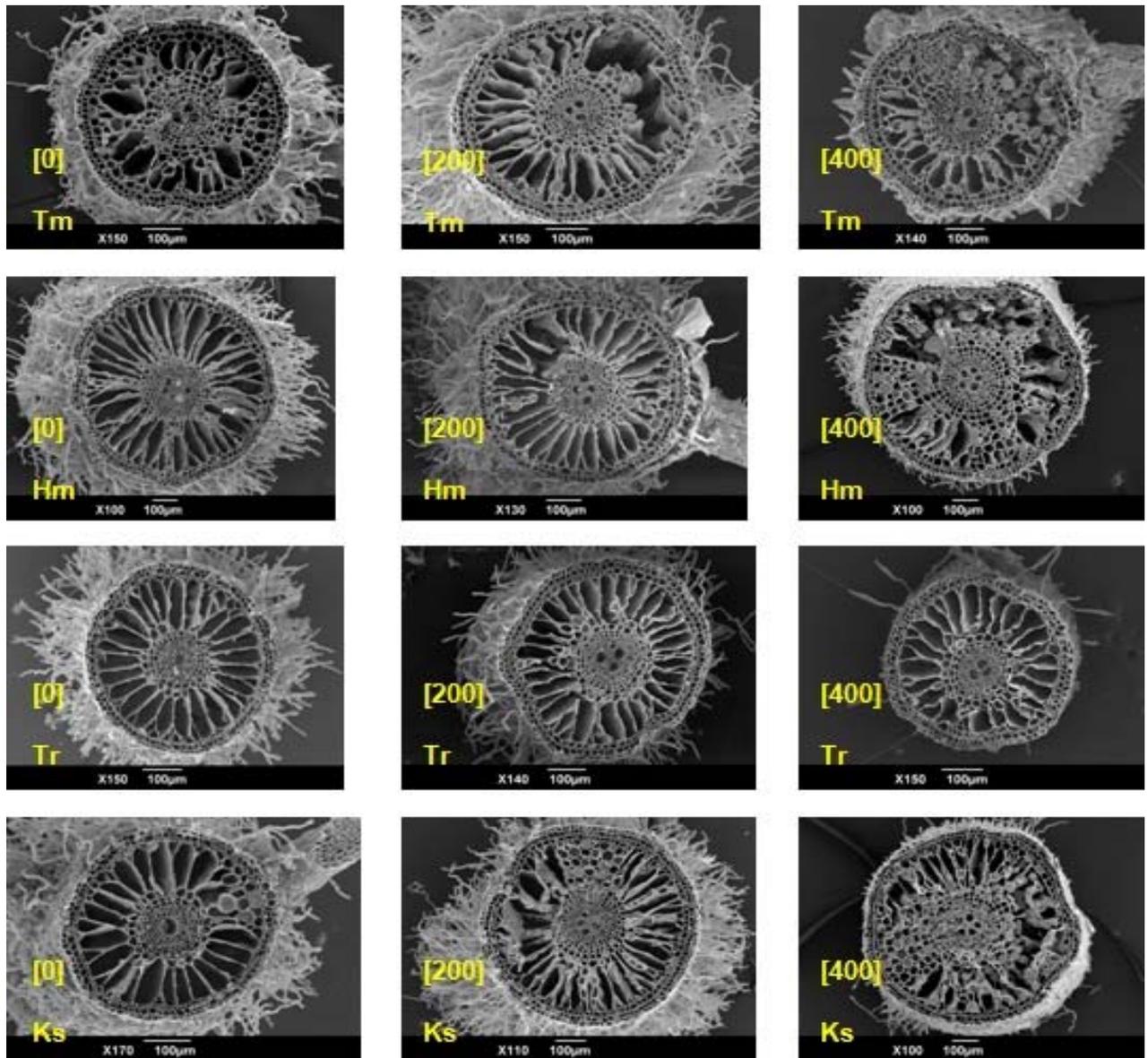


Figura 3.8 Cortes transversales de raíces de cuatro variedades de arroz sometidas durante cuatro semanas a estrés por Al^{3+} . Variedades: Temporalero (Tm), Huimanguillo (HM), Tres Ríos (Tr) y Koshihikari (Ks); concentraciones de Al^{3+} indicadas entre corchetes: 0, 200 y 400 μM .

En el tratamiento testigo (0 μM de Al^{3+}) los tejidos no presentaron destrucción; por el contrario, las plantas sometidas a estrés por Al^{3+} mostraron desórdenes en la organización de sus células en sus raíces, y tal desorden se relacionó directamente con el nivel de Al^{3+} con el que fueron tratadas, excepto en la variedad Tres Ríos, la cual no presentó alteraciones en la organización celular en ninguna de las concentraciones de Al^{3+} probadas, por lo que se deduce que es una variedad que puede tolerar la presencia de Al^{3+} .

El Al^{3+} interfiere en la división celular en ápices radiculares y de raíces laterales, incrementando la rigidez de la pared celular por la vinculación de pectinas cruzadas, reduce la replicación del DNA mediante el aumento de la rigidez de la doble hélice del DNA, se genera una fijación del P en formas menos solubles, disminuye la respiración radicular, interfiere con la actividad enzimática que regula la fosforilación de los azúcares, la deposición de los polisacáridos en la pared celular y la absorción, transporte y el uso de varios nutrimentos esenciales como Ca, Mg, K, P y Fe (Aimi *et al.*, 2009; Du *et al.*, 2009; Foy, 1974).

La interacción entre los factores variedad*concentración, fueron significativos en las variables altura de planta, número de hojas vivas, longitud y volumen de raíz, lo cual concuerda con lo observado por Lazof *et al.* (1996), quien reporta que el Al^{3+} se acumula en las células de la capa externa de la raíz, aunque a mayor tiempo de exposición y concentración de Al^{3+} , éste penetra en las capas internas de la raíz causando cambios físicos y morfológicos en la planta.

En las variables unidades SPAD y número de hojas muertas no se encontraron diferencias significativas en la interacción variedad*concentración. Paliwal y Sivaguru (1994) encontraron que en variedades de arroz tolerantes a Al^{3+} , no se encontraron diferencias significativas en su morfología externa ni se afecta su contenido de clorofila.

3.5.2 Variables nutrimentales

3.5.2.1 Concentración de cationes y Al en hoja

El análisis nutrimental demostró que los factores variedad, concentración de Al^{3+} y la interacción variedad*concentración tuvieron influencia sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz (**Cuadro 3.8**).

Cuadro 3.8 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz.

Catión	Fuente de variación	GL	Significancia de las diferencias para la variable concentración nutrimental
Al^{3+}	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	**
Ca^{2+}	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
K^+	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	**
Mg^{2+}	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
P	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*

GL= Grados de libertad, NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

En el **Cuadro 3.9** se presenta la significancia estadística ($p \leq 0.05$) del análisis nutrimental en hojas para Cu, Fe, Mn y Zn, en donde todos los elementos mostraron diferencias estadísticas para el factor variedad y la interacción variedad*concentración de Al^{3+} . El factor concentración de Al^{3+} en la solución

tuvo efectos significativos sobre la concentración de Cu, Mn y Zn, pero no sobre Fe.

Cuadro 3.9 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz.

Catión	Fuente de variación	Grados de libertad	Significancia de las diferencias para la variable concentración micronutricional
Cu	Variedad	3	**
	Concentración	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
Fe	Variedad	3	*
	Concentración	2	NS
	Variedad*Concentración	6	*
Mn	Variedad	3	**
	Concentración	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
Zn	Variedad	3	**
	Concentración	2	**
	Variedad*Concentración	6	*

NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

En el **Cuadro 3.10** se muestra la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz sometidas tres concentraciones de Al^{3+} en la solución nutritiva por efecto del factor variedad. Se observa que las variedades Koshihikari, Tres Ríos y Huimanguillo retuvieron menos aluminio en sus hojas, comparadas con Temporalero que mantuvo una concentración mayor de este elemento. Respecto al Ca, K, Mg y P. Las variedades Koshihikari, Tres Ríos y Huimanguillo mostraron extracciones similares de Ca y Mg; los niveles de K y P fueron menores en Tres Ríos.

Cuadro 3.10 Concentración de Al, Ca, K, Mg y P (g kg^{-1}) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.

Variedad	Al	Ca	K	Mg	P
Temporalero	0.434 a	7.350 a	18.845 a	5.326 a	8.459 a
Huimanguillo	0.304 b	4.730 b	12.019 bc	3.541 b	5.637 c
Tres Ríos	0.286 b	5.149 b	10.097 c	3.264 b	5.006 c
Koshihikari	0.251 b	4.555 b	12.901 b	3.402 b	6.961 b

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.11** se muestra la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz sometidas tres concentraciones de Al^{3+} en la solución nutritiva por efecto del factor variedad. Se observa que las variedades Koshihikari, Tres Ríos y Huimanguillo retuvieron menos Zn en sus hojas, comparadas con Temporalero que mantuvo una concentración mayor de este elemento. La variedad Temporalero también registro mayor concentración de Cu y Mn.

Cuadro 3.11 Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn (g kg^{-1}) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.

Variedad	Al	Cu	Fe	Mn	Zn
Temporalero	0.434 a	0.036 a	1.871 a	0.634 a	0.143 a
Huimanguillo	0.304 b	0.020 c	0.977 b	0.484 b	0.105 b
Tres Ríos	0.286 b	0.025 bc	1.247 ab	0.387 c	0.107 b
Koshihikari	0.251 b	0.023 b	1.304 ab	0.391 c	0.101 b

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Por efecto de la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva se observa que en todos los casos la concentración de Ca, K, Mg y P disminuyeron a medida que se

aumentó el Al^{3+} en la solución (**Cuadro 3.12**). Esta misma tendencia se observa en la concentración de los micronutrientes Mn y Zn, pero un efecto contrario se muestra en Al, Cu y Fe (**Cuadro 3.13**).

Cuadro 3.12 Concentración de Al, Ca, K, Mg y P (g kg^{-1}) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .

Concentración de Al^{3+} , μM	Al	Ca	K	Mg	P
0	0.114 c	6.323 a	16.311 a	4.686 a	7.798 a
200	0.308 b	5.501 b	13.751 b	4.047 b	7.086 b
400	0.533 a	4.509 b	10.332 c	2.915 c	4.662 c

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Cuadro 3.13 Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn (g kg^{-1}) en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .

Concentración de Al^{3+} , μM	Al	Cu	Fe	Mn	Zn
0	0.114 c	0.020 c	0.957 b	0.618 a	0.883 c
200	0.308 b	0.024 b	1.227 b	0.476 b	0.217 b
400	0.533 a	0.033 a	1.866 a	0.327 c	0.136 a

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.14** se muestra el efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg, y P en hojas de arroz. Se puede apreciar que las variedades Temporalero y Huimanguillo tuvieron mayores concentraciones de Al^{3+} cuando son tratadas con $400 \mu\text{M Al}^{3+}$. Las menores concentraciones de Ca se observan en la variedad Koshihikari tratada con $400 \mu\text{M Al}^{3+}$, seguida de las variedades Tres Ríos y Huimanguillo tratadas con la misma concentración de Al^{3+} . En cuanto a la concentración de K las variedades que mostraron menores valores fueron Koshihikari y Tres Ríos, ambas tratadas con $400 \mu\text{M Al}^{3+}$. Para Mg, los niveles más bajos de concentración los mostraron las variedades Koshihikari y Huimanguillo. Finalmente, las menores concentraciones de P se obtuvieron en

las cuatro variedades estudiadas tratadas con 400 μM Al^{3+} . De especial importancia resulta el hecho de que las concentraciones de Mg en hoja de la variedad Tres Ríos permanecieron estadísticamente iguales al aumentar las concentraciones de Al^{3+} en la solución nutritiva.

Cuadro 3.14 Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en hojas de arroz.

Variedad	Concentración Al^{3+} (μM)	Concentración de macronutrientes (g kg^{-1})				
		Al	Ca	K	Mg	P
Temporalero	0	0.16 fg	8.15 a	19.33 ab	6.26 a	10.06 a
	200	0.43 dc	7.93 a	18.78 ab	5.94 ab	9.12 ab
	400	0.71 a	5.97 bc	18.42 ab	3.78 cde	6.20 def
Huimanguillo	0	0.09 g	5.11 bc	13.67 bcd	4.36 cd	7.07 cde
	200	0.21 fg	4.61 c	11.32 cd	3.46 de	6.13 def
	400	0.61 ab	4.48 cd	11.07 cd	2.80 ef	3.71 g
Tres Ríos	0	0.19 fg	6.38 b	11.78 cd	3.17 de	5.06 fg
	200	0.31 de	4.59 c	10.62 cd	3.35 de	5.16 efg
	400	0.57 bc	4.48 cd	7.89 de	3.27 de	4.80 fg
Koshihikari	0	0.13 fg	5.68 bc	20.47 a	4.95 bc	9.01 abc
	200	0.38 de	4.99 bc	14.29 bc	3.45 de	7.94 bcd
	400	0.25 ef	3.01 d	3.95 e	1.81 f	3.94 g

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.15** se muestra el efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz. Se puede apreciar que la mayor concentración de Cu se obtuvo en la variedad Temporalero tratada con 400 μM Al^{3+} . Esta misma variedad no mostró efecto de las interacciones entre los factores para la concentración de Fe. La concentración de Zn aumentó conforme se incrementó la concentración de Al^{3+} en la solución en todas las variedades. En la variedad Tres Ríos, las concentraciones de Fe y Zn probadas no ocasionaron diferencias significativas en la concentración de Al^{3+} .

Cuadro 3.15 Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en hojas de arroz.

Variedad	Concentración Al^{3+} (μM)	Concentración de micronutrientos (g kg^{-1})				
		Al	Cu	Fe	Mn	Zn
Temporalero	0	0.163 fg	0.026 bcde	1.879 ab	0.689 a	0.108 bc
	200	0.431 dc	0.035 b	1.854 ab	0.745 a	0.157 a
	400	0.707 a	0.046 a	1.879 ab	0.469 bc	0.163 a
Huimanguillo	0	0.091 g	0.018 ef	0.573 b	0.758 a	0.084 cd
	200	0.210 fg	0.019 ef	0.718 ab	0.389 c	0.096 c
	400	0.612 ba	0.023 cdef	1.641 ab	0.304 cd	0.134 ab
Tres Ríos	0	0.709 fg	0.021 def	0.617 ab	0.424 bc	0.099 c
	200	0.215 de	0.021 def	1.306 ab	0.377 c	0.109 bc
	400	0.565 bc	0.032 bc	1.820 ab	0.361 cd	0.112 bc
Koshihikari	0	0.126 fg	0.016 f	0.758 ab	0.602 ab	0.062 d
	200	0.378 de	0.022 def	1.031 ab	0.395 c	0.107 bc
	400	0.248 ef	0.030 bcd	2.123 a	0.176 d	0.135 ab

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.16** se presenta de manera resumida la concentración relativa de nutrientes respecto al testigo en hojas de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . En todas las variedades hubo un aumento en la concentración de Al^{3+} a medida que los niveles de este elemento aumentaron en la solución nutritiva. En cuanto al Cu, también se observaron incrementos en su concentración al usar la máxima concentración de Al^{3+} en la solución en tres de las cuatro variedades; la excepción fue la variedad Huimanguillo, en la cual no hubo fluctuaciones.

Cuadro 3.16 Concentración relativa de nutrimentos respecto al testigo en hojas de arroz sometidas a estrés por Al³⁺.

Concentración de Al ³⁺	Nutrimento (g kg ⁻¹)	Variedad			
		Tm	Hm	Tr	Ks
		%	%	%	%
0	Al	0	0	0	0
200		+ 169	+ 133	+ 163	+ 192
400		+ 344	+ 578	+ 613	+ 92
0	Cu	0	0	0	0
200		+ 33	+ 4	- 0.5	+ 42
400		+ 31	+ 23	+ 54	+ 34
0	Fe	0	0	0	0
200		- 2	+ 26	+ 111	+ 36
400		0	+ 188	+ 194	+ 179
0	Zn	0	0	0	0
200		+ 45	+ 25	+ 10	+ 83
400		+ 45	+ 63	+ 10	+ 133
0	Ca	0	0	0	0
200		- 3	- 10	- 30	- 12
400		- 27	- 12	- 28	- 47
0	K	0	0	0	0
200		- 3	- 17	- 10	- 30
400		- 5	- 19	- 33	- 81
0	Mg	0	0	0	0
200		- 5	- 21	+ 6	- 30
400		- 40	- 36	+ 3	- 63
0	Mn	0	0	0	0
200		+ 9	- 49	- 10	- 35
400		- 32	- 61	- 14	- 70
0	P	0	0	0	0
200		- 9	- 13	+ 2	- 12
400		- 38	- 48	- 5	- 56

Tm = Temporalero, Hm = Huimanguillo, Tr = Tres Ríos, Ks = Koshihikari, % = porcentaje, + = Aumenta porcentaje, - = Disminuye porcentaje.

NOTA: Para números absolutos ver **Cuadros 3.14 y 3.15**

Para el Fe se observaron aumentos en tres de las cuatro variedades a medida que incrementó la concentración de Al^{3+} abastecida; la excepción fue la variedad Temporalero. Para el caso del Zn se observaron aumentos a medida que se incrementó el Al^{3+} en la solución nutritiva; interesante resulta el hecho de que en las variedades Temporalero y Tres Ríos la concentración de Zn fue similar entre 200 y 400 μM de Al^{3+} . Para los nutrimentos Ca, K, Mn y P se observaron descensos en sus niveles de concentración en todas las variedades cuando éstas fueron tratadas con 400 μM Al^{3+} . Para el caso de Mg, la variedad Tres Ríos muestra aumento en su concentración, en tanto que los demás muestran decrementos al aumentar la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva.

3.5.2.2 Concentración de cationes y Al en raíz

En el **Cuadro 3.17** se presenta la significancia estadística de los resultados del análisis nutrimental en raíz para Al, Ca, K, Mg y P, en donde todos los factores de estudio y sus interacciones, mostraron diferencias estadísticas (con excepción de Mg, el cual no mostró significancia estadística por la concentración de Al^{3+} y la interacción variedad*concentración).

Los resultados del análisis estadístico del efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} e interacción entre factores evaluados del análisis nutrimental en raíz para Cu, Fe, Mn y Zn, se observan en el **Cuadro 3.18** en donde todos los elementos mostraron diferencias estadísticas para el factor variedad y la interacción variedad*concentración. El factor concentración de Al^{3+} en la solución, tuvo efectos significativos sobre la concentración de Cu, Fe y Mn, pero no sobre Zn.

Cuadro 3.17 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en raíces de arroz.

Catión	Fuente de variación	Grados de libertad	Significancia de las diferencias para la variable concentración nutrimental
Al	Variedad	3	*
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
Ca	Variedad	3	*
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	**
K	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	*
	Variedad*Concentración	6	**
Mg	Variedad	3	*
	Concentración de Al^{3+}	2	NS
	Variedad*Concentración	6	**
P	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*

NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

Cuadro 3.18 Efecto de los factores variedad, concentración de Al^{3+} y de sus interacciones sobre la concentración de Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz.

Catión	Fuente de variación	Grados de libertad	Significancia de las diferencias para la variable concentración micronutrimental
Cu	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
Fe	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	**
Mn	Variedad	3	**
	Concentración de Al^{3+}	2	**
	Variedad*Concentración	6	*
Zn	Variedad	3	*
	Concentración de Al^{3+}	2	NS
	Variedad*Concentración	6	*

NS = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%

En el **Cuadro 3.19** se muestra la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} como efecto individual del factor variedad. Las medias por variedad muestran que la variedad Temporalero tiene una mayor concentración de Al, K y Mg; Tres Ríos tiene mayor Ca y en Koshihikari la concentración de P es más alta que en las otras variedades.

Cuadro 3.19 Concentración de Al, Ca, K, Mg y P (g kg^{-1}) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.

Variedad	Al	Ca	K	Mg	P
Temporalero	9.183 a	2.543 b	17.307 a	2.726 a	16.345 a
Huimanguillo	6.668 b	2.244 c	16.289 b	2.270 b	14.340 b
Tres Ríos	2.774 c	2.802 a	7.501 d	2.321 b	8.017 c
Koshihikari	5.928 b	2.802 b	13.834 c	2.251 b	17.066 a

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.20** se muestra la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} como efecto individual del factor variedad. La variedad Temporalero mostró mayor concentración de Cu; el Fe se presentó en mayor concentración en por raíces de las variedades Koshihikari y Temporalero. La variedad Huimanguillo tuvo la mayor concentración de Mn, en tanto que las variedades Temporalero y Huimanguillo registraron la más alta concentración de Zn.

Cuadro 3.20 Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn (g kg^{-1}) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . I: Efecto del factor variedad.

Variedad	Al	Cu	Fe	Mn	Zn
Temporalero	9.183 a	0.132 a	29.060 a	0.156 b	0.117 ab
Huimanguillo	6.668 b	0.120 b	25.593 b	0.177 a	0.126 a
Tres Ríos	2.774 c	0.082 c	12.734 c	0.101 d	0.085 c
Koshihikari	5.928 b	0.119 b	30.993 a	0.126 c	0.106 b

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Por efecto del factor concentración de Al^{3+} en la solución, se puede apreciar que la concentración de Al^{3+} incrementó a medida que se suministro una mayor concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva. Ca, K, Mg y P mostraron menores concentraciones con el aumento de Al^{3+} en la solución (**Cuadro 3.21**).

Cuadro 3.21 Concentración de Al, Ca, K, Mg y P (g kg^{-1}) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .

Concentración de Al^{3+} , μM	Al	Ca	K	Mg	P
0	1.161 c	3.497 a	17.745 a	2.941 a	18.213 a
200	7.578 b	2.293 b	11.582 b	2.546 b	14.914 b
400	9.677 a	1.835 c	11.871 b	1.689 c	8.698 c

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el **Cuadro 3.22** se puede observar que el aumento en la concentración de Al^{3+} en la solución incrementó la concentración de los micronutrientes en raíz, con excepción del Mn.

Cuadro 3.22 Concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn (g kg^{-1}) en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . II: Efecto del factor concentración de Al^{3+} .

Concentración de Al^{3+} , μM	Al	Cu	Fe	Mn	Zn
0	1.161 c	0.089 c	15.837 c	0.181 a	0.085 c
200	7.578 b	0.113 b	24.290 b	0.142 b	0.107 b
400	9.677 a	0.138 a	33.657 a	0.097 c	0.132 a

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Los **Cuadros 3.23** y **3.24** muestran resultados similares a lo descrito con anterioridad (**Cuadros 3.21** y **3.22**), donde la variedad Tres Ríos se destaca por una menor concentración de Al, Cu, Fe, K, Mn, P y Zn en raíces. En plantas sometidas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ la variedad Temporalero presento una mayor concentración de Al, K y Mg, mientras que Huimanguillo tuvo mayor concentración de Ca, Mn y Zn respecto a las otras variedades. Koshihikari

presentó una concentración mayor de Cu, Fe y P respecto a las otras tres variedades.

En el **Cuadro 3.23** se muestra el efecto de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al^{3+} , Ca, K, Mg, y P en raíces de arroz. Se puede apreciar que la mayor concentración de Al^{3+} se obtuvo en la variedad Temporalero tratada a 0, 200 y 400 μM de Al^{3+} , la menor concentración de este elemento fue mostrada por la variedad Tres Ríos. Las menores concentraciones de Ca se observan en la variedad Koshihikari tratada con 400 μM Al^{3+} , seguida de las variedades Tres Ríos y Temporalero tratadas con la misma concentración de Al^{3+} .

Cuadro 3.23 Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Ca, K, Mg y P en raíces de arroz.

Variedad	Concentración Al^{3+} (μM)	Concentración de nutrientes (g kg^{-1})				
		Al	Ca	K	Mg	P
Temporalero	0	2.275 d	3.295 b	20.097 a	3.582 a	17.670 bc
	200	12.154 a	2.337 d	16.507 bc	2.682 d	20.508 b
	400	13.119 a	1.996 e	15.316 bcd	1.913 f	10.856 ef
Huimanguillo	0	0.895 d	2.364 cd	21.656 a	2.208 e	17.490 bc
	200	9.283 b	2.238 de	14.396 de	3.005 c	15.926 cd
	400	9.827 b	2.129 de	12.814 ef	1.597 gh	9.604 f
Tres Ríos	0	0.382 d	4.841 a	12.117 f	3.220 b	13.456 de
	200	0.789 d	1.947 e	6.053 h	2.279 e	9.553 f
	400	7.152 c	1.618 f	4.332 h	1.464 h	1.041 g
Koshihikari	0	1.090 d	3.488 b	17.110 b	2.753 d	24.234 a
	200	8.086 bc	2.651 c	9.372 g	2.216 e	13.672 de
	400	8.609 bc	1.595 f	15.021 cd	1.783 fg	13.292de

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En cuanto a la concentración de K Mg y P las variedades que mostraron menores valores fueron Tres Ríos y Huimanguillo, ambas tratadas con 400 μM Al^{3+} . Las menores concentraciones de Ca se observan en la variedad Koshihikari tratada con 400 μM Al^{3+} , seguida de las variedades Tres Ríos y Temporalero tratadas con la misma concentración de Al^{3+} . En cuanto a la concentración de K

Mg y P las variedades que mostraron menores valores fueron Tres Ríos y Huimanguillo, ambas tratadas con 400 μM Al^{3+} .

En el **Cuadro 3.24** se aprecia el efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al^{3+} , Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz. Se puede observar que en todas las variedades la concentración de Al, Cu, Fe y Zn se incrementan con el aumento de Al^{3+} en la solución nutritiva, mientras que la concentración de K disminuye en raíces de arroz. Se puede apreciar que la mayor concentración de Cu se obtuvo en la variedad Koshihikari tratada con 400 μM Al^{3+} , las variedades Temporalero y Huimanguillo no mostraron diferencias significativas con las concentraciones 200 y 400 μM de Al^{3+} probadas en la solución nutritiva. La mayor concentración de Fe es observada en Koshihikari y Temporalero tratadas con 400 μM de Al^{3+} . Mn presentó mayor concentración en Huimanguillo y Temporalero con 0 μM de Al^{3+} . Las variedades Tres Ríos y Temporalero tratadas con 400 μM , observaron la mayor concentración de Zn en raíces de arroz.

Cuadro 3.24 Efecto de la interacción variedad*concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre la concentración de Al, Cu, Fe, Mn y Zn en raíces de arroz.

Variedad	Concentración Al^{3+} (μM)	Concentración de nutrientes (g kg^{-1})				
		Al	Cu	Fe	Mn	Zn
Temporalero	0	2.275 d	0.113 cd	26.033 d	0.190 b	0.108 bc
	200	12.154 a	0.140 b	26.133 d	0.168 bc	0.111 bc
	400	13.119 a	0.143 b	35.014 b	0.111 def	0.131 b
Huimanguillo	0	0.895 d	0.089 efg	19.586 e	0.229 a	0.094 cd
	200	9.283 b	0.129 bc	25.929 d	0.177 b	0.123 b
	400	9.827 b	0.143 b	31.263 bc	0.124 de	0.160 a
Tres Ríos	0	0.382 d	0.066 h	0.328 f	0.139 cd	0.059 e
	200	0.789 d	0.077 gh	18.698 e	0.097 efg	0.083 de
	400	7.152 c	0.104 def	19.177 e	0.068 g	0.113 bc
Koshihikari	0	1.090 d	0.088 fg	17.401 e	0.165 bc	0.080 de
	200	8.086 bc	0.105 de	26.401 cd	0.127 de	0.113 bc
	400	8.609 bc	0.165 a	49.176 a	0.087 fg	0.126 b

Medias con letras distintas en la misma columna indican que existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Cuadro 3.25 Concentración relativa de nutrimentos respecto al testigo en raíces de arroz sometidas a estrés por Al³⁺.

Concentración de Al ³⁺	Nutrimento (g kg ⁻¹)	Variedad			
		Tm %	Hm %	Tr %	Ks %
0	Al	0	0	0	0
200		+ 435	+ 931	+ 108	+ 642
400		+ 478	+ 992	+ 1782	+ 690
0	Ca	0	0	0	0
200		- 29	- 5	- 60	- 24
400		- 39	- 10	- 67	- 54
0	Cu	0	0	0	0
200		+ 27	+ 44	+ 14	+ 11
400		+ 27	+ 56	+ 43	+ 78
0	Fe	0	0	0	0
200		0	+ 32	+ 5567	+ 52
400		+ 34	+ 60	+ 5712	+ 183
0	K	0	0	0	0
200		- 18	- 34	- 50	- 45
400		- 24	- 41	- 64	- 12
0	Mg	0	0	0	0
200		- 25	+ 36	- 29	- 19
400		- 47	- 28	- 55	- 35
0	Mn	0	0	0	0
200		- 11	- 22	- 29	- 19
400		- 42	- 48	- 50	- 44
0	P	0	0	0	0
200		+ 16	- 9	- 29	- 44
400		- 39	- 45	- 92	- 45
0	Zn	0	0	0	0
200		0	+ 33	+ 33	+ 38
400		+ 18	+ 78	+ 83	+ 63

Tm = Temporalero, Hm = Huimanguillo, Tr = Tres Ríos, Ks = Koshihikari, % = porcentaje, + = Aumenta porcentaje, - = Disminuye porcentaje.

NOTA: Para números absolutos ver **Cuadros 3.23 y 3.24**

En el **Cuadro 3.25** se muestra la concentración relativa de nutrimentos respecto al testigo en raíces de arroz sometidas a estrés por Al^{3+} . Se puede apreciar que en todas las variedades existe un aumento en la concentración de Al, Cu, Fe y Zn, a medida que aumenta la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva. Por el contrario, se observa un decremento generalizado de Ca, K, Mg, Mn y P.

Estos resultados concuerdan con lo reportado por Macedo y Jan (2008), quienes encontrando que a mayor concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva, se observa un descenso en la concentración de Ca, Mg y Mn, así como un incremento en Fe, Cu y Zn. Fageria y Carvalho (1982), encontraron que al aumentar la concentración de Al^{3+} (100 a 417 mg kg^{-1}) en arroz, se disminuyen las concentraciones y el contenido de N, P, K, Ca, Mg, S y Na. Así también, Ramachandran *et al.* (2004) observaron que en presencia de Al^{3+} se redujo la concentración de P, Ca, Zn y Mn en plántulas de arroz.

La hipótesis del desplazamiento de Ca^{2+} por el Al^{3+} en puntos críticos en el apoplasto ha sido discutida por mucho tiempo. Esta hipótesis propone que Al desplaza a Ca de puntos críticos en el apoplasto. Blamey (2001) propone tres formas en las que la acumulación de Al en raíz causa toxicidad: 1) una disminución de la absorción de cationes básicos del apoplasto, en especial de Ca, lo cual reduce la captación de nutrimentos por unidad de la longitud de raíz; 2) cuando se absorbe Al^{3+} en la pared celular, se presenta una reducción de la expansión celular disminuyendo así la elongación de la raíz; y 3) una reducción en la absorción de nutrimentos disminuye la proliferación de la raíz a través del suelo. Aunque el arroz es considerado un cultivo tolerante a Al^{3+} (Ishikawa *et al.*, 2000), su tolerancia es muy diferente entre variedades (van Hai *et al.*, 1989; Jan y Pettersson, 1993), y el mecanismo de tolerancia a Al^{3+} en este cultivo sigue siendo ampliamente discutido. Okada *et al.* (2003) reportaron que el rendimiento mayor de variedades sensibles a Al^{3+} se correlacionó con el Ca intercambiable en suelos altamente degradados con baja capacidad de intercambio catiónico, lo que sugiere que Ca tiene un papel importante en suelos ácidos y la tolerancia del

arroz a Al^{3+} . Watanabe y Okada (2005) reportaron que la concentración de cationes, principalmente Ca, aumenta considerablemente la tolerancia a Al^{3+} en cultivos de arroz. Por otra parte, la deficiencia de Mg inducida por Al^{3+} ha sido asociada con la inhibición de la captación de Mg (Huang *et al.*, 1992) por el bloqueo vinculado de sitios de transporte de proteínas (Rengel y Robinson, 1989). Keltjens y Tan (1993) y Yang *et al.* (2007), demostraron que Mg aminora los síntomas de toxicidad de Al^{3+} en *Vigna umbellata*, principalmente la inhibición del crecimiento de la raíz, ayudando a mantener el Ca y Mg en los ápices de las raíces. El Al^{3+} ocasiona deficiencia de P, Ca y síntomas de deficiencia por Fe (Clark *et al.*, 1981; Foy y Fleming, 1982) en hojas.

En respuesta a la toxicidad por Al^{3+} , las plantas tienen varios mecanismos de resistencia. Algunas especies poseen un mecanismo activo de exclusión de Al^{3+} o son capaces de inactivar Al^{3+} dentro de sus tejidos; existen otras especies que cambian el pH de de la rizosfera, exudaban agentes quelatantes, o poseen mayor capacidad de soportar o compensar la deficiencia de nutrientes inducida por Al^{3+} (Anderson, 1988; Kochian, *et al.*, 2004). Ojima y Ohira (1985) demostraron que el efecto quelatante del ácido cítrico reduce la acción tóxica del Al^{3+} en células de zanahoria. El Al^{3+} en plantas tolerantes puede agruparse en sus tejidos. En algunos grupos de plantas las concentraciones de Al^{3+} en los brotes no son diferentes en plantas tolerantes y sensibles. Sin embargo, en raíz son más bajos en plantas tolerantes de trigo, cebada, soya y guisante; en tales casos la tolerancia a Al^{3+} implica un mecanismo de exclusión. En otro grupo de plantas, la tolerancia a Al^{3+} se asocia con menos Al^{3+} en brotes y una concentración mayor en raíces o en ambos (brotes y raíces). Esto ha sido observado en trigo, cebada y papa. En un tercer grupo de especies tolerantes, la acumulación de Al^{3+} está en lo más alto de la planta, lo cual está determinado por mecanismos internos de tolerancia a Al^{3+} , observado particularmente en pino, té y mangle (Rout *et al.*, 2001; Kochian, *et al.*, 2004).

3.6 CONCLUSIONES

El incremento de la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva afecta variables fisiológicas y nutrimentales de la siguiente forma:

- El incremento en las concentraciones de Al^{3+} en la solución nutritiva redujo las variables altura de planta, número de hojas vivas, longitud y volumen de raíz.
- El Al^{3+} también afectó la concentración de nutrimentos en hoja y raíz. Al aumentar la concentración de Al^{3+} en la solución también se incrementó su concentración tanto en hoja como en raíz. Así también se aumentó la concentración de Cu, Fe y Zn, pero disminuyó la concentración de Ca, K, Mg, Mn y P.
- La variedad Tres Ríos logró desarrollar un mayor volumen de raíces en comparación con las demás variedades evaluadas bajo las mismas condiciones de estrés por Al^{3+} ; también mostró ausencia de daños en sus células de la raíz por efecto del Al^{3+} ; dentro de las variedades mexicanas, fue la que presentó la menor concentración de Al^{3+} en hojas.
- Niveles crecientes de Al^{3+} no afectan significativamente las unidades SPAD ni número de hojas muertas.
- De las variedades evaluadas, la que concentró menor cantidad de Al, no varió sus niveles de Mg por efecto de Al y la concentración de P fue menos afectada fue Tres Ríos, la que además no presentó daños en la estructura de la raíz, por lo que se concluye que es una variedad con amplias posibilidades para su cultivo en suelos ácidos, mientras que la variedad Koshihikari es una de las más susceptibles.

3.7 LITERATURA CITADA

- Aimi, H., Uetake, M., and Shimizu, K.** (2009) Effective combinations of functional groups in chemically modified kraft lignins for reduction of aluminum toxicity. *Journal of Wood Science*: doi 10.1007/s10086-008-1025-x
- Alcántar, G. G., y Sandoval, V. M.** (1999). Manual de análisis químico de tejido vegetal. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo A.C. Chapingo, México, **10**, 156.
- Andersson, M.** (1988). Toxicity and tolerance of aluminium in vascular plants. *Water, Air and Soil Pollution*, **39**, 439-462.
- Blamey, F. P. C.** (2001). The role of the root cell wall in aluminum toxicity. *In*: N. A. Ae, J. Okada, K. Srinivasan, A. (Ed.), *Plant Nutrient Acquisition: New Perspectives* (pp. 201-226): Springer Verlag.
- Blancaflor, E. B., Jones, D. L., and Gilroy, S.** (1998). Alterations in the cytoskeleton accompany aluminum-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. *Plant Physiology*, **118**, 159-172.
- Chang, Y.C., Yamamoto, Y., and Matsumoto, H.** (1999). Accumulation of aluminium in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminium and iron. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1009-1017.
- Clark, R. B., Pier, H. A., Knudsen, D., and Maranville, J. W.** (1981). Effect of trace element deficiencies and excesses on mineral nutrients in sorghum. *Journal Plant Nutrition*, **3**, 357–374.
- Darkó, É., Ambrus, H., Stefanovits-Bányai, É., Fodor, J., Bakos, F., and Barnabás, B.** (2004). Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by *in vitro* microspore selection. *Plant Science*, **166**, 583-591.
- Delhaize, E., Ryan, P. R., and Randall, P. J.** (1993). Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology*, **103**, 695–702.
- Du, Y. M., Tian, J., Liao, H., Bai, C.J., Yan, X.L., and Liu, G.D.** (2009) Aluminium tolerance and high phosphorus efficiency helps *Stylosanthes* better adapt to low-P acid soils. *Annals of Botany* (Epub ahead of print): doi:10.1093/aob/mcp074

- Echeverría-Rubio, E.** (2003) Desarrollan un maíz resistente al aluminio. *Investigación y Desarrollo* **189**, 7-8.
- Fageria, N. K., and Carvalho, J. R. P.** (1982). Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in upland rice cultivars. *Plant and Soil*, **69**, 31-44.
- Foy, C. D.** (1974). Effects of aluminium on plant growth. *In*: E.W. Carson (ed.). *The plant root and its environment*. pp. 601-642. University Of Virginia Press, Charlottesville.
- Foy, C. D.** (1993). Role of soil scientists in genetic improvement of plants for problems of soils. *In*: *Adaptation of plants to soil stresses*. INTSORMIL Pub., No. 94-2, University of Nebraska, Lincoln, USA, pp. 185-206.
- Foy, C. D., and Fleming, A. L.** (1982). Aluminium tolerance of two wheat cultivars related to nitrate reductase activities. *Journal of Plant Nutrition*, **5**, 1313–1333.
- Furlani, P. R., and Clark, R. B.** (1981). Screening sorghum for aluminium tolerance in nutrient solution. *Agronomy Journal*, **73**, 587-594.
- Goh, C.-H., and Lee, Y.** (1999). Aluminium uptake and aluminium-induced rapid root growth inhibition of rice seedlings. *Journal of Plant Biology*, **42**, 151-158.
- Hirano, Y., and Hijii, N.** (1998) Effects of low pH and aluminum on root morphology of Japanese red cedar saplings. *Environmental Pollution* **101**, 339-347.
- Huang, J. W., Grunes, D. L., and Kochian, L. V.** (1992). Aluminum effects on the kinetics of calcium uptake into cells of the wheat root apex: quantification of calcium fluxes using a calcium-selective vibrating microelectrode. *Planta*, **188**, 414-421.
- Ishikawa, S., Wagatsuma, T., Sasaki, R., and Ofei-Manu, P.** (2000). Comparison of the amount of citric and malic acids in Al media of seven plant species and two cultivars each in five plant species. *Soil Science and Plant Nutrition*, **46**, 751-758.
- Jan, F.** (2005) Aluminium effects on growth, nutrient net uptake and transport in 3 rice (*Oryza sativa*) cultivars with different sensitivity to aluminium. *Physiologia Plantarum* **83**, 441 – 448.
- Jan, F., and Pettersson, S.** (1993). Effect of low aluminum levels on growth and nutrient relations in three rice cultivars with different tolerances to aluminum. *Journal of Plant Nutrition*, **16**, 359-372.

- Keltjens, W. G., and Tan, K.** (1993). Interactions between aluminium, magnesium and calcium with different monocotyledonous and dicotyledonous plant species. *Plant and Soil*, **155-156**, 485-488.
- Kochian, L. V., Hoekenga, O. A., and Piñeros, M. A.** (2004). How do crop plants tolerate acid soil? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 459–493.
- Landa C, R.** (2008). Respuestas agronómicas y fisiológicas de frijol al aluminio. Tesis M.C. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 178 p.
- Lazof, D. B., Goldsmith, J. G., Rufty, T. W., and Linton, R. W.** (1996). The early entry of Al into cells of intact soybean roots (a comparison of three developmental root regions using secondary ion mass spectrometry imaging). *Plant Physiology*, **112**, 1289-1300.
- Lenoble, M. E., Blevins, G., Sharp, R. E., and Cumbie, B. G.** (1996) Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. I. Maintenance of root elongation and cellular structure. *Plant, Cell and Environment* **19**, 1132–1142.
- Liu, K., and Luan, S.** (2001). Internal aluminum blocks of plant inward K⁺ channels. *The Plant Cell*, **13**, 1453-1466.
- Llugany, M., Poschenrieder, C., and Barceló, J.** (1995). Monitoring of aluminium-induced inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminium and proton toxicity. *Physiologia Plantarum*, **93**, 265 - 271.
- Ma, J. F., Shen, R., Zhao, Z., Wissuwa, M., Takeuchi, Y., Ebitani, T., and Yano, M.** (2002). Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance. *Plant and Cell Physiology*, **43**, 652–659.
- MacDiarmid, C.W., and Gardner, R.C.** (1996). Al toxicity in yeast (A role for Mg?). *Plant Physiology* **112**, 1101-1109.
- Macedo, C. E. C., and Jan, V. V. S.** (2008). Effect of aluminum stress on mineral nutrition in rice cultivars differing in aluminum sensitivity. *Engenharia Agrícola e Ambiental*, **12**, 363–369.
- Malkanthi, D.R.R., Moritsugu, M., and Yokoyama, K.** (1995). Effects of low pH and Al on absorption and translocation of some essential nutrients in excised barley roots. *Soil Science and Plant Nutrition* **41**, 253-262.

- Matsumoto, H.** (2000). Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *International Review of Cytology*, **200**, 1-46.
- Matsumoto, H., Senoo, Y., Kasai, M., and Maeshima, M.** (1996). Response of the plant root to aluminum stress: Analysis of the inhibition of the root elongation and changes in membrane function. *Journal of Plant Research*, **109**, 99-105.
- Meriga, B., Reddy, K. B., Rao, R., Reddy, L. A., and Kishora, P. B. K.** (2004). Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Physiology*, **161**, 63-68.
- Mossor-Pietraszewska, T., Kwit, M., and Legiewicz, M.** (1997). The influence of aluminium ions on activity changes of some dehydrogenases and aminotransferases in yellow lupine. *Biology Bull Poznań*, **34**, 47-48.
- Ojima, K., and Ohira, K.** (1985). Reduction of aluminum toxicity by addition of a conditioned medium from aluminum-tolerant cells of carrot. *Plant and Cell Physiology*, **26**, 281-286.
- Okada, K., Fischer, A. J., Perez Salazar, F. A., and Cañon Romero, Y.** (2003). Difference in the retention of Ca and Al as possible mechanisms of Al resistance in upland rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, **49**, 889-895.
- Paliwal, K., and Sivaguru, M.** (1994). Indirect effects of aluminum on the reflectance properties of rice cultivars differing in aluminum tolerance. *Journal of Plant Nutrition*, **17**, 883-897.
- Peixoto, P. H. P., Cambraia, J., Sant'Anna, R., Mosquim, P., and Moreira, M. A.** (2001). Aluminum effects on fatty acid composition and lipid peroxidation of a purified plasma membrane fraction of root apices of two sorghum cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, **24**, 1061-1070.
- Poschenrieder, C., Gunsé, B., Corrales, I., and Barceló, J.** (2008) A glance into aluminum toxicity and resistance in plants. *Science of the Total Environment* **400**, 356-368.
- Ramachandran, V., Patel, D. U., and Kumar, S. C.** (2004). Influence of aluminium on mineral nutrients of rice seedlings grown in solution culture. *Indian Journal of Plant Physiology*, **9**, 348-353.
- Rengel, Z.** (1992). Role of calcium in aluminium toxicity. *New Phytologist*, **121**, 499 - 513.

- Rengel, Z., and Robinson, D. L.** (1989). Competitive Al^{3+} inhibition of net Mg^{2+} uptake by intact *Lolium multiflorum* roots. 1. Kinetics. *Plant Physiology*, **91**, 1407-1413.
- Rout, G. R., Samantaray, S., and Das, P.** (2001). Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie*, **21**, 3–21.
- Ryan, P. R., Kinraide, T. B., and Kochian, L. V.** (1994). Al^{3+} - Ca^{2+} interactions in aluminum rhizotoxicity. I. Inhibition of root growth is not caused by reduction of calcium uptake. *Plant Physiology*, **113**, 1351–1357.
- SAS Institute (1990)** SAS/STAT User's guide. Ver. 6. SAS Institute, Inc. Cary, NC 1686 p.
- Sasaki, M., Yamamoto, Y., Ma, J. F., and Matsumoto, H.** (1997). Early events induced by aluminum stress in elongating cells of wheat root. *Soil Science and Plant Nutrition*, **43**, 1009-1014.
- Shamsi, I. H., Wei, K., Jilani, G., and Zhang, G.** (2007). Interactions of cadmium and aluminum toxicity in their effect on growth and physiological parameters in soybean. *Journal of Zhejiang University SCIENCE B*, **8**, 181-188.
- Steiner, A. A., and van Winden, H.** (1970). Recipe for ferric salts of ethylenediaminetetraacetic acid. *Plant Physiology* **46**, 862–863.
- Torrealba, N. G. T., y Viera, J.** (1998). Reacción de genotipos de *Canavalia* a la presencia de aluminio. *Agronomía Tropical* **48**, 193-208.
- Van Hai, T., Nga, T. T., and Laudelout, H.** (1989). Effect of aluminium on the mineral nutrition of rice. *Plant and Soil*, **114**, 173-185.
- Watanabe, T., and Okada, K.** (2005). Interactive effects of Al, Ca and other cations on root elongation of rice cultivars under low pH. *Annals of Botany*, **95**, 379–385.
- Yamamoto, Y., Rikiishi, S., Chang, Y. C., Ono, K., Kasai, M., and Matsumoto, H.** (1994). Quantitative estimation of aluminum toxicity in cultured tobacco cells: correlation between Aluminum uptake and growth inhibition. *Cell Physiology*, **35**, 575-583.
- Yang, J. L., You, J. F., Li, Y. Y., Wu, P., and Zheng, S., Jian.** (2007). Magnesium enhances aluminum-induced citrate secretion in rice bean roots (*Vigna umbellata*) by restoring plaste membrane H^+ -ATPase activity. *Plant and Cell Physiology*, **48**, 66-73.

APÉNDICE A

INFORMACIÓN ADICIONAL DEL CAPÍTULO 2

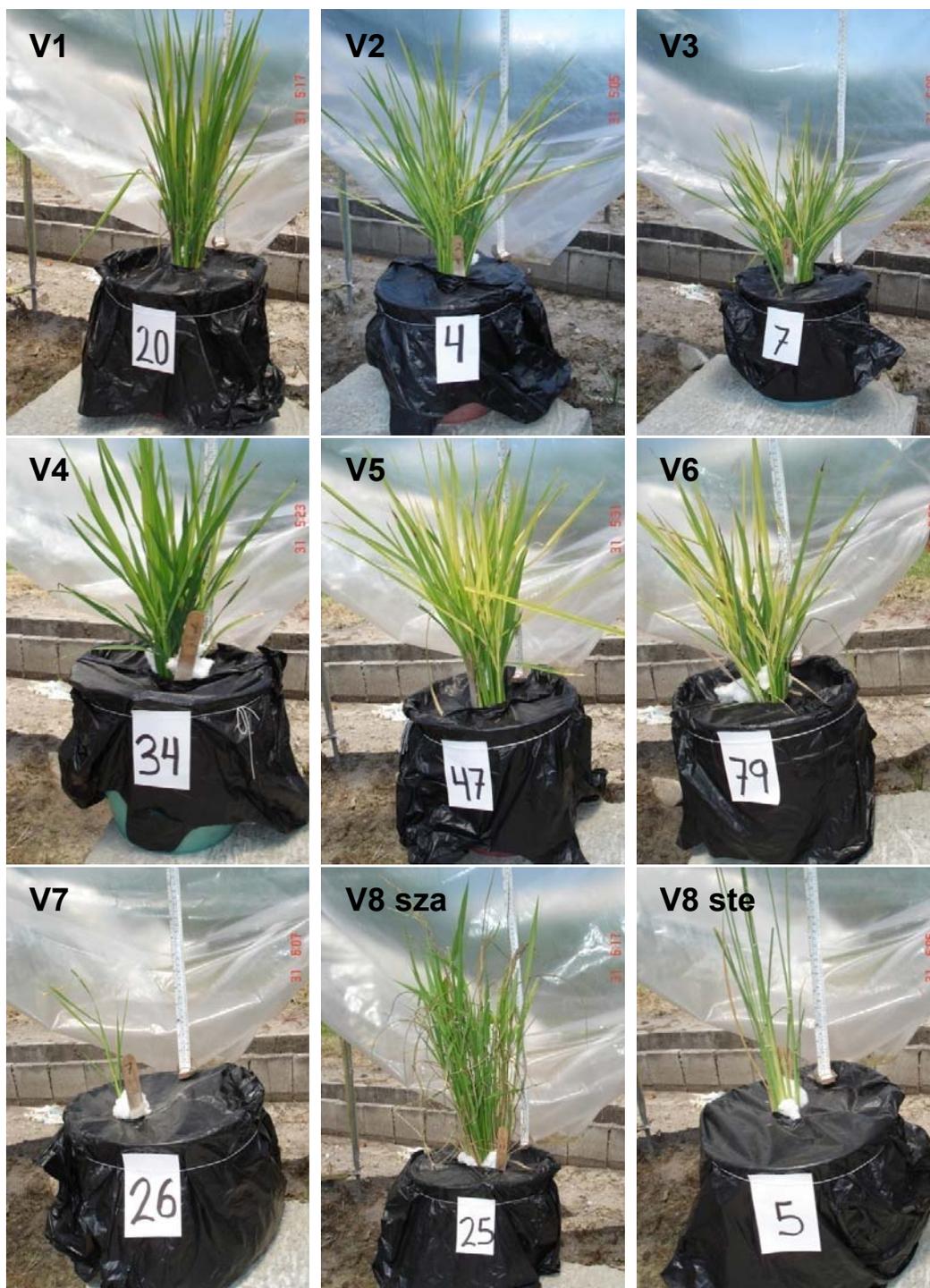


Figura 1A Variedades de arroz evaluadas en el experimento de humedad deficitaria V1: Temporalera, V2: Huimanguillo, V3: Cotaxtla, V4: Humaya, V5: Ánimas, V6: Tres Ríos, V7: Koshihikari, V8 sza: Sepiol sembrada en suelo de Zacatepec, V8 ste: Sepiol sembrada en suelo de Texcoco.

Cuadro 1A Información climatológica registrada en el campo experimental Zacatepec, Morelos, de junio a diciembre de 2007.

Junio			
Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	38.0	15.0	0.0
2	37.0	18.0	0.0
3	38.0	18.0	0.0
4	40.0	20.0	0.0
5	40.0	22.0	0.0
6	40.0	16.0	15.0
7	36.0	20.0	INAP
8	38.0	19.0	17.2
9	37.0	20.5	4.5
10	37.0	17.0	INAP
11	36.0	19.0	9.0
12	34.0	19.0	0.8
13	34.0	18.0	1.3
14	36.0	20.0	0.0
15	37.0	18.0	31.0
16	37.0	18.0	0.2
17	34.0	17.0	3.3
18	35.0	18.0	17.0
19	30.0	17.0	0.0
20	31.0	20.0	INAP
21	34.0	17.0	1.8
22	34.0	17.0	1.9
23	33.0	17.0	0.0
24	35.0	19.0	0.0
25	30.0	20.0	10.9
26	33.0	18.0	3.2
27	34.0	17.0	32.0
28	34.0	17.0	42.0
29	33.0	17.0	INAP
30	34.0	18.0	13.0
Total			191.1
Julio			
Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	34.0	17.0	0.0
2	34.0	18.0	20.6
3	31.0	18.0	3.4
4	32.0	19.0	25.7
5	33.0	17.0	0.0
6	33.0	16.0	8.0
7	34.0	16.0	0.0
8	35.0	16.0	2.4
9	34.0	16.0	0.0
10	35.0	17.0	0.3
11	35.0	17.0	0.9
12	34.0	19.0	0.0
13	34.0	13.0	0.0
14	34.0	15.0	0.0
15	36.0	13.0	0.0
16	37.0	17.0	3.4
17	33.0	17.0	13.5
18	25.0	18.0	2.8
19	32.0	17.0	INAP
20	33.0	16.0	21.5
21	33.0	17.0	35.8
22	33.0	17.0	22.4
23	33.0	17.0	3.1
24	32.0	18.0	0.6

25	32.0	17.0	4.5
26	32.0	18.0	35.8
27	28.0	16.0	0.0
28	34.0	19.0	40.3
29	32.0	19.0	8.8
30	33.0	19.0	INAP
31	33.0	17.0	3.4
Total			257.2

Agosto

Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	33.0	17.0	0.0
2	34.0	17.0	0.0
3	34.0	18.0	0.0
4	34.0	16.0	18.3
5	34.0	16.0	0.0
6	34.0	18.0	0.0
7	33.0	19.0	3.2
8	30.0	16.0	5.2
9	33.0	16.0	0.0
10	34.0	16.0	INAP
11	34.0	17.0	13.5
12	34.0	17.0	0.0
13	35.0	18.0	1.2
14	35.0	15.0	INAP
15	35.0	17.0	2.0
16	34.0	19.0	0.4
17	33.0	19.0	5.6
18	32.0	18.0	23.5
19	32.0	18.0	7.3
20	33.0	18.0	INAP
21	34.0	18.0	10.3
22	33.0	18.0	3.5
23	22.0	17.0	8.5
24	28.5	18.0	INAP
25	32.0	17.0	10.7
26	33.0	19.0	14.0
27	33.0	18.0	6.7
28	32.0	18.0	INAP
29	33.0	17.0	INAP
30	32.0	17.0	2.0
31	32.0	17.0	7.8
Total			143.7

Septiembre

Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	34.0	18.0	43.9
2	30.0	18.0	3.4
3	30.0	18.0	10.0
4	32.0	17.0	2.5
5	34.0	18.0	INAP
6	33.0	18.0	0.5
7	34.0	18.0	3.7
8	33.0	19.0	6.2
9	31.0	18.0	7.7
10	33.0	17.0	19.7
11	31.0	17.0	7.0
12	31.0	18.0	3.1
13	31.0	18.0	INAP
14	32.0	17.0	INAP
15	33.0	17.0	INAP
16	33.0	17.0	INAP
17	34.0	13.0	0.0

18	33.0	16.0	0.0
19	34.0	15.0	5.9
20	33.0	17.0	11.8
21	31.0	18.0	8.5
22	33.0	19.0	0.3
23	33.0	17.0	0.0
24	31.0	18.0	0.0
25	33.0	16.0	0.0
26	33.0	15.0	0.0
27	33.0	16.0	3.4
28	31.0	17.0	9.3
29	31.0	20.0	4.4
30	33.0	16.0	8.1
Total			152.4

Octubre

Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	33.0	15.0	INAP
2	33.0	14.0	0.0
3	34.0	18.0	0.0
4	34.0	16.0	3.4
5	32.0	14.0	0.0
6	34.0	15.0	0.0
7	33.0	15.0	0.0
8	32.0	17.0	3.5
9	32.0	16.0	0.0
10	31.0	16.0	INAP
11	33.0	16.0	4.5
12	34.0	16.0	0.0
13	33.0	15.0	0.0
14	33.0	14.0	0.0
15	33.0	15.0	0.0
16	33.0	15.0	0.0
17	35.0	17.0	0.0
18	33.0	18.0	0.0
19	33.0	17.0	0.0
20	33.0	17.0	26.3
21	31.0	19.0	3.6
22	33.0	17.0	0.0
23	33.0	18.0	60.0
24	33.0	15.0	1.0
25	24.0	13.0	0.0
26	22.0	8.0	0.0
27	31.0	8.0	0.0
28	33.0	7.0	0.0
29	31.0	8.0	0.0
30	32.0	10.0	0.0
31	31.0	11.0	0.0
Total			102.3

Noviembre

Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	32.0	10.0	0.0
2	33.0	10.0	0.0
3	33.0	13.0	0.0
4	33.0	8.0	0.0
5	33.0	7.0	0.0
6	30.0	7.0	0.0
7	32.0	8.0	0.0
8	31.0	8.0	0.0
9	31.0	7.0	0.0
10	31.0	8.0	0.0
11	32.0	8.0	0.0
12	33.0	9.0	0.0

13	33.0	7.0	0.0
14	33.0	6.0	0.0
15	34.0	9.0	0.0
16	35.0	10.0	0.0
17	33.0	12.0	0.0
18	33.0	12.0	0.0
19	33.0	15.0	0.3
20	31.0	11.0	0.0
21	31.0	10.0	0.0
22	34.0	9.0	0.0
23	35.0	10.0	0.0
24	33.0	11.0	0.0
25	33.0	11.0	INAP
26	33.0	9.0	0.0
27	34.0	14.0	0.0
28	34.0	13.0	0.0
29	33.0	10.0	0.0
30	33.0	11.0	0.0
31			0.3
Total			0.6

Diciembre			
Días	T. máxima (°C)	T. mínima (°C)	Precipitación (mm)
1	34.0	10.0	0.0
2	34.0	10.0	0.0
3	35.0	8.0	0.0
4	33.0	10.0	0.0
5	33.0	13.0	0.0
6	30.0	9.0	INAP
7	30.0	7.0	0.0
8	31.0	7.0	0.0
9	33.0	7.0	0.0
10	34.0	8.0	0.0
11	34.0	7.0	0.0
12	34.0	7.0	0.0
13	34.0	7.0	0.0
14	33.0	6.0	0.0
15	32.0	9.0	0.0
16	33.0	10.0	0.0
17	33.0	8.0	0.0
18	33.0	8.0	0.0
19	33.0	7.0	0.0
20	33.0	8.0	0.0
21	35.0	9.0	0.0
22	34.0	8.0	0.0
23	34.0	8.0	0.0
24	32.0	9.0	0.0
25	33.0	9.0	0.0
26	33.0	7.0	0.0
27	31.0	8.0	0.0
28	30.0	7.0	0.0
29	33.0	8.0	0.0
30	33.0	8.0	0.0
31	33.0	10.0	0.0
Total			0.0

INAP = Inapreciable

Cuadro 2A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (**Figura 8**) de la variable dependiente Koshihikari suelo Texcoco.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	0.00001351	0.00000675	0.21	0.8101
Error	18	0.00057064	0.00003170		
Total correcto	20	0.00058415			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.023127	19.07320	0.005630	0.29520		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00001351	0.00000675	0.21	0.8101
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00001351	0.00000675	0.21	0.8101
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	0.00001173	0.00001173	0.37	0.5506
Fase2vs Fase3	1	0.00000798	0.00000798	0.25	0.6220
Fase1vs Fase3	1	0.00000002	0.00000002	0.00	0.9819

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 3A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (**Figura 8**) de la variable dependiente Sepiol suelo Texcoco.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	0.00657647	0.00328824	53.44	<.0001
Error	18	0.00110752	0.00006153		
Total correcto	20	0.00768399			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.855867	17.62294	0.00768399	0.044510		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00657647	0.00328824	53.44	<.0001
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00657647	0.00328824	53.44	<.0001
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	0.00423468	0.00423468	68.82	<.0001
Fase2vs Fase3	1	0.00011748	0.00011748	1.91	0.1839
Fase1vs Fase3	1	0.00492437	0.00492437	80.03	<.0001

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 4A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de transpiración total de las variedades 7 y 8 (**Figura 8**) de la variable dependiente Sepiol suelo Zacatepec.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	0.01732032	0.00866016	14.56	0.0002
Error	18	0.01070879	0.00059493		
Total correcto	20	0.02802911			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.617940	33.18241	0.024391	0.073507		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.01732032	0.00866016	14.56	0.0002
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.01732032	0.00866016	14.56	0.0002
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	0.00868891	0.00868891	14.6	0.0012
Fase2vs Fase3	1	0.00130791	0.00130791	2.20	0.1554
Fase1vs Fase3	1	0.01492923	0.01492923	25.09	<.0001

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 5A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (**Figura 14**) de la variable dependiente Koshihikari suelo Texcoco.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	0.00000037	0.00000018	0.21	0.8136
Error	17	0.00001490	0.00000088		
Total correcto	19	0.00001527			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.023979	16.68889	0.000936	0.005610		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	3.6610857E-7	1.8305429E-7	0.21	0.8136
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	3.6610857E-7	1.8305429E-7	0.21	0.8136
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	2.912019E-7	2.912019E-7	0.33	0.5719
Fase2vs Fase3	1	3.723077E-10	3.723077E-10	0.00	0.9838
Fase1vs Fase3	1	2.4577524E-7	2.4577524E-7	0.28	0.6033

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 6A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (**Figura 14**) de la variable dependiente Sepiol suelo Texcoco.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	3.9292986E-	1.9646493E-6	33.47	<.0001
Error	17	9.9780143E-7	5.8694202E-8		
Total correcto	19	4.9271E-6			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.797487	24.10635	0.000242	0.001005		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	3.9292986E-6	1.9646493E-6	33.47	<.0001
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	3.9292986E-6	1.9646493E-6	33.47	<.0001
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	3.1721719E-6	3.1721719E-6	54.05	<.0001
Fase2vs Fase3	1	2.3800623E-6	2.3800623E-6	40.55	<.0001
Fase1vs Fase3	1	5.2152381E-9	5.2152381E-9	0.09	0.7693

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 7A Contrastes ortogonales estableciendo tres secciones de datos asociadas a la curva de descenso de tasa transpiratoria de las variedades 7 y 8 (**Figura 14**) de la variable dependiente Sepiol suelo Zacatepec.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	2	0.00001654	0.00000827	39.67	<.0001
Error	17	0.00000354	0.00000021		
Total correcto	19	0.00002008			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.823540	12.53880	0.000457	0.003641		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00001654	0.00000827	39.67	<.0001
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Tratamiento	2	0.00001654	0.00000827	39.67	<.0001
Contraste	GL	Contraste SS	CM	F-valor	Pr > F
Fase1vs Fase2	1	0.00000546	0.00000546	26.19	<.0001
Fase2vs Fase3	1	0.00001604	0.00001604	76.94	<.0001
Fase1vs Fase3	1	0.00000336	0.00000336	16.13	0.0009

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

APÉNDICE B

INFORMACIÓN ADICIONAL DEL CAPÍTULO 3

Cuadro 1B Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 1.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	670.445313	60.949574	10.44	≤.0001
Error	84	490.343750	5.837426		
Total correcto	95	1160.789063			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.577577	13.27287	2.416076	18.20313		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	624.6953125	208.2317708	35.67	≤.0001
Concentración	2	39.7031250	19.8515625	3.40	0.0380
Var*Conc	6	6.0468750	1.0078125	0.17	0.9835
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	624.6953125	208.2317708	35.67	≤.0001
Concentración	2	39.7031250	19.8515625	3.40	0.0380
Var*Conc	6	6.0468750	1.0078125	0.17	0.9835

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la Media.

Cuadro 2B Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 2.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	236.6228125	21.5111648	7.55	≤.0001
Error	84	239.4162500	2.8501935		
Total correcto	95	476.0390625			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.497066	13.44886	1.688252	12.55313		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	187.5453125	62.5151042	21.93	≤.0001
Concentración	2	7.3581250	3.6790625	1.29	0.2804
Var*Conc	6	41.7193750	6.9532292	2.44	0.0319
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	187.5453125	62.5151042	21.93	≤.0001
Concentración	2	7.3581250	3.6790625	1.29	0.2804
Var*Conc	6	41.7193750	6.9532292	2.44	0.0319

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 3B Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 3*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	285.8170833	25.9833712	8.06	≤.0001
Error	84	270.8525000	3.2244345		
Total correcto	95	556.6695833			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.513441	12.23452	1.795671	14.67708		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	255.7670833	85.2556944	26.44	≤.0001
Concentración	2	9.2764583	4.6382292	1.44	0.2431
Var*Conc	6	20.7735417	3.4622569	1.07	0.3848
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	255.7670833	85.2556944	26.44	≤.0001
Concentración	2	9.2764583	4.6382292	1.44	0.2431
Var*Conc	6	20.7735417	3.4622569	1.07	0.3848

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 4B Análisis de varianza de altura de planta de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 4.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	460.3736458	41.8521496	11.50	≤.0001
Error	84	305.7437500	3.6398065		
Total correcto	95	766.1173958			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.600918	11.71270	1.907828	16.28854		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	367.9636458	122.6545486	33.70	≤.0001
Concentración	2	62.1539583	31.0769792	8.54	0.0004
Var*Conc	6	30.2560417	5.042673	1.39	0.2300
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	367.9636458	122.6545486	33.70	≤.0001
Concentración	2	62.1539583	31.0769792	8.54	0.0004
Var*Conc	6	30.2560417	5.042673	1.39	0.2300

Cuadro 5B Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 1.*

Hojas vivas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	43.50000000	3.95454545	7.14	≤.0001
Error	84	45.50000000	0.55357143		
Total correcto	95	90.00000000			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.483333	21.25782	0.744024	3.500000		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	35.25000000	11.75000000	21.23	≤.0001
Concentración	2	0.81250000	0.40625000	0.73	0.4831
Var*Conc	6	7.43750000	1.23958333	2.23	0.0471
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	35.25000000	11.75000000	21.23	≤.0001
Concentración	2	0.81250000	0.40625000	0.73	0.4831
Var*Conc	6	7.43750000	1.23958333	2.23	0.0471
Hojas muertas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	7.62500000	0.69318182	1.27	0.2585
Error	84	46.00000000	0.54761905		
Total correcto	95	53.62500000			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.142191	51.47916	0.740013	1.437500		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	5.45833333	1.81944444	3.32	0.0236
Concentración	2	0.06250000	0.03125000	0.06	0.9446
Var*Conc	6	2.10416667	0.35069444	0.64	0.6976
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	5.45833333	1.81944444	3.32	0.0236
Concentración	2	0.06250000	0.03125000	0.06	0.9446
Var*Conc	6	2.10416667	0.35069444	0.64	0.6976

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 6B Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 2.*

Hojas vivas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	37.6250000	3.4204545	3.26	0.0009
Error	84	88.0000000	1.0476190		
Total correcto	95	125.6250000			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.299502	25.19465	1.023533	4.062500		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	32.20833333	10.73611111	10.25	≤.0001
Concentración	2	1.56250000	0.78125000	0.75	0.4775
Var*Conc	6	3.85416667	0.64236111	0.61	0.7192
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	32.20833333	10.73611111	10.25	≤.0001
Concentración	2	1.56250000	0.78125000	0.75	0.4775
Var*Conc	6	3.85416667	0.64236111	0.61	0.7192
Hojas muertas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	7.58333333	0.68939394	1.25	0.2668
Error	84	46.2500000 0	0.55059524		
Total correcto	95	53.8333333 3			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1.41666667	0.47222222	0.86	0.4664
Concentración	2	4.39583333	2.19791667	3.99	0.0221
Var*Conc	6	1.77083333	0.29513889	0.54	0.7794
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1.41666667	0.47222222	0.86	0.4664
Concentración	2	4.39583333	2.19791667	3.99	0.0221
Var*Conc	6	1.77083333	0.29513889	0.54	0.7794

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 7B Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 3.*

Hojas vivas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	314.4583333	28.5871212	5.97	≤.000 1
Error	84	402.5000000	4.7916667		
Total correcto	95	716.9583333			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.438601	32.32966	2.188988	6.770833		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	265.7916667	88.5972222	18.49	≤.000 1
Concentración	2	24.0208333	12.0104167	2.51	0.087 6
Var*Conc	6	24.6458333	4.1076389	0.86	0.529 8
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	265.7916667	88.5972222	18.49	≤.000 1
Concentración	2	24.0208333	12.0104167	2.51	0.087 6
Var*Conc	6	24.6458333	4.1076389	0.86	0.529 8
Hojas muertas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	265.791666 7	1.34848485	2.63	0.0061
Error	84	24.0208333	0.51190476		
Total correcto	95	24.6458333			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.256484	31.22074	0.715475	2.291667		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	8.41666667	2.80555556	5.48	0.0017
Concentración	2	4.39583333	2.19791667	4.29	0.0168
Var*Conc	6	2.02083333	0.33680556	0.66	0.6836
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	8.41666667	2.80555556	5.48	0.0017
Concentración	2	4.39583333	2.19791667	4.29	0.0168
Var*Conc	6	2.02083333	0.33680556	0.66	0.6836

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 8B Análisis de varianza de número de hojas vivas y muertas de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 4.*

Hojas vivas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	533.208333	48.473485	6.39	≤.0001
Error	84	636.750000	7.580357		
Total correcto	95	1169.958333			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.455750	30.66259	2.753245	8.979167		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	430.7916667	143.5972222	18.94	≤.0001
Concentración	2	52.6458333	26.3229167	3.47	0.0356
Var*Conc	6	49.7708333	8.2951389	1.09	0.3726
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	430.7916667	143.5972222	18.94	≤.0001
Concentración	2	52.6458333	26.3229167	3.47	0.0356
Var*Conc	6	49.7708333	8.2951389	1.09	0.3726
Hojas muertas					
Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	9.78125000	0.88920455	1.34	0.2191
Error	84	55.87500000	0.66517857		
Total correcto	95	65.65625000			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.148977	34.79828	0.815585	2.343750		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	4.78125000	1.59375000	2.40	0.0739
Concentración	2	3.93750000	1.96875000	2.96	0.0573
Var*Conc	6	1.06250000	0.17708333	0.27	0.9512
Fuente	GL	Tipo IIISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	4.78125000	1.59375000	2.40	0.0739
Concentración	2	3.93750000	1.96875000	2.96	0.0573
Var*Conc	6	1.06250000	0.17708333	0.27	0.9512

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 9B Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 1.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	1711.340833	155.576439	7.79	≤.0001
Error	84	1678.152500	19.978006		
Total correcto	95	3389.493333			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.504896	23.62824	4.469676	18.91667		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1497.842500	499.280833	24.99	≤.0001
Concentración	2	4.625833	2.312917	0.12	0.8908
Var*Conc	6	208.872500	34.812083	1.74	0.1211
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1497.842500	499.280833	24.99	≤.0001
Concentración	2	4.625833	2.312917	0.12	0.8908
Var*Conc	6	208.872500	34.812083	1.74	0.1211

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 10B Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 2.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	1179.413646	107.219422	10.28	≤.0001
Error	84	876.168750	10.430580		
Total correcto	95	2055.582396			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.573761	10.64607	3.229641	30.33646		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1041.930313	347.310104	33.30	≤.0001
Concentración	2	73.970208	36.985104	3.55	0.0332
Var*Conc	6	63.513125	10.585521	1.01	0.4213
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1041.930313	347.310104	33.30	≤.0001
Concentración	2	73.970208	36.985104	3.55	0.0332
Var*Conc	6	63.513125	10.585521	1.01	0.4213

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 11B Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 3.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	557.599583	50.690871	6.90	≤.0001
Error	84	617.170000	7.347262		
Total correcto	95	1174.769583			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.474646	7.053836	2.710583	38.42708		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	502.8337500	167.6112500	22.81	≤.0001
Concentración	2	2.1277083	1.0638542	0.14	0.8654
Var*Conc	6	52.6381250	8.7730208	1.19	0.3175
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	502.8337500	167.6112500	22.81	≤.0001
Concentración	2	2.1277083	1.0638542	0.14	0.8654
Var*Conc	6	52.6381250	8.7730208	1.19	0.3175

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 12B Análisis de varianza de unidades SPAD de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 4.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	1076.025312	97.820483	8.66	≤.0001
Error	84	949.333750	11.301592		
Total correcto	95	2025.359062			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.531276	11.07558	3.361784	30.35313		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	950.0136458	316.6712153	28.02	≤.0001
Concentración	2	72.2668750	36.1334375	3.20	0.0459
Var*Conc	6	53.7447917	8.9574653	0.79	0.5783
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	950.0136458	316.6712153	28.02	≤.0001
Concentración	2	72.2668750	36.1334375	3.20	0.0459
Var*Conc	6	53.7447917	8.9574653	0.79	0.5783

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 13B Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 1.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	92.8853125	8.4441193	1.82	0.0629
Error	84	389.5037500	4.6369494		
Total correcto	95	482.3890625			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.192553	25.62568	2.153358	8.403125		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	75.70697917	25.23565972	5.44	0.0018
Concentración	2	1.83937500	0.91968750	0.20	0.8205
Var*Conc	6	15.33895833	2.55649306	0.55	0.7676
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	75.70697917	25.23565972	5.44	0.0018
Concentración	2	1.83937500	0.91968750	0.20	0.8205
Var*Conc	6	15.33895833	2.55649306	0.55	0.7676

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 14B Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 2.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	473.7561458	473.7561458	7.91	≤.0001
Error	84	457.4112500	5.4453720		
Total correcto	95	931.1673958			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.508777	21.52995	2.333532	10.83854		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	325.0078125	108.3359375	19.90	≤.0001
Concentración	2	106.3652083	53.1826042	9.77	0.0002
Var*Conc	6	42.3831250	7.0638542	1.30	0.2674
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	325.0078125	108.3359375	19.90	≤.0001
Concentración	2	106.3652083	53.1826042	9.77	0.0002
Var*Conc	6	42.3831250	7.0638542	1.30	0.2674

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 15B Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 3.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	529.994583	48.181326	6.76	≤.0001
Error	84	598.615000	7.126369		
Total correcto	95	1128.609583			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.469600	16.35029	2.669526	16.32708		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	109.0187500	36.3395833	5.10	0.0027
Concentración	2	394.4558333	197.2279167	27.68	≤.0001
Var*Conc	6	26.5200000	4.4200000	0.62	0.7136
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	109.0187500	36.3395833	5.10	0.0027
Concentración	2	394.4558333	197.2279167	27.68	≤.0001
Var*Conc	6	26.5200000	4.4200000	0.62	0.7136

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 16B Análisis de varianza de longitud de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 4.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	834.866146	75.896922	9.78	≤.0001
Error	84	651.761250	7.759063		
Total correcto	95	1486.627396			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.561584	14.92654	2.785509	18.66146		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	42.7294792	14.2431597	1.84	0.1469
Concentración	2	765.1064583	382.5532292	49.30	≤.0001
Var*Conc	6	27.0302083	4.5050347	0.58	0.7448
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	42.7294792	14.2431597	1.84	0.1469
Concentración	2	765.1064583	382.5532292	49.30	≤.0001
Var*Conc	6	27.0302083	4.5050347	0.58	0.7448

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 17B Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 1.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	0.49125000	0.04465909	3.36	0.0007
Error	84	1.11500000	0.01327381		
Total correcto	95	1.60625000			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.305837	40.96427	0.115212	0.281250		

Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	0.13458333	0.04486111	3.38	0.0220
Concentración	2	0.03062500	0.01531250	1.15	0.3204
Var*Conc	6	0.32604167	0.05434028	4.09	0.0012

Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	0.13458333	0.04486111	3.38	0.0220
Concentración	2	0.03062500	0.01531250	1.15	0.3204
Var*Conc	6	0.32604167	0.05434028	4.09	0.0012

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 18B Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 2.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	2.47114583	0.22464962	5.81	≤.0001
Error	84	3.24625000	0.03864583		
Total correcto	95	5.71739583			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.432215	43.18582	0.196585	0.455208		

Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1.96364583	0.65454861	16.94	≤.0001
Concentración	2	0.20020833	0.10010417	2.59	0.0810
Var*Conc	6	0.30729167	0.05121528	1.33	0.2550

Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1.96364583	0.65454861	16.94	≤.0001
Concentración	2	0.20020833	0.10010417	2.59	0.0810
Var*Conc	6	0.30729167	0.05121528	1.33	0.2550

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 19B Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 3.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	13.60031250	1.23639205	3.45	≤.0005
Error	84	30.11375000	0.35849702		
Total correcto	95	43.71406250			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.311120	47.07587	0.598746	1.271875		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	9.23614583	3.07871528	8.59	≤.0001
Concentración	2	2.10437500	1.05218750	2.93	0.0586
Var*Conc	6	2.25979167	0.37663194	1.05	0.3989
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	9.23614583	3.07871528	8.59	≤.0001
Concentración	2	2.10437500	1.05218750	2.93	0.0586
Var*Conc	6	2.25979167	0.37663194	1.05	0.3989

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 20B Análisis de varianza de volumen de raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺. *Semana 4.*

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	905.028646	82.275331	6.00	≤.0001
Error	84	1152.718750	13.722842		
Total correcto	95	2057.747396			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.439815	45.38938	3.704435	8.161458		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	432.3411458	144.1137153	10.50	≤.0001
Concentración	2	343.2864583	171.6432292	12.51	≤.0001
Var*Conc	6	129.4010417	21.5668403	1.57	0.1655
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	432.3411458	144.1137153	10.50	≤.0001
Concentración	2	343.2864583	171.6432292	12.51	≤.0001
Var*Conc	6	129.4010417	21.5668403	1.57	0.1655

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 21B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Al en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	376888099.5	34262554.5	25.42	≤.0001
Error	8	10783990.0	1347998.8		
Total correcto	19	387672089.5			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.972183	20.66458	1161.033	5618.472		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	63980938.4	21326979.5	15.82	0.0010
Concentración	2	281198891.9	140599445.9	104.30	≤.0001
Var*Conc	6	31708269.3	5284711.5	3.92	0.0396
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	63468020.0	21156006.7	15.69	0.0010
Concentración	2	208051377.9	104025689.0	77.17	≤.0001
Var*Conc	6	31708269.3	5284711.5	3.92	0.0396

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 22B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Ca en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	11492424.64	1044765.88	32.32	≤.0001
Error	8	258627.83	32328.48		
Total correcto	19	11751052.46			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.977991	6.918058	179.8012	2599.013		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1334597.616	444865.872	13.76	0.0016
Concentración	2	6076746.690	3038373.345	93.98	≤.0001
Var*Conc	6	4081080.330	680180.055	21.04	0.0002
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	667077.843	222359.281	6.88	0.0132
Concentración	2	7718754.380	3859377.190	119.38	≤.0001
Var*Conc	6	4081080.330	680180.055	21.94	0.0002

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 23B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de K en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	472528668.4	42957151.7	32.72	≤.0001
Error	8	10503653.7	1312956.7		
Total correcto	19	483032322.			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.978255	7.906266	1145.843	14492.85		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	231823915.1	77274638.4	58.86	≤.0001
Concentración	2	208175744.5	104087872.3	79.28	≤.0001
Var*Conc	6	32529008.7	5421501.5	4.13	0.0346
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	187746937.3	62582312.4		≤.0001
Concentración	2	137341586.9	68670793.4		≤.0001
Var*Conc	6	32529008.7	5421501.5		0.0346

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 24B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mg en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	5931571.304	539233.755	40.64	≤.0001
Error	8	106154.502	13269.313		
Total correcto	19	6037725.805			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.982418	4.695440	115.1925	2453.285		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	308925.647	102975.216	7.76	0.0094
Concentración	2	3298402.583	1649201.291	124.29	≤.0001
Var*Conc	6	2324243.074	387373.846	29.19	≤.0001
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	513275.415	171091.805	12.89	0.0020
Concentración	2	3800938.360	1900469.180	143.22	≤.0001
Var*Conc	6	2324243.074	387373.846	29.19	≤.0001

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 25B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mn en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	40865.84061	3715.07642	11.25	≤.0001
Error	8	2641.82813	330.22852		
Total correcto	19	43507.66874			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.939279	11.81664	18.17219	153.7848		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	20190.99666	6730.33222	20.38	0.0004
Concentración	2	19947.08308	9973.54154	30.20	0.0002
Var*Conc	6	727.76087	121.29348	0.37	0.8805
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	13354.90948	4451.63649	13.48	0.0017
Concentración	2	16941.69317	8470.84658	25.65	0.0003
Var*Conc	6	727.76087	121.29348	0.37	0.8805

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 26B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de P en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	590902899.8	53718445.4	16.31	0.0003
Error	8	26347855.0	3293481.9		
Total correcto	19	617250754.8			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.957314	11.71037	1814.795			
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	219344774.9	73114925.0	22.20	0.0003
Concentración	2	267384910.2	133692455.1	40.59	≤.0001
Var*Conc	6	104173214.7	17362202.5	5.27	0.0175
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	171947819.5	57315939.8	17.40	0.0007
Concentración	2	218223127.7	109111563.8	33.13	0.0001
Var*Conc	6	104173214.7	17362202.5	5.27	0.0175

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 27B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Cu en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	13129.21029	1193.56457	11.87	0.0009
Error	8	804.37956	100.54745		
Total correcto	19	13933.58986			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.942270	9.188221	10.02733	109.1325		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	3983.581045	1327.860348	13.21	0.0018
Concentración	2	7475.365516	3737.682758	37.17	≤.0001
Var*Conc	6	1670.263731	278.377288	2.77	0.0922
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	4334.627994	1444.875998	14.37	0.0014
Concentración	2	5973.335950	2986.667975	29.70	0.0002
Var*Conc	6	1670.263731	278.377288	2.77	0.0922

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 28B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Fe en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	1643949770	149449979	17.65	0.0002
Error	8	67726249	8465781		
Total correcto	19	1711676019			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.960433	12.28280	2909.602	23688.42		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	478239788.8	159413262.9	18.83	0.0006
Concentración	2	868588659.1	434294329.5	51.30	≤.0001
Var*Conc	6	297121321.9	49520220.3	5.85	0.0129
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	689491898.6	229830632.9	27.15	0.0002
Concentración	2	768772095.2	384386047.6	45.40	≤.0001
Var*Conc	6	297121321.9	49520220.3	5.85	0.0129

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 29B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Zn en hoja de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	10220.20560	929.10960	4.35	0.0232
Error	8	1706.96808	213.37101		
Total correcto	19	11927.17368			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.856884	13.78544	14.60722	105.9612		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	2598.317315	866.105772	4.06	0.0502
Concentración	2	6870.085251	3435.042625	16.10	0.0016
Var*Conc	6	751.803033	125.30050	0.59	0.7336
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	3449.600863	1149.866954	5.39	0.0253
Concentración	2	5375.010770	2687.505385	12.60	0.0034
Var*Conc	6	751.803033	125.300506	0.59	0.7336

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 30B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Al en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	376888099.5	34262554.5	25.42	≤.0001
Error	8	10783990.0	1347998.8		
Total correcto	19	387672089.5			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.972183	20.66458	1161.033	5618.472		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	63980938.4	21326979.5	15.82	0.0010
Concentración	2	281198891.9	140599445.9	104.30	≤.0001
Var*Conc	6	31708269.3	5284711.5	3.92	0.0396
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	63468020.0	21156006.7	15.69	0.0010
Concentración	2	208051377.9	104025689.0	77.17	≤.0001
Var*Conc	6	31708269.3	5284711.5	3.92	0.0396

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 31B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Ca en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	11492424.64	1044765.88	32.32	≤.0001
Error	8	258627.83	32328.48		
Total correcto	19	11751052.46			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.977991	6.918058	179.8012	2599.013		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	1334597.616	444865.872	13.76	0.0016
Concentración	2	6076746.690	3038373.345	93.98	≤.0001
Var*Conc	6	4081080.330	680180.055	21.04	0.0002
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	667077.843	222359.281	6.88	0.0132
Concentración	2	7718754.380	3859377.190	119.38	≤.0001
Var*Conc	6	4081080.330	680180.055	21.04	0.0002

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 32B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de K en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	472528668.4	42957151.7	32.72	≤.0001
Error	8	10503653.7	1312956.7		
Total correcto	19	483032322.1			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.978255	7.906266	1145.843	14492.85		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	231823915.1	77274638.4	58.86	≤.0001
Concentración	2	208175744.5	104087872.3	79.28	≤.0001
Var*Conc	6	32529008.7	5421501.5	4.13	0.0346
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	187746937.3	62582312.4	47.67	≤.0001
Concentración	2	137341586.9	68670793.4	52.30	≤.0001
Var*Conc	6	32529008.7	5421501.5	4.13	0.0346

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 33B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mg en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	5931571.304	539233.755	40.64	≤.0001
Error	84	106154.502	13269.313		
Total correcto	95	6037725.805			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.982418	4.695440	115.1925	2453.285		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	308925.647	102975.216	7.76	0.0094
Concentración	2	3298402.583	1649201.291	124.29	≤.0001
Var*Conc	6	2324243.074	387373.846	29.19	≤.0001
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	513275.415	171091.805	12.89	0.0020
Concentración	2	3800938.360	1900469.180	143.22	≤.0001
Var*Conc	6	2324243.074	387373.846	29.19	≤.0001

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 34B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Mn en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	40865.84061	3715.07642	11.25	0.0010
Error	8	2641.82813	330.22852		
Total correcto	19	43507.66874			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.939279	11.81664	18.17219	153.7848		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	20190.99666	6730.33222	20.38	0.0004
Concentración	2	19947.08308	9973.54154	30.20	0.0002
Var*Conc	6	727.76087	121.29348	0.37	0.8805
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	13354.90948	4451.63649	13.48	0.0017
Concentración	2	16941.69317	8470.84658	25.65	0.0003
Var*Conc	6	727.76087	121.29348	0.37	0.8805

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 35B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de P en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	590902899.8	53718445.4	16.31	0.0003
Error	8	26347855.0	3293481.9		
Total correcto	19	617250754.8			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.957314	11.71037	1814.795	15497.34		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	219344774.9	73114925.0	22.20	0.0003
Concentración	2	267384910.2	133692455.1	40.59	≤.0001
Var*Conc	6	104173214.7	17362202.5	5.27	0.0175
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	171947819.5	57315939.8	17.40	0.0007
Concentración	2	218223127.7	109111563.8	33.13	0.0001
Var*Conc	6	104173214.7	17362202.5	5.27	0.0175

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 36B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Cu en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	13129.21029	1193.56457	11.87	0.0009
Error	8	804.37956	100.54745		
Total correcto	19	13933.58986			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.942270	9.188221	10.02733	109.1325		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	3983.581045	1327.860348	13.21	0.0018
Concentración	2	7475.365516	3737.682758	37.17	≤.0001
Var*Conc	6	1670.263731	278.377288	2.77	0.0922
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	4334.627994	1444.875998	14.37	0.0014
Concentración	2	5973.335950	2986.667975	29.7	0.0002
Var*Conc	6	1670.263731	278.377288	2.77	0.0922

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 37B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Fe en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	1643949770	149449979	17.65	0.0002
Error	8	67726249	8465781		
Total correcto	19	1711676019			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.960433	12.28280	2909.602	23688.42		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	478239788.8	159413262.9	18.83	0.0006
Concentración	2	868588659.1	434294329.5	51.30	≤.0001
Var*Conc	6	297121321.9	49520220.3	5.85	0.0129
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	689491898.6	229830632.9	27.15	0.0002
Concentración	2	768772095.2	384386047.6	45.40	≤.0001
Var*Conc	6	297121321.9	49520220.3	5.85	0.0129

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.

Cuadro 38B Análisis de varianza de análisis nutrimental del contenido de Zn en raíz de cuatro variedades de arroz sometidas a tres concentraciones de Al³⁺.

Fuente	GL	SC	CM	F-valor	Pr > F
Modelo	11	10220.20560	929.10960	4.35	0.0232
Error	8	1706.96808	213.37101		
Total correcto	19	1706.96808			
R-cuadrado	Coef Var	Raiz MSE	Media		
0.856884	13.78544	14.60722	105.9612		
Fuente	GL	Tipo ISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	2598.317315	866.105772	4.06	0.0502
Concentración	2	6870.085251	3435.042625	16.10	0.0016
Var*Conc	6	751.803033	125.300506	0.59	0.7336
Fuente	GL	Tipo IISS	CM	F-valor	Pr > F
Variedad	3	3449.600863	1149.866954	5.39	0.0253
Tratamiento	2	5375.010770	2687.505385	12.6	0.0034
Var*Conc	6	751.803033	125.300506	0.59	0.7336

GL: Grados de libertad, SC: Suma de Cuadrados, CM: Cuadrado de la media.