



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS, BIOQUÍMICAS Y MOLECULARES DE ARROZ A LA APLICACIÓN DE ELEMENTOS BENÉFICOS

SARA MONZERRAT RAMÍREZ OLVERA

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2021

La presente tesis titulada: “**Respuestas fisiológicas, bioquímicas y moleculares de arroz a la aplicación de elementos benéficos**”, realizada por la alumna Sara Monzerrat Ramírez Olvera, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

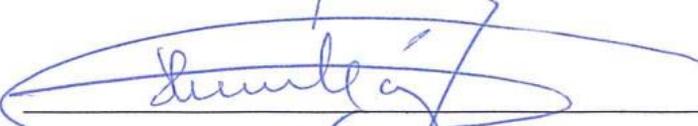
DOCTORA EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
FISIOLOGÍA VEGETAL
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA:



DRA. LIBIA IRIS TREJO-TÉLLEZ

DIRECTOR DE TESIS:



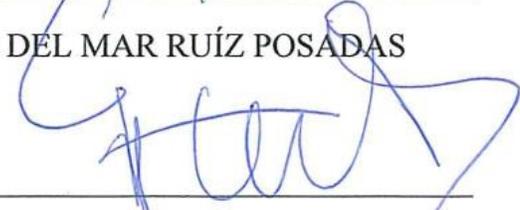
DR. FERNANDO CARLOS GÓMEZ MERINO

ASESORA:



DRA. LUCERO DEL MAR RUÍZ POSADAS

ASESOR:



DR. ERNESTO GABRIEL ALCÁNTAR GONZÁLEZ

ASESOR:



DR. CRESCENCIANO SAUCEDO VELOZ

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS, BIOQUÍMICAS Y MOLECULARES DE ARROZ A LA APLICACIÓN DE ELEMENTOS BENÉFICOS

Sara Monzerrat Ramírez Olvera, D.C.

Colegio de Postgraduados, 2021

RESUMEN

El arroz es uno de los alimentos básicos para la población mundial, no obstante, su producción se enfrenta a los efectos del cambio climático, como la sequía. Los elementos benéficos como el silicio (Si) y el cerio (Ce), han mostrado mejoras en el metabolismo vegetal, aún en condiciones de estrés, sin embargo, son pocos los estudios de su efecto en cultivares mexicanos de arroz. El objetivo de esta investigación fue evaluar la aplicación de Si y Ce a plantas de arroz en condiciones sin estrés y bajo estrés osmótico, así como la aplicación de Ce durante el crecimiento inicial, y su efecto en las respuestas fisiológicas, bioquímicas y nutrimentales. Plántulas de arroz Morelos A-98 de 14 d de edad se trataron con 1 y 2 mM SiO₂ o 25 y 50 μM Ce por 28 d, posteriormente la mitad de plantas se sometieron a estrés osmótico con la adición de PEG 8000 al 10% durante 7 d, y se mantuvieron los niveles de Si o Ce. Después de evaluó el crecimiento, la concentración de biomoléculas y nutrimentos. Para la evaluación del crecimiento inicial, semillas de arroz se colocaron en contenedores de plástico y se suministraron 0, 4, 8 y 12 μM Ce durante seis días y se cuantificó la concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas. El Ce, modifica el crecimiento en función del estado de la planta, y la concentración de biomoléculas y nutrimentos.

Palabras clave: Bioestimulación, cultivares mexicanos de arroz, elementos benéficos, *Oryza sativa*.

PHYSIOLOGICAL, BIOCHEMICAL AND MOLECULAR RESPONSES OF RICE TO THE APPLICATION OF BENEFICIAL ELEMENTS

Sara Monzerrat Ramírez Olvera, D.C.

College of Postgraduates, 2021

ABSTRACT

Rice is one of the staple foods for the world's population, however, world production is facing the effects of climate change, such as drought. Beneficial elements such as silicon (Si) and cerium (Ce) have shown improvements in plant metabolism, even under stress conditions, however, there are few studies of their effect in Mexican rice cultivars. The objective of this research was to evaluate the application of Si and Ce to rice plants under normal conditions and under osmotic stress, as well as the application of Ce during the initial growth, in the physiological, biochemical and nutritional responses. Morelos A-98 rice seedlings of 14 d of age were treated with 1 and 2 mM SiO₂ or 25 and 50 μM Ce for 28 d, then half of the plants were subjected to osmotic stress with the addition of PEG 8000 at 10% during 7 d, and the levels of Si or Ce were maintained. After the growth, the concentration of biomolecules and nutrients were evaluated. For the evaluation of the initial growth, rice seeds were placed in plastic containers and 0, 4, 8 and 12 μM Ce were supplied for six days and the concentration of phenolic compounds and phytohormones was quantified. Ce modifies growth depending on the state of the plant, and the concentration of biomolecules and nutrients.

Keywords: Biostimulation, mexican rice cultivars, beneficial elements, *Oryza sativa*.

DEDICATORIA

A **Dios**, por ser la fuerza para afrontar en cualquier situación.

A mis abuelos **Toribia Vargas Ramos⁺** y **Francisco Olvera Hernández⁺**, por todo su cariño y cuidados, de quien sus enseñanzas están y estarán presentes en mi vida.

A mi hermana **Zaira Ramírez Olvera⁺**, por toda su ternura, por siempre escucharme, por su cariño, por ser mi compañera, mi cómplice, creer en mí, por compartir muchos momentos alegres. Quien ya no estará físicamente conmigo, pero siempre estará en mi corazón, y me acompañará en cada paso que doy.

A mi madre **Agustina Olvera Vargas**, por su cariño, estar conmigo en todo momento, escucharme, cuidarme y por todos sus consejos.

A mi tío **Francisco Olvera Castillo**, por todo su apoyo, su protección, cuidados y consejos, quien me ha enseñado la importancia de creer en mí.

A mi tía **Leonor Irma Espinosa Márquez**, por todo su apoyo, y por siempre impulsarme a seguir adelante.

A mis **amigos**, con quienes he compartido momentos inolvidables, quienes a pesar de la distancia y de los años han estado conmigo en momentos de alegría y tristeza. En especial a mis amigos **Yamileth Jerónimo**, **Nancy Areli**, y **Javier Carballo**, quienes me han enseñado el verdadero significado de la amistad.

A mi compadre **Alejandro Vicente**, por todo su apoyo, por siempre alentarme a cumplir nuevas metas y por ser alguien en quien puedo contar.

AGRADECIMIENTOS

A el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología**, por el financiamiento económico que se me otorgó para la realización del posgrado.

Al **Colegio de Postgraduados**, por darme la oportunidad de adquirir nuevos conocimientos y habilidades, de suma importancia en mí desarrollo personal y profesional.

A la **Doctora Libia Iris Trejo Téllez**, por sus enseñanzas, su confianza y por todo su apoyo en el desarrollo y finalización de esta investigación. Así como, mostrarme con su ejemplo, el amor, la disciplina y la pasión hacia la investigación.

Al **Doctor Fernando Carlos Gómez Merino**, por todo su apoyo, confianza, y por toda su dedicación en el desarrollo de la presente investigación. A quien también agradezco, su tiempo, enseñanzas y consejos para inculcarme siempre mejorar en todo lo que hago.

A la **Doctora Lucero del Mar Ruíz Posadas**, por su apoyo en el desarrollo de esta investigación y por valiosos consejos.

Al **Doctor Ernesto Gabriel Alcántar González**, por sus consejos, y apoyo en el enriquecimiento de esta investigación.

Al **Doctor Crescenciano Saucedo Veloz** por sus valiosas aportaciones para fortalecer este trabajo.

Al **maestro Disraeli Eron Moreno Guerrero**, por todo su apoyo, confianza, por compartirme su conocimiento, experiencia, y alentarme a buscar nuevas metas.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	iv
LISTA DE CUADROS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Silicio	1
Cerio.....	4
Literatura citada.....	6
OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	9
CAPÍTULO 1. EL SILICIO ESTIMULA EL CRECIMIENTO Y EL METABOLISMO DE LAS PLANTAS EN LAS PLANTAS DE ARROZ EN CONDICIONES DE ESTRÉS OSMÓTICO Y CONVENCIONAL.....	10
1.1. RESUMEN.....	10
1.2. ABSTRACT.....	11
1.3. INTRODUCCIÓN	12
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS	13
1.4.1. Material vegetal, desinfección de semillas.....	13
1.4.2. Crecimiento vegetativo.....	13
1.4.3. Concentración de clorofilas.....	15
1.4.4. Concentración de aminoácidos y azúcares totales.....	15
1.4.5. Análisis nutrimental.....	16
1.4.6. Concentración de prolina.....	16
1.4.7. Análisis estadístico	16
1.5. RESULTADOS	17
1.5.1. El Si afecta el crecimiento vegetativo de arroz dependiendo de la situación de estrés.....	17
1.5.2. Concentración de clorofilas.....	21
1.5.3. Concentración de aminoácidos libres y azúcares totales.....	23
1.5.4. Concentración de prolina.....	24
1.5.5. Concentración de macro y micronutrientos.....	25
1.6. DISCUSIÓN.....	29
1.7. CONCLUSIÓN	35

1.8. LITERATURA CITADA.....	36
CAPÍTULO 2. CERIO MODIFICA EL CRECIMIENTO, LA CONCENTRACIÓN BIOMOLÉCULAS Y NUTRIMENTOS EN PLANTAS DE ARROZ, EN CONDICIONES CONVENCIONALES Y BAJO ESTRÉS OSMÓTICO.....	40
2.1. RESUMEN.....	40
2.2. ABSTRACT.....	41
2.3. INTRODUCCIÓN.....	42
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	43
2.4.1. Material vegetal.....	43
2.4.2. Condiciones de crecimiento y tratamientos.....	44
2.4.3. Contenido de agua y relación vástago/raíz.....	45
2.4.4. Concentración de clorofilas y aminoácidos totales.....	45
2.4.5. Concentración de azúcares totales.....	46
2.4.6. Concentración de prolina.....	46
2.4.7. Análisis nutrimental.....	46
2.4.8. Análisis estadístico.....	47
2.5. RESULTADOS.....	47
2.5.1. Variables de crecimiento.....	47
2.5.2. Clorofilas.....	52
2.5.3. Aminoácidos solubles totales.....	54
2.5.4. Prolina.....	55
2.5.5. Concentración de Ce.....	56
2.5.6. Concentración de macronutrientos.....	56
2.5.7. Concentración de micronutrientos.....	59
2.6. DISCUSIÓN.....	61
2.7. CONCLUSIONES.....	68
2.8. LITERATURA CITADA.....	68
CAPÍTULO 3. CERIO EN EL CRECIMIENTO INICIAL Y CONCENTRACIÓN DE FITOHORMONAS Y COMPUESTOS FENÓLICOS EN PLÁNTULAS DE CULTIVARES MEXICANOS DE ARROZ.....	72
3.1. RESUMEN.....	72
3.2. ABSTRACT.....	73
3.3. INTRODUCCIÓN.....	74
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	75

3.4.1. Material vegetal y desinfección de semillas	75
3.4.2. Compuestos fenólicos.....	75
3.4.3. Fitohormonas	77
3.4.4. Análisis estadístico	78
3.5. RESULTADOS	78
3.6. DISCUSIÓN.....	94
3.7. CONCLUSIÓN	97
3.8. LITERATURA CITADA.....	97
CONCLUSIÓN GENERAL	100

LISTA DE CUADROS

	Pág
CAPÍTULO I	
Cuadro 1. Concentración de macronutrientes en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Si y PEG.....	26
Cuadro 2. Concentración de micronutrientes y Si en vástago y raíz de planta de tratadas con Si y PEG.....	28
CAPÍTULO II	
Cuadro 1. Concentración de macronutrientes en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Ce y PEG.....	58
Cuadro 2. Concentración de micronutrientes en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Ce y PEG.....	60

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1.	Altura de planta (A), longitud de raíz (B), volumen de raíz (C) y número de macollos (D), de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	18
Figura 2.	Peso de biomasa fresca (A) y seca (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	19
Figura 3.	Contenido total de agua en vástago (A) y raíz (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	20
Figura 4.	Relación vástago/raíz biomasa fresca (A) y biomasa seca (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	21
Figura 5.	Concentración de clorofila <i>a</i> (A), <i>b</i> (B), total (C) y relación clorofila <i>a/b</i> de plantas de arroz tratadas con Si and PEG.....	22
Figura 6.	Concentración de aminoácidos libres totales (A) y azúcares totales (B) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	24
Figura 7.	Concentración de prolina en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Si y PEG.....	25

CAPÍTULO II

Figura 1.	Altura de planta (A), número de macollos (B), longitud de raíz (C) y volumen de raíz (D) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	48
Figura 2.	Peso de biomasa fresca (A) y seca (B) de vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	50
Figura 3.	Contenido de agua en vástago (A) y raíz (B) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	51
Figura 4.	Relación vástago/raíz de biomasa fresca (A) y biomasa seca (B) de plantas de raíz tratadas con Ce y PEG.....	52
Figura 5.	Concentración de clorofila <i>a</i> (A), <i>b</i> (B), total (C), y relación clorofila <i>a/b</i> (D) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	53

Figura 6.	Concentración de aminoácidos (A) y azúcares totales (B) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	54
Figura 7.	Concentración de prolina en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	55
Figura 8.	Concentración de Ce (A) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG.....	56

CAPÍTULO III

Figura 1.	Altura de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	79
Figura 2.	Longitud de raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	81
Figura 3.	Número de raíces de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	83
Figura 4.	Concentración de ácido trans ferúlico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	85
Figura 5.	Concentración de ácido <i>trans-p</i> -cumárico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	86
Figura 6.	Concentración de epicatequina en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	87
Figura 7.	Concentración de catequina en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	88
Figura 8.	Concentración de ácido ascórbico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	89

	Concentración de ácido vanílico en vástago y raíz de plantas de arroz de	
Figura 9.	los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C),	90
	tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	
	Concentración de ácido salicílico en vástago y raíz de plantas de arroz de	
Figura 10.	los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C),	91
	tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	
	Concentración de ácido indolacético en vástago y raíz de plantas de arroz	
Figura 11.	de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con 0, 4,	92
	8 y 12 μM Ce.....	
	Concentración de ácido ácido abscísico en vástago y raíz de plantas de	
Figura 12.	arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con	93
	0, 4, 8 y 12 μM Ce.....	
	Concentración de kinetina en vástago y raíz de plantas de arroz de los	
Figura 13.	cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con 0, 4, 8 y 12	94
	μM Ce.....	

INTRODUCCIÓN GENERAL

El arroz (*Oryza sativa*) es un cultivo de suma importancia para la población mundial (Seck *et al.*, 2012). Es considerado un producto importante en la seguridad alimentaria, además de ser un alimento estratégico contra la desnutrición (Beyer, 2010). Actualmente es el tercer cereal más producido en el mundo, precedido por el maíz y el trigo (FAOSTAT, 2021).

México se encuentra dentro de los veinte países con mayor consumo de arroz en el mundo, ubicado en el número veinte (AMIS, 2021). La producción de arroz para el año 2018 fue de 0.20 millones de toneladas (MMt) con un rendimiento de 6.51 Mg ha⁻¹. Sin embargo, del año 2007 al año 2018 la superficie sembrada en México disminuyó en 53.90% (FAOSTAT, 2020). Aunado a esto México se encuentra en la posición número 10, de los países con mayor importación de arroz (AMIS, 2020). En el año 2017, se importaron 1182.22 Mt, las cuales superaron en 4.45 veces la producción nacional (FAOSTAT, 2020).

Aunado a esto, la producción mundial de alimentos se enfrenta a los efectos del cambio climático, como la sequía, y el aumento de la población mundial (Smith y Gregory, 2013). En los últimos años, la frecuencia e intensidad de la sequía ha incrementado, lo que afecta a la producción y seguridad alimentaria (Madadgar *et al.*, 2017). En este contexto, es necesaria la búsqueda de alternativas que permitan dar solución a estos problemas. La nutrición vegetal, en específico los elementos benéficos han mostrado mejorar el crecimiento de plantas en condiciones de estrés.

Silicio

El Silicio (Si), es un metaloide, solido de color gris, con baja conductividad (Daub y Seese, 1996). El segundo elemento más abundante en la corteza terrestre, se encuentra silicatos y dióxido de silicio (Gillespie *et al.*, 1990).

1.1.1. Absorción y transporte de Si por la raíz

Las plantas absorben silicio (Si) en forma de ácido monosilícico (H_4SiO_4), molécula no cargada, con valores de pH entre 2 a 9 (Epstein, 1994; Raven, 2003).

La entrada de Si a la célula, se realiza mediante el acoplamiento de un transportador de influjo y uno de eflujo, con diferente polaridad y localización celular (Yamaji y Ma, 2007). En arroz se han identificado los genes *OsLsi1* y *OsLsi2* que se encuentran en las mismas capas celulares, pero con diferente polaridad, y se expresan constitutivamente en las zonas maduras y puntas de las raíces, respectivamente (Ma *et al.*, 2007; Ma y Yamaji, 2008). Además, las raíces de arroz, presentan dos bandas de caspary, en la exodermis y la endodermis, lo que evita el movimiento de Si a través de cada capa celular. Por lo tanto, el Si es importado primero en el simplasto por Lsi1 en el lado distal de las células exodérmicas y luego exportado por Lsi2 en el lado proximal a las conexiones apoplásticas (Ma y Yamaji, 2015). Por tanto, las plantas de arroz al poseer un transportador de entrada y uno de salida, poseen un sistema de transporte de Si efectivo, que permite que el arroz acumule hasta 10% de Si (Ma y Yamaji, 2015).

OsLsi1, es un canal bidireccional pasivo, que permite la entrada de Si a través de la membrana, desde el apoplasto a las células corticales de la raíz (Ma y Yamaji, 2015). La absorción de ácido silícico por Lsi1 es un proceso pasivo. En arroz, Lsi1 se encuentra en el cromosoma 2 y codifica para una proteína de 298 aminoácidos (Ma y Yamaji, 2008). Este canal, pertenece al grupo de proteínas de membrana acuaporinas, al subgrupo NIP III similar a Nod26 (Ma y Yamaji, 2015). Las acuaporinas, son proteínas de membrana formadoras de poros, que pertenecen a la familia proteínas integrales de membrana (PIM), cuales facilitan el transporte de agua y/o solutos (Deshmukh *et al.*, 2015). Dentro de este grupo, se encuentran las proteínas intrínsecas similares a NOD26 (NIP), las cuales facilitan el transporte pasivo de agua, así como pequeños solutos sin carga,

como el glicerol, amoníaco y ácido bórico (Ma y Yamaji, 2015). Además, poseen una alta selectividad para una amplia gama de solutos, incluidos los metaloides, cuyo nombre se debe a la similitud que poseen los miembros de este grupo con nodulina 26 (Echeverría y Zardoya, 2006). A su vez las proteínas NIP se clasifican en tres subclases (NIP I, NIP II y NIP III), así mismo, las proteínas NIP poseen un filtro de selectividad, relacionado con la especificidad del soluto, en arroz se ha informado que el filtro de selectividad GSGR es necesario para regular la afluencia de Si (Deshmukh *al.*, 2015; Maurel *et al.*, 2015).

Lsi2 codifica un transportador de aniones (Ma y Yamaji, 2008); impulsado activamente por una bomba H^+ que consume ATP (Deshmuk y Bélanger, 2016). Capaz de transportar ácido silícico contra el gradiente de concentración, mediante un comportamiento simporte y la participación de H^+ -ATPasa en la activación de este transporte activo secundario (Ma *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2018). La actividad de Lsi2 es inhibida por la baja temperatura y pH alto (Ma *et al.*, 2007). El arroz Lsi2 se expresa principalmente en las raíces durante la etapa de crecimiento vegetativo (Ma y Yamaji, 2015).

1.1.2. Carga al xilema y deposición en hojas

Se ha encontrado silicio en los tejidos de la mayoría de las especies de plantas terrestres con una concentración de brotes que varía entre 0.1 y 10% en peso seco (Epstein, 1999; Richmond y Sussman, 2003).

Una vez absorbido por Lsi1 en la exodermis y liberado por Lsi2, el ácido silícico se difunde a través del apoplasto del parénquima. Aunque el transporte Si al xilema es impulsado por la corriente de transpiración, algunos tejidos con bajas tasas de transpiración pueden acumular Si a

niveles extremadamente altos, como la testa en las semillas de arroz (Ma *et al.*, 2011; Yamaji *et al.*, 2015).

Losí se localiza en el lado adaxial de las células del parénquima del xilema en las vainas y las láminas de las hojas, y está involucrado en la descarga del xilema (Ma y Yamaji, 2015); transportando Si desde el xilema a las células del parénquima del xilema, que influye en su posterior distribución y depósito de Si en los brotes (Yamaji *et al.*, 2012; Ma y Yamaji, 2015).

Posteriormente, el ácido silícico, se polimeriza en sílice amorfo, y se acumula en la pared celular de hojas, y tallos. En arroz, el Si puede encontrarse como fitolitos en células de sílice en haces vasculares y/o presentes como cuerpos de sílice en células buliformes, células fusiformes o tricomas (Ma *et al.*, 2004). Finalmente, en la etapa reproductiva el Si se deposita en la testa de arroz, donde tiene importancia en la fertilidad del grano, puesto que disminuye la pérdida de agua y la infección por patógenos (Ma, 2004).

Así mismo, se ha informado que la acumulación de Si es superior en brotes en relación con la acumulación en raíz, debido a la alta capacidad de transporte de Si, al tener una fuerza impulsora de absorción continua de Si (Gao *et al.*, 2006). En el arroz, más del 90% del Si captado por las raíces se transloca a los brotes (Ma y Yamaji, 2015).

Cerio

Las tierras raras o elementos de tierras raras (REE) son un grupo de 17 elementos metálicos químicamente similares (15 lantánidos, más escandio e itrio. En el grupo de los lantánidos se encuentran los elementos lantano (La), cerio (Ce), praseodimio (Pr), neodimio (Nd), prometio (Pm), samario (Sm), europio (Eu), gadolinio (Gd), terbio (Tb), disprosio (Dy), holmio (Ho), erbio (Er), tulio (Tm), iterbio (Yb) y lutecio (Lu) (Alina y Henryk, 1984).

Estos elementos representan el 0.015% de la corteza terrestre, y se encuentran en concentraciones similares al cobre, el plomo y el zinc (Wang *et al.*, 1989). Su concentración depende del material parental y el tipo de suelo (Hu *et al.*, 2006). Por ejemplo, suelos que se desarrollaron a partir de roca ígnea básica, roca ígnea ácida, arenisca y roca de lutita tienen contenidos de tierras raras más altos, que van de 174 a 219 mg kg⁻¹, con relación a los suelos que se originan de roca calcárea, que muestran concentraciones más bajas de 137 a 174 mg kg⁻¹ (Hu *et al.*, 2006).

Los elementos de tierras raras, pueden fijarse en materia orgánica como quelatos o sulfuros orgánicos, que se liberan solo en condiciones oxidantes fuertes (Hu *et al.*, 2006).

Actualmente son pocos los estudios de la forma de absorción y transporte de cerio (Ce) en su forma iónica, en plantas superiores. Sin embargo, se ha reportado que el Ce presenta diferente comportamiento en el suelo, en función del estado de oxidación, por ejemplo, Ce³⁺ es menos móvil, forma óxidos e hidroxilos con Mn y Fe respecto a Ce⁴⁺, además, Ce³⁺ es más absorbido por las plantas (He *et al.*, 2019).

Así también, el Ce es retenido por la banda de Caspary, lo que se refleja en mayores tasas de absorción de Ce por las raíces y menores a las tasas de translocación a parte aérea, presentado el orden de acumulación raíz > hoja > tallo (Brioschi *et al.*, 2013; He *et al.*, 2019). En arroz se ha reportado el orden de translocación raíz > hoja > tallo > grano (Wen *et al.*, 2001). Lo cual se debe a la acumulación de Ce en la pared celular de las raíces de arroz (Liu *et al.*, 2012); principalmente en raíces jóvenes, con pared celular primaria, durante las primeras etapas de desarrollo (Brioschi *et al.*, 2013). Debido a que, las raíces pequeñas muestran solo paredes celulares primarias que son delgadas y características de las células jóvenes en crecimiento, mientras que las raíces más viejas tienen células con paredes secundarias gruesas ricas en lignina. En tanto que raíces viejas

secuestran el Ce, posiblemente al hacer complejos con lignina de las paredes secundarias que puede precipitar el Ce (He *et al.*, 2019).

En este contexto se ha reportado que en plantas de trigo (*Triticum aestivum*) (Hu *et al.*, 2002); arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*) (Xue *et al.*, 2012); maíz (*Zea mays*), frijol mungo (*Vigna radiata*) (Diatloff *et al.*, 2008); rábano (*Raphanus sativus*) (Zhang *et al.*, 2015); arroz (Liu *et al.*, 2012; Ramírez-Olvera *et al.*, 2018); y alfalfa (*Medicago sativa*) (He *et al.*, 2019); el Ce es absorbido por las raíces y traslocado a parte aérea, donde la mayor acumulación de Ce se tienen en la raíz, en relación a la parte aérea.

Además, se ha informado que la acumulación de Ce es dependiente de la dosis de aplicación. Liu *et al.* (2012), indican que el tratamiento vía raíz con 0.05, 0.1, 0.5 y 1 mM Ce (NO₃)₃ a plantas de arroz cv. Shengdao durante 13 d, presentó el 99.15, 99.13, 99.52 y 99.53% de la acumulación de Ce en raíz, respectivamente y el 0.85, 0.87, 0.48, 0.47% se acumuló en vástago.

Literatura citada

- AMIS. 2020. The Agricultural Market Information System (AMIS). Disponible en <http://www.amis-outlook.org/>. Consultado mayo 2021.
- Beyer, P. 2010. Golden Rice and ‘Golden’ crops for human nutrition. *New Biotechnology* 27(5): 478-481.
- Brioschi, L., Steinmann, M., Lucot, E., Pierret, M. C., Stille, P., Prunier, J., Badot, P. M. (2013). Transfer of rare earth elements (REE) from natural soil to plant systems: implications for the environmental availability of anthropogenic REE. *Plant and Soil*, 366:143-163.
- Camelo-Méndez, G. A., Camacho-Díaz, B. H., del Villar-Martínez, A. A., Arenas-Ocampo, M. L., Bello-Pérez, L. A., Jiménez-Aparicio, A. R. (2012). Digital image analysis of diverse Mexican rice cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 92:2709-2714.
- Chávez-Murillo, C. E., Wang, Y. J., Quintero-Gutierrez, A. G., Bello-Pérez, L. A. (2011). Physicochemical, textural, and nutritional characterization of Mexican rice cultivars. *Cereal chemistry*, 88: 245-252.

- Deshmukh, R. K., Vivancos, J., Ramakrishnan, G., Guérin, V., Carpentier, G., Sonah, H., Bélanger, R. R. (2015). A precise spacing between the NPA domains of aquaporins is essential for silicon permeability in plants. *The Plant Journal*, 83(3): 489-500.
- Deshmukh, R., Bélanger, R. R. (2016). Molecular evolution of aquaporins and silicon influx in plants. *Functional Ecology*, 30(8): 1277-1285.
- Diatloff, E., Smith, F. W., Asher, C. J. (2008). Effects of lanthanum and cerium on the growth and mineral nutrition of corn and mungbean. *Annals of Botany*, 101(7): 971-982.
- Echeverria, M., Zardoya, R. (2006). Acuaporinas: los canales de agua celulares. *Investigación y Ciencia*, 12: 60-67.
- FAOST. 2020. Food and agriculture organization corporate statistical database. Disponible en <http://www.fao.org/faostat/en/#home>. Consultado mayo 2021.
- He, H., Fan, C., Peng, Q., Wu, M., Zheng, J., Wu, G. L. (2019). Bioaccumulation and translocation of rare earth elements in two forage legumes grown in soils treated with coal fly ash. *Chemical Geology*, 52:119284.
- Hu, X., Ding, Z., Chen, Y., Wang, X., Dai, L. (2002). Bioaccumulation of lanthanum and cerium and their effects on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Chemosphere*, 48(6): 621-629.
- Hu, Z., Haneklaus, S., Sparovek, G., Schnug, E. (2006). Rare earth elements in soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 37:1381-1420.
- Mitani, N., Nagao, S., Konishi, S., Tamai, K., Iwashita, T., Yano, M. (2004). Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. *Plant Physiology*, 136(2): 3284-3289.
- Ma, J. F. (2004). Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 50: 11-18.
- Ma, J. F., Yamaji, N. (2008). Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65(19):3049-3057.
- Ma, J. F., Yamaji, N. (2015). A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends in Plant Science*, 20(7): 435-442.
- Ma, J. F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Yano, M. (2007). An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448:209-212.
- Ma, J. J., Ren, Y. J., Yan, L. Y. (2014). Effects of spray application of lanthanum and cerium on yield and quality of Chinese cabbage (*Brassica chinensis* L) based on different seasons. *Biological Trace Element Research*, 160(3), 427-432.
- Ma, J. F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Yano, M. (2007). An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448: 209-212.

- Madadgar, S., AghaKouchak, A., Farahmand, A., Davis, S. J. (2017). Probabilistic estimates of drought impacts on agricultural production. *Geophysical Research Letters*, 44: 7799-7807.
- Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D. T., Santoni, V., Shahzad, Z., Verdoucq, L. (2015). Aquaporins in plants. *Physiological reviews*, 95(4):1321-1358.
- Wen, B., Yuan, D. A., Shan, X. Q., Li, F. L., Zhang, S. Z. (2001). The influence of rare earth element fertilizer application on the distribution and bioaccumulation of rare earth elements in plants under field conditions. *Chemical Speciation & Bioavailability*, 13(2):39-48.
- Xu, Q. M., Wang, Y. Z., Liu, H., Cheng, J. S. (2016). Physiological responses and chromosomal aberration in root tip cells of *Allium sativum* L. to cerium treatments. *Plant and Soil*, 409(1-2): 447-458.
- Yan, G. C., Nikolic, M., Ye, M. J., Xiao, Z. X., Liang, Y. C. (2018). Silicon acquisition and accumulation in plant and its significance for agriculture. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(10):2138-2150.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivos

Analizar las respuestas fisiológicas, bioquímicas y moleculares de cultivares mexicanos de arroz, tratados con dióxido de silicio (SiO_2) y cloruro de cerio (CeCl_3) en condiciones convencionales como bajo estrés osmótico.

Evaluar el efecto de la aplicación de CeCl_3 en el crecimiento inicial, concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas de cultivares mexicanos de arroz.

Hipótesis

La aplicación de Ce y Si, a partir de CeCl_3 y SiO_2 , respectivamente afecta de manera positiva las respuestas fisiológicas, bioquímicas, moleculares, en condiciones convencionales como bajo estrés osmótico.

La adición de CeCl_3 modifica el crecimiento inicial de cultivares mexicanos de arroz, y la concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas.

CAPÍTULO I. EL SILICIO ESTIMULA EL CRECIMIENTO Y EL METABOLISMO DE LAS PLANTAS EN LAS PLANTAS DE ARROZ EN CONDICIONES DE ESTRÉS OSMÓTICO Y CONVENCIONAL

1.1. RESUMEN

La sequía es uno de los factores abióticos de mayor impacto en el crecimiento del cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), y silicio (Si) puede estimular mejores respuestas en las plantas expuestas a diversos tipos de estrés. El objetivo de esta investigación fue evaluar la aplicación de 1 y 2 mM Si a plantas en condiciones normales y bajo estrés osmótico. Plántulas de arroz Morelos A-98 de 14 d de edad se trataron con 1 y 2 mM SiO₂ por 28 d, posteriormente la mitad de las plantas se sometió a estrés osmótico con la adición de PEG 8000 al 10% durante 7 d, y se mantuvieron los niveles de Si. La adición de Si en condiciones convencionales y bajo estrés osmótico incrementó el volumen de raíz, así como la biomasa fresca y seca de raíz y la concentración de clorofila *b*. Por otra parte, en ambas condiciones de estudio, Si redujo la relación vástago/raíz. En contraste el número de macollos, biomasa fresca y seca de vástago, contenido de agua en vástago, concentración de clorofila *a*, total y la relación *a/b*, concentración de azúcares totales y prolina en vástago, incrementó con la adición de Si en condiciones de estrés osmótico. Así también, la concentración de aminoácidos en raíz, concentración de N en vástago y raíz, Mg en raíz, se redujo con la aplicación de Si en condiciones de estrés osmótico. En tanto que la adición de Si en condiciones normales, redujo la concentración de azúcares en raíz, K y Mn en raíz, así como incrementó la concentración de Fe y Zn en vástago. El Si en condiciones normales como bajo estrés osmótico, modifica el crecimiento, la concentración de biomoléculas y nutrimentos.

Palabras clave: Biomoléculas, elementos benéficos, nutrimentos y *Oryza sativa*.

1.2. ABSTRACT

Drought is one of the abiotic factors with the greatest impact on the growth of rice (*Oryza sativa* L.), and silicon (Si) can stimulate better responses in plants exposed to various types of stress. The objective of this research was to evaluate the application of 1 and 2 mM Si to plants under normal conditions and under osmotic stress. Morelos A-98 rice seedlings of 14 d of age were treated with 1 and 2 mM SiO₂ for 28 d, then half of the plants were subjected to osmotic stress with the addition of PEG 8000 at 10% for 7 d, and they maintained the Si levels. The addition of Si under normal conditions and under osmotic stress increased the root volume, as well as the fresh and dry root biomass and the chlorophyll *b* concentration. On the other hand, in both study conditions, Si reduced the stem/root ratio. In contrast, the number of tillers, fresh and dry stem biomass, stem water content, chlorophyll *a* concentration, total and the *a/b* ratio, total sugar concentration and proline stem, increased with the addition of Si under conditions of osmotic stress. Likewise, the concentration of amino acids in the root, N concentration in the stem and root, Mg in the root, was reduced with the application of Si under conditions of osmotic stress. While the addition of Si under normal conditions, reduced the concentration of sugars in the root, K and Mn in the root, as well as increased the concentration of Fe and Zn in the stem. Si under normal conditions such as under osmotic stress, modifies growth, the concentration of biomolecules and nutrients.

Keywords: Biomolecules, beneficial elements, nutrients and *Oryza sativa*.

1.3. INTRODUCCIÓN

El arroz (*Oryza sativa*) es un cultivo de suma importancia, al ser el alimento básico de más de la mitad de la población mundial (Seck *et al.*, 2012; FAO, 2019). Sin embargo, su producción requiere abundante agua a lo largo de su ciclo de cultivo, por lo que el estrés por sequía limita su crecimiento y rendimiento. Aunado a esto, se ha reportado que la frecuencia y la severidad de la sequía aumentará en los próximos años como consecuencia del cambio climático global (Pandey y Shukla, 2015; Ding *et al.*, 2018).

La sequía tiene impactos negativos en el metabolismo vegetal, al generar alteraciones morfológicas, bioquímicas y fisiológicas que reducen la producción y el rendimiento (Nuruzzaman *et al.*, 2013; Akram *et al.*, 2019). Se ha reportado que la sequía disminuye el rendimiento de arroz hasta en 32%, y la producción de biomasa en 35.2% (Zhang *et al.*, 2018), además de reducir la altura de planta, el número de hojas (Rachmawati y Amalia, 2018), y la concentración de clorofila *a*, *b* y total (Wang *et al.*, 2019), entre otras alteraciones. Estos desafíos hacen necesaria la búsqueda de alternativas para estimular el metabolismo vegetal y hacer frente a estas condiciones de estrés de manera exitosa.

En este contexto el silicio (Si) ha mostrado efectos benéficos en la tolerancia a diversos tipos de estrés, tanto en plantas monocotiledóneas como en dicotiledóneas (Coskun *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018a). En condiciones de estrés osmótico, su aplicación aumenta la altura de planta, el número de hojas y el peso de biomasa (Cao *et al.*, 2015; Amin *et al.*, 2018), la longitud de raíz (Zhang *et al.*, 2018), la acumulación de osmolitos, azúcares solubles, aminoácidos y prolina (Sonobe *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2018a). El Si también mejora la estructura de tilacoides y cloroplastos, aumenta la concentración de clorofila *a,b* y carotenoides (Zhang *et al.*, 2018, Wang *et al.*, 2019), mejora la estabilidad de la pared celular (He *et al.*, 2015; Coskun *et al.*, 2016), disminuye la tasa de

transpiración (Amin *et al.*, 2018), mejora la conductancia hidráulica de la raíz, la conductancia estomática, aumenta la expresión de acuaporinas, el contenido de agua en las hojas (Liu *et al.*, 2015; Coskun *et al.*, 2016), e incrementa la actividad de enzimas antioxidantes superóxido dismutasa, peroxidasa, catalasa, glutatión reductasa (Coskun *et al.*, 2016).

El objetivo de esta investigación fue evaluar las respuestas bioquímicas, fisiológicas y nutrimentales de la aplicación de Si en forma de dióxido de silicio (SiO₂) a plantas de arroz Morelos A-98 bajo condiciones normales, como bajo estrés inducido por PEG.

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1. Material vegetal, desinfección de semillas

Semillas de arroz del cultivar Morelos A-98 (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) obtenidas del Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado en el Campo Experimental Zacatepec, Morelos, México (18° 39' NL, 99° 12' WL, 910 masl) se utilizaron en esta investigación. Las semillas se desinfectaron con etanol al 70% por 10 min, inmediatamente después se lavaron con agua destilada estéril y se sumergieron por 1 h en una mezcla de hipoclorito de sodio al 5% y 0.1% de TweenTM 20 (Hycel, Zapopan, México).

1.4.2. Crecimiento vegetativo

Las semillas ya desinfectadas se depositaron en frascos de vidrio con 60 mL de medio MS (Sigma-Aldrich, Steinheim, Alemania) suplementado con 3% (w/v) de sacarosa (J. T. Baker, Pensilvania, USA) y solidificado con 0.8% de agar (Merck KGaA, Darmstadt, Alemania). Enseguida, los frascos se colocaron en oscuridad a 28 °C por 3 d, después fueron expuestos a luz natural por 11 d. A los 12 d de edad se transfirieron a un sistema hidropónico en condiciones de invernadero a una temperatura promedio de 23 °C/16 °C (día/noche), humedad relativa de 57% con 16 h luz a 145 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 8 h oscuridad. Las plantas se colocaron en recipientes con capacidad para de 14 L

con solución nutritiva Magnavaca modificada por [Famoso et al. \(2010\)](#), conformada por 1 mM KCl, 1.5 mM NH_4NO_3 , 1 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 45 μM KH_2PO_4 , 200 μM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 500 μM $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 155 μM $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 11.8 μM $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 33 μM H_3BO_3 , 3 μM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.8 μM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 1 μM $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ y 77 μM Fe-EDTA. Siete días después del trasplante, la solución Magnavaca se reemplazó por solución Yoshida ([Yoshida, 1976](#)), constituida por 1.43 mM NH_4NO_3 , 1.00 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 1.64 mM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 1.32 mM K_2SO_4 , 320 μM NaH_2PO_4 , 100 μM Fe-EDTA, 7.99 μM $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.15 μM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.15 μM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.08 μM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ y 1.39 μM H_3BO_3 . Transcurridos 14 días después del trasplante (plantas de 26 d), los tratamientos de Si (0, 1, 2 mM SiO_2) se aplicaron a través de la solución nutritiva. A los 28 d del inicio de los tratamientos con Si, la mitad de las plantas fue sometida a estrés osmótico por 7 d con la adición de PEG 8000 al 10% (PEG) manteniendo los niveles de SiO_2 descritos. La otra parte de las plantas continuó expuesta a los niveles de SiO_2 también por 7 d. A partir de la adición de tratamientos con SiO_2 , la solución nutritiva se reemplazó completamente cada siete días y cada tercer día se repuso el agua consumida por la planta. El pH de la solución se ajustó a 5.5 utilizando H_2SO_4 o NaOH 1 N. Los potenciales osmóticos de los seis tratamientos evaluados se determinaron con un osmómetro (VAPRO/WESCOR 5520), y fueron los siguientes: T1: Testigo (-0.09 MPa), T2: 1 mM SiO_2 (-0.09 MPa), T3: 2 mM SiO_2 (-0.09 MPa), T4: PEG (-0.180 MPa), T5: 1 mM SiO_2 + PEG (-0.198 MPa) T6: 2 mM de SiO_2 + PEG (-0.183 MPa).

Después de 35 d de tratamientos con SiO_2 y 7 d con tratamiento de estrés y sin él, las plantas de 60 d de edad se retiraron de la solución nutritiva, se enjuagaron y se registró la altura de planta, longitud y volumen de raíz, número de macollos, peso de la biomasa fresca. Las plantas se separaron en vástago y raíz, después se secaron en una estufa de aire forzado (HCF-125, Riessa, México) a 72 °C por 72 h y determinó el peso de la biomasa seca. Posteriormente, con los datos

de peso de biomasa fresca y seca se calculó la relación vástago/raíz, y se calculó el contenido total de agua en vástago y raíz con la siguiente formula (Jones y Turner, 1978; Ming *et al.*, 2012).

$$\text{Contenido total de agua} = \frac{(\text{Peso fresco} - \text{peso seco})}{\text{peso seco}}$$

1.4.3. Concentración de clorofilas

Muestras de tejido fresco de vástago y raíz se maceraron por separado con nitrógeno líquido. Posteriormente se pesaron 60 mg de cada muestra y se realizó una triple extracción etanólica (80, 80 y 50%). En cada extracción, las muestras fueron incubadas en baño María a 80 °C durante 20 min y centrifugadas a 14000 rpm durante 5 min. Los sobrenadantes de cada extracción se recuperaron, mezclaron y se utilizaron para la determinación de clorofilas y aminoácidos. Finalmente, la concentración de clorofilas *a* y *b* se determinó en vástago, leyendo los extractos a 635 y 645 nm en un espectrofotómetro (Jenway 6715; Staffordshire, UK), y se calculó la concentración de clorofila total, así como la relación clorofila *a/b* (Harborne, 1973).

1.4.4. Concentración de aminoácidos y azúcares totales

Del sobrenadante obtenido en la determinación de clorofilas, la concentración de aminoácidos libres totales se determinó en vástago y raíz utilizando el método de la ninhidrina (Moore y Stein, 1948), y las muestras se analizaron a 570 nm. Se empleó L-leucina (Sigma-Aldrich; Steinheim, Germany) para la elaboración de la curva estándar.

La determinación de azúcares totales se realizó en vástago y raíz, para lo cual se pesaron 500 mg de tejido previamente macerado en nitrógeno líquido. Posteriormente se realizó la extracción con 50 mL de etanol (80%), en una plancha caliente a ebullición constante con agitación ocasional. El sobrenadante obtenido se filtró y aforó a 20 mL, del cual se tomó 1 mL del extracto y se le agregaron 5 mL de antrona al 0.4% (w/v) en ácido sulfúrico concentrado (Merck; Darmstadt,

Germany). Después, las muestras se incubaron en baño María a 95 °C durante 15 min, al concluir este tiempo las muestras se colocaron en hielo para finalizar la reacción. Para su cuantificación se realizó una curva estándar usando glucosa (Sigma-Aldrich; Saint Louis, MO, USA) y se midió a una absorbancia de 600 nm (Morris, 1948).

1.4.5. Análisis nutrimental

Tejido seco de vástago y raíz se molió finamente, después se pesaron 0.25 g de este tejido y se sometió a una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico y perclórico. Al finalizar la digestión, los extractos obtenidos se filtraron y aforaron a 25 mL con agua desionizada. Posteriormente los extractos se leyeron en un espectrofotómetro de emisión óptica de inducción por plasma acoplado (Varian ICP OES 725-ES; Mulgrave, Australia) para la determinación de los elementos, a excepción de N, el cual se determinó por el método micro Kjeldahl.

1.4.6. Concentración de prolina

Se maceraron 0.5 g de vástago y 1 g de raíz con ácido sulfosalicílico (3%, w/v) y se filtró la muestra (papel filtro No. 4), después se mezclaron 2 mL del extracto obtenido, 2 mL de ninhidrina ácida y 2 mL de ácido acético glacial concentrado, y enseguida se incubó en baño María a 100 °C durante 60 min. Inmediatamente después, las muestras fueron colocadas en hielo y se agregó 4 mL de tolueno (J. T. Baker, Pensilvania, USA) se agitaron y se registró la absorbancia a 520 nm. La concentración de prolina se determinó mediante una curva estándar usando L-Prolina (Bates *et al.*, 1973).

1.4.7. Análisis estadístico

Los tratamientos se distribuyeron en un diseño experimental completamente al azar y se realizó análisis de varianza y comparación de medias con la prueba de Duncan, así también, se correlacionaron las variables evaluadas y la concentración de Si en vástagos y raíces, mediante la

correlación de Pearson, con un nivel de significancia de 0.05. Para ello se usó el paquete estadístico SAS 9.3 (SAS Institute; Cary, NC, USA).

1.5. RESULTADOS

1.5.1. El Si afecta el crecimiento vegetativo de arroz dependiendo de la situación de estrés

La aplicación de 1 y 2 mM Si no modificó significativamente la altura de planta, así como el tratamiento con PEG. De igual manera no se observaron efectos significativos con la adición de Si a plantas bajo estrés osmótico (**Fig. 1A**). En cuanto a la longitud de raíz, ésta solo fue menor en 15.2% en el tratamiento sin SiO₂ y con aplicación de PEG, en comparación con el testigo (sin Si y sin PEG); asimismo, dicho tratamiento con PEG fue superado en 11 y 12.1% en los tratamientos con PEG con niveles de 1 y 2 mM Si, respectivamente (**Fig. 1B**).

El volumen de raíz incrementó significativamente con la aplicación de 1 y 2 mM Si en promedio en 28.6%, respecto al testigo. Así también, el tratamiento con PEG y sin Si, aumentó el volumen de raíz en 28.6%, también respecto al testigo. Por otra parte, los tratamientos con 1 y 2 mM Si con estrés osmótico, aumentaron en 33 y 24.1% el volumen de raíz en comparación de aquel registrado en plantas tratadas solamente con PEG (**Fig. 1C**).

Los tratamientos con 1 y 2 mM Si sin PEG no incrementaron significativamente el número de macollos, respecto al testigo. De igual manera no se observaron efectos significativos en el tratamiento con solo PEG. Sin embargo, la aplicación de 1 y 2 mM Si a plantas bajo estrés osmótico incrementó significativamente el número de macollos en 33.3 y 32.1%, respecto al tratamiento con PEG (**Fig. 1D**).

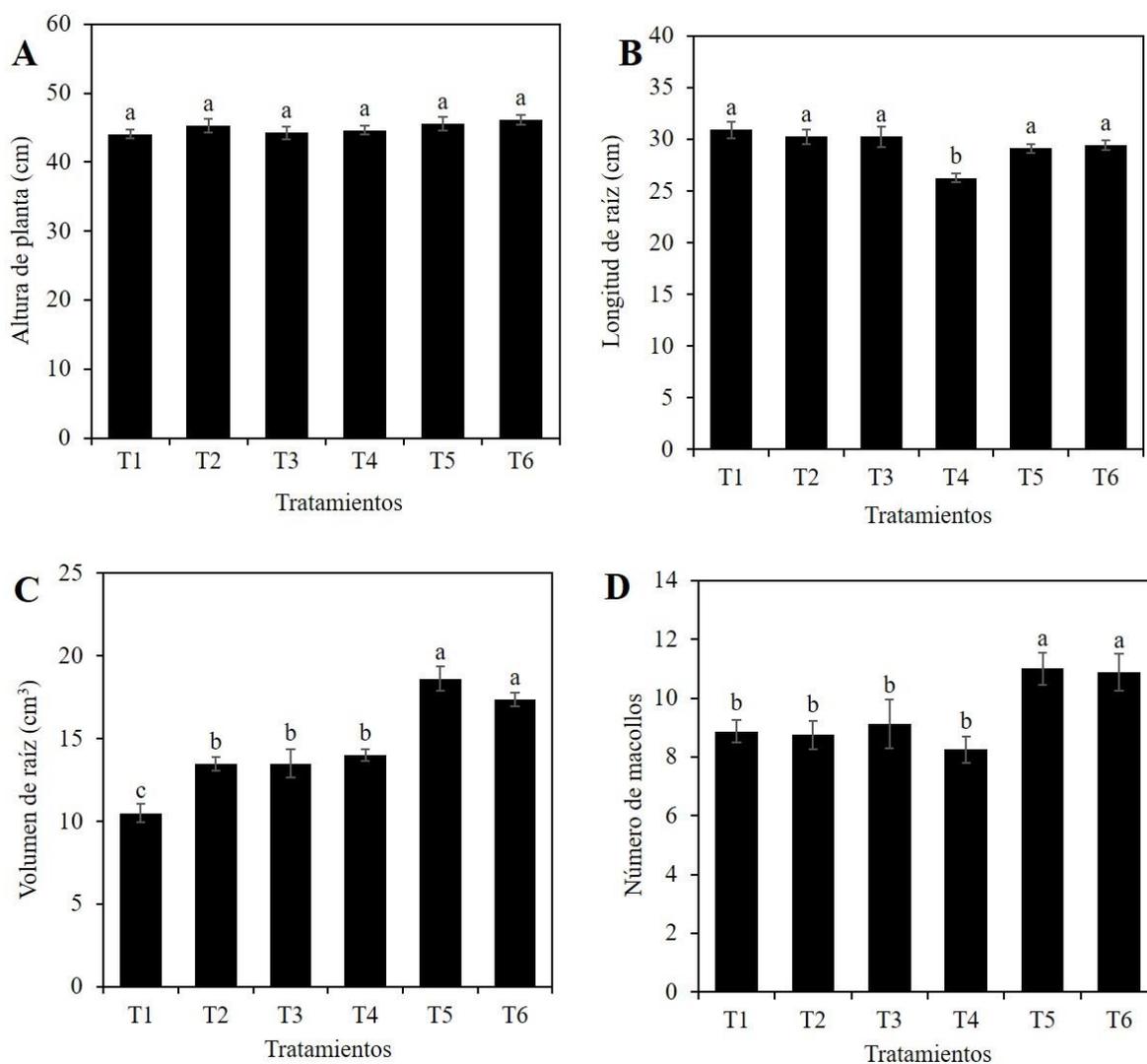


Fig. 1. Altura de planta (A), longitud de raíz (B), volumen de raíz (C) y número de macollos (D), de plantas de arroz tratadas con Si y PEG. T1: Testigo; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

El peso de biomasa fresca de vástago no se modificó en los tratamientos 1 y 2 mM Si sin adición de PEG, respecto al testigo. De igual manera no se observó influencia en el peso con la aplicación de PEG sin Si. Por otra parte, el tratamiento con 1 y 2 mM Si a plantas sometidas a estrés

incrementó significativamente el peso de biomasa fresca en 26.1 y 42.8%, respecto a las plantas tratadas únicamente con PEG (**Fig. 2A**).

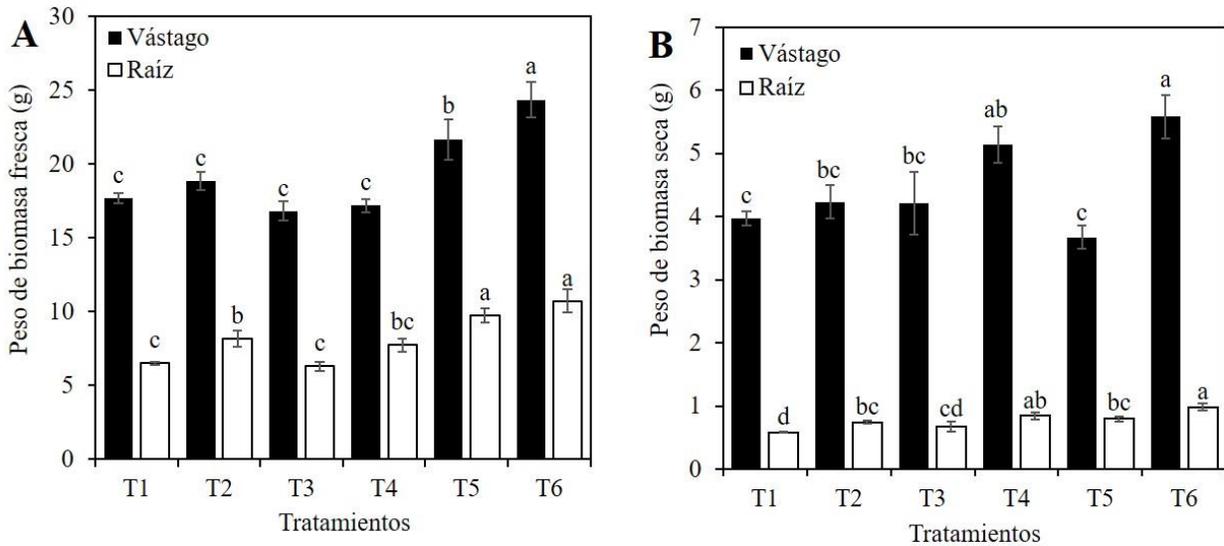


Fig. 2. Peso de biomasa fresca (A) y seca (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG. T1: Testigo; T2:1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

En cuanto al peso de biomasa fresca de raíz, se observó un incremento significativo del 25.7% con la adición de 1 mM Si sin PEG, respecto al testigo. Por el contrario, la adición de PEG en ausencia de Si, no afectó significativamente el peso de biomasa fresca de raíz; mientras que la adición de 1 y 2 mM Si a plantas sometidas a estrés incrementó el peso de biomasa fresca de raíz en 26.1 y 38.9%, respecto a las plantas tratadas solo con PEG (**Fig. 2A**).

Plantas tratadas solo con PEG superaron en 29.4% el peso de biomasa seca de vástago de plantas del testigo. Asimismo, plantas tratadas con 2 mM Si y PEG superaron en 41% el peso de biomasa seca de vástago del testigo. En cuanto al peso seco de raíz, se registró un incremento del 27.5% en el tratamiento 1 mM Si sin PEG, respecto al testigo. En tanto, el tratamiento con PEG sin Si,

registró un incremento de 44.7% en el peso de biomasa seca de raíz, respecto al testigo. Los tratamientos 1 y 2 mM Si a plantas bajo estrés osmótico, no mostraron diferencias significativas, respecto al tratamiento únicamente con PEG (**Fig. 2B**).

El contenido de agua en vástago se incrementó en 44.04%, en el tratamiento con 1 mM Si y PEG en comparación con el testigo. El resto de los tratamientos no tuvo influencia en esta variable (**Fig. 3A**). En lo que respecta al contenido de agua en raíz, si bien no existen diferencias estadísticas entre los tratamientos y el testigo, destaca que en plantas tratadas con 1 mM Si y PEG, se aumentó en 29.16% el contenido de agua, respecto a el tratamiento con PEG (**Fig. 3B**).

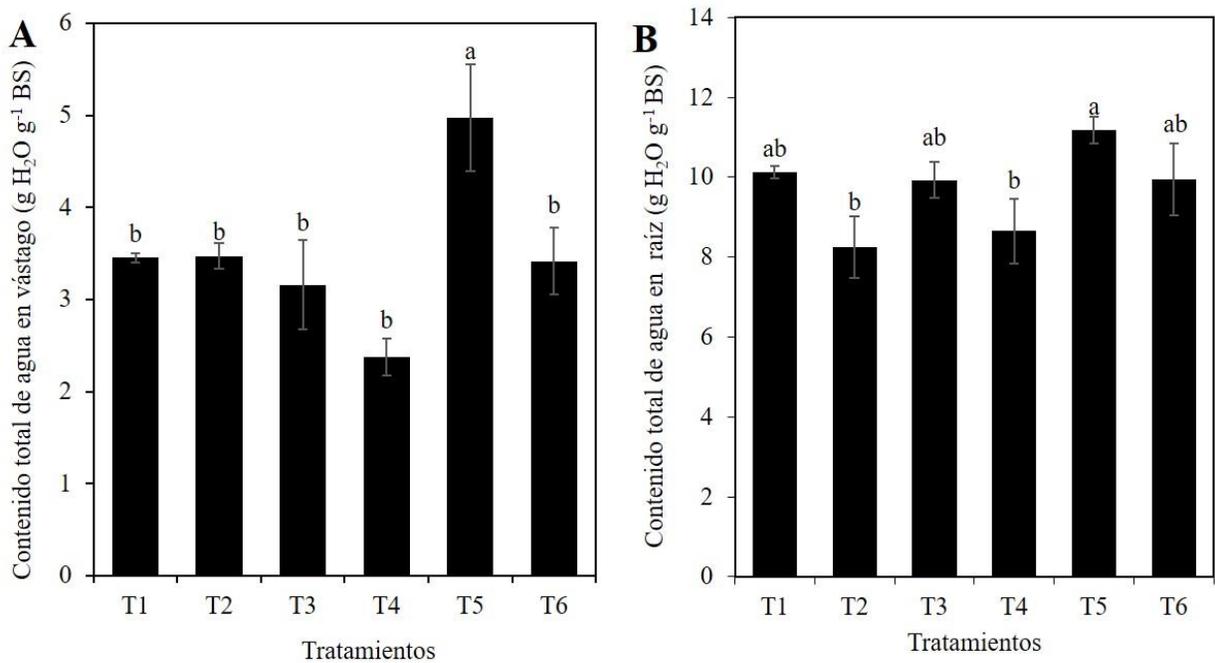


Fig. 3. Contenido total de agua en vástago (A) y raíz (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG. T1: Testigo; T2:1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La relación de biomasa fresca de vástago/raíz fue inferior al testigo en 14.5% en el tratamiento con 1 mM Si sin PEG; mientras que, en los tratamientos con PEG, tanto sin Si como con 1 y 2 mM Si, redujeron esta variable en 17.75, 17.96 y 15.87%, respectivamente, en comparación con el testigo (**Fig. 4A**). En la relación de biomasa seca de raíz/vástago, solo el tratamiento con 1 mM Si y PEG tuvo reducciones significativas respecto al testigo, éstos del orden de 32.04% (**Fig. 4B**).

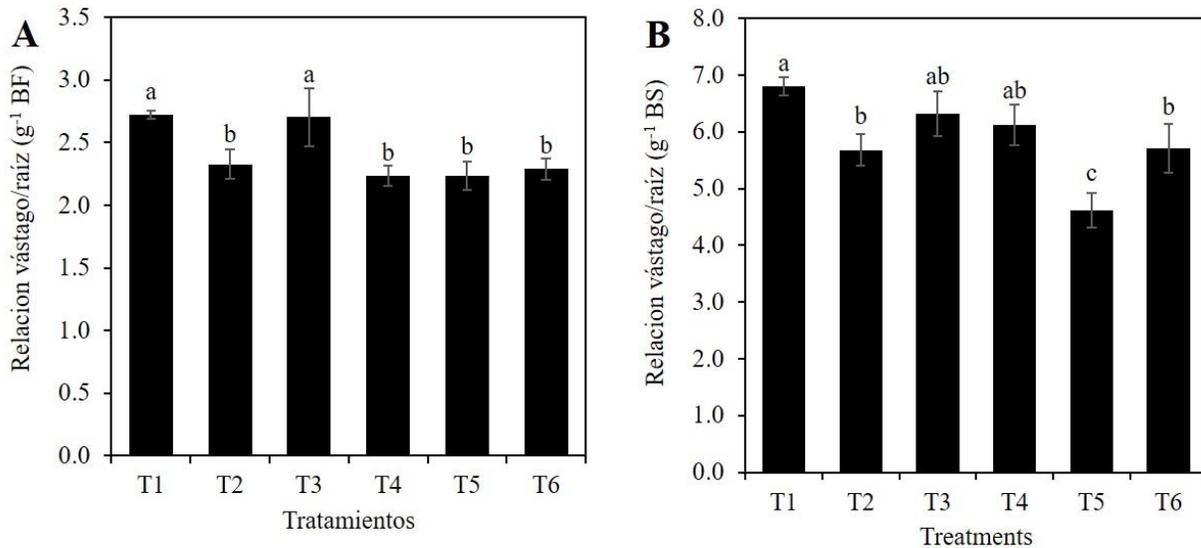


Fig. 4. Relación vástago/raíz biomasa fresca (A) y biomasa seca (B) de plantas de arroz tratadas con Si y PEG. T1: Testigo; T2:1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca; BS: Biomasa Seca.

1.5.2. Concentración de clorofilas

La concentración de clorofila *a* en el tratamiento con 1 mM Si y PEG superó en 16.23% a la concentración registrada en plantas del testigo; el resto de los tratamientos no tuvo efectos en la concentración de clorofila *a* (**Fig. 5A**) con PEG, el incremento registrado fue de 18.67% (**Fig. 5D**).

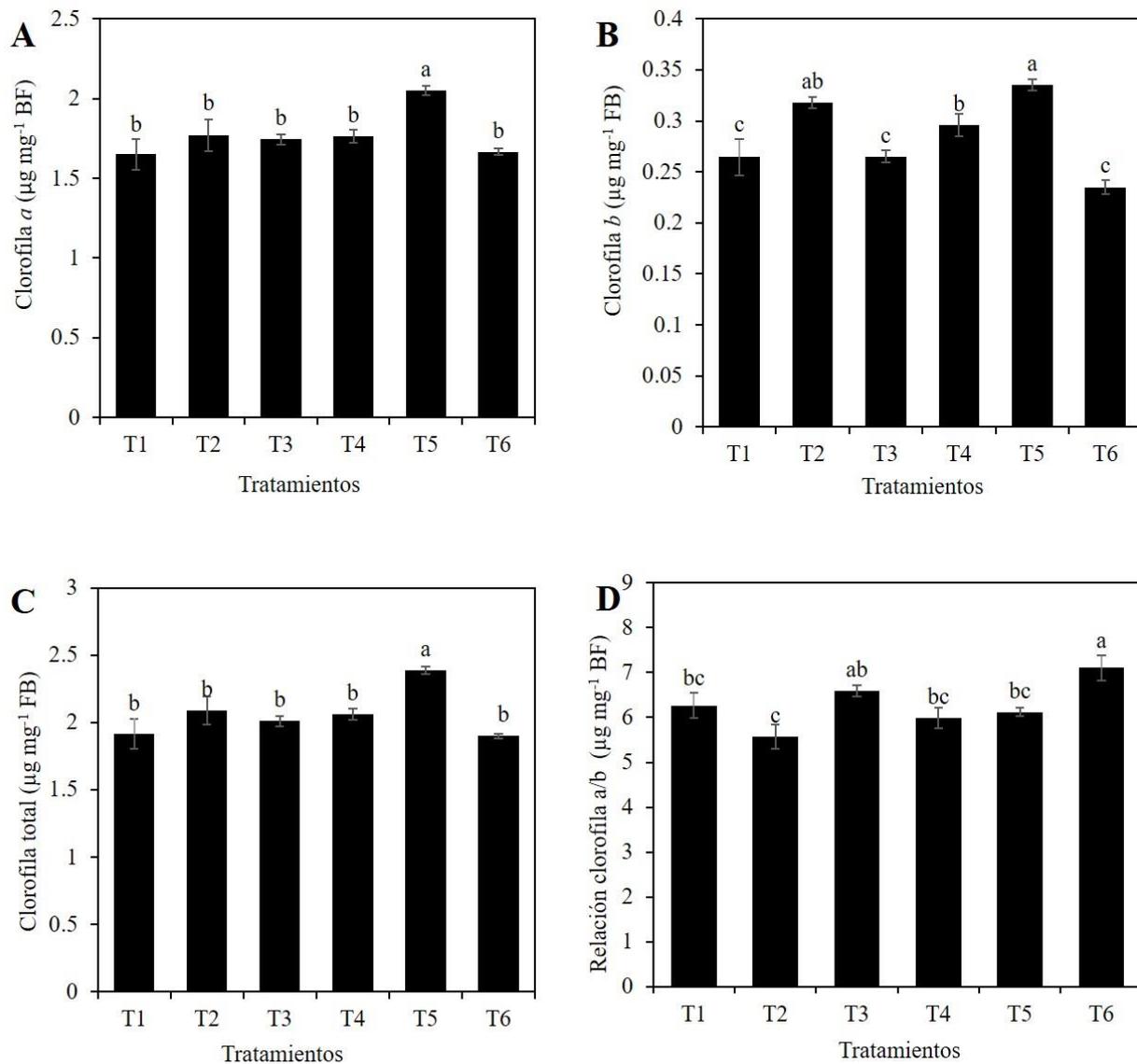


Fig. 5. Concentración de clorofila a (A), b (B), total (C) and relación clorofila a/b de plantas de arroz tratadas con Si and PEG. T1: Testigo; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de clorofila b aumentó de manera significativa en 20.20%, con la adición de 1 mM Si sin PEG, respecto al testigo. Mientras que el tratamiento con solo PEG incrementó la

concentración de clorofila b en 11.82% en comparación con el testigo. Asimismo, plantas tratadas con 1 mM y PEG y Si tuvieron una concentración de clorofila b mayor en 13.36% a la de plantas tratadas solo con PEG; por el contrario, aplicación de 2 mM Si con PEG redujo en 20.60% la clorofila b, respecto a las plantas tratadas únicamente con PEG (**Fig. 5B**).

En cuanto a la concentración de clorofila total, solo hubo aumento significativo respecto al testigo, en el tratamiento 1 mM Si con PEG, mismo que fue del 24.67% (**Fig. 5C**).

La relación clorofila a/b solo fue estadísticamente superior al testigo en el tratamiento 2 mM Si

1.5.3. Concentración de aminoácidos libres y azúcares totales

El tratamiento con 1 y 2 mM Si, incrementó la concentración de aminoácidos libres en vástago solo en ausencia de estrés osmótico, aumentos de 18.7 y 15.4%, respetivamente. Por el contrario, el tratamiento 2 mM Si y PEG redujo en 18.1% la concentración de aminoácidos en vástago, respecto al tratamiento con suministro solo de PEG (**Fig. 6A**). En raíces, solo se observó efecto del tratamiento con 2 mM Si y PEG, mismo que fue negativo, al reducir la concentración de aminoácidos libres en 38% respecto al tratamiento solo con PEG, y en 36.33% respecto al testigo (**Fig. 6A**).

La concentración de azúcares totales en vástago de plantas del tratamiento 1 mM Si y PEG, fue mayor en 47.37 y 69.53%, a la registrada en el testigo y en el tratamiento solo con PEG, respectivamente (**Fig. 6B**). Por otra parte, en raíces la concentración de azúcares fue diferente al testigo solo en los tratamientos 1 mM Si sin PEG y solo PEG; el primero registró una reducción del 35% y el segundo un aumento de 33.8% (**Fig. 6B**).

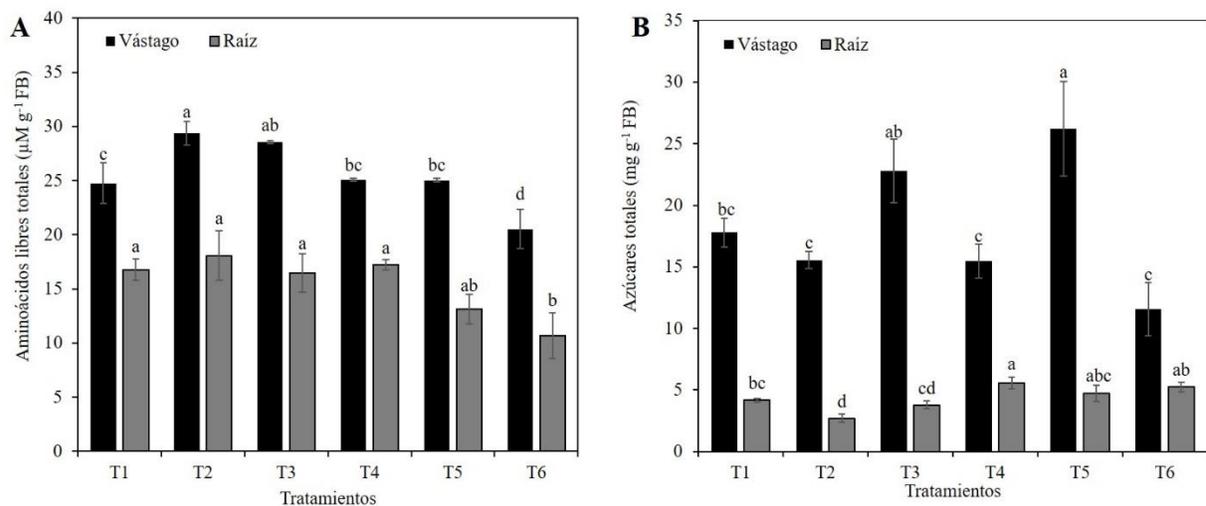


Fig. 6. Concentración de aminoácidos libres totales (A) y azúcares totales (B) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Si y PEG. T1: Testigo; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

1.5.4. Concentración de prolina

La aplicación de PEG en ausencia de Si incrementó la concentración de prolina de vástago en 33.1%, respecto al testigo. Asimismo, la adición de 1 y 2 mM Si bajo estrés osmótico ocasionado por PEG, redujo significativamente la concentración de prolina de vástago en 12.2 y 21.1%, respectivamente, en comparación con el tratamiento con solo PEG (**Fig. 7**). En raíces no hubo efecto de tratamientos en la concentración de prolina (**Fig. 7**).

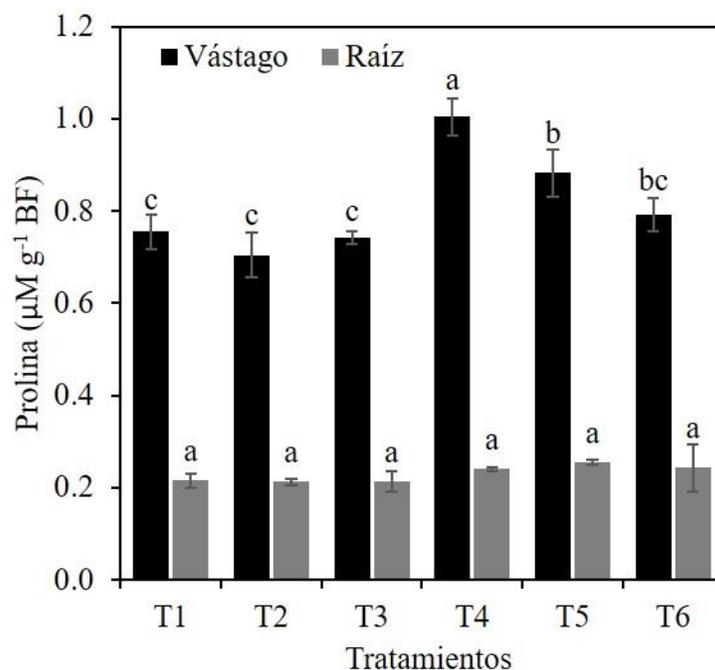


Fig. 7. Concentración de prolina en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Si and PEG. T1: Testigo; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂. Medias ± DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

1.5.5. Concentración de macro y micronutrientos

En vástago, solo las concentraciones de N, P y Ca fueron influenciadas por los tratamientos evaluados. La adición de PEG, independientemente al nivel de Si, redujo significativamente la concentración de N en vástago, en promedio en 26.19%, respecto al testigo. Por el contrario, los tratamientos con solo Si no alteraron la concentración de N. En la concentración de P en vástago, destaca la reducción de 18.6% en el tratamiento con 1 mM Si y PEG con respecto al tratamiento con solo 1 mM Si. Por otra parte, la concentración de Ca en vástago fue superior en 19.7% en el tratamiento 1 mM Si con PEG en comparación con el tratamiento con 2 mM Si sin PEG (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Concentración de macronutrientos en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Si y PEG.

TRA	g kg ⁻¹ de peso materia seca				
	N	P	K	Ca	Mg
Vástago					
T1	35.96 ± 0.92 a	5.46 ± 0.27 ab	21.10 ± 0.65 a	1.36 ± 0.02 ab	3.45 ± 0.11 a
T2	36.75 ± 1.29 a	6.02 ± 0.09 a	22.38 ± 0.93 a	1.52 ± 0.08 ab	3.66 ± 0.10 a
T3	38.59 ± 0.99 a	5.45 ± 0.39 ab	21.47 ± 0.85 a	1.32 ± 0.06 b	3.17 ± 0.21 a
T4	27.48 ± 1.79 b	5.67 ± 0.34 ab	24.05 ± 2.11 a	1.55 ± 0.07 a	3.48 ± 0.27 a
T5	23.45 ± 3.99 b	4.90 ± 0.14 b	22.97 ± 0.95 a	1.58 ± 0.09 a	3.16 ± 0.10 a
T6	28.70 ± 1.59 b	5.31 ± 0.21 ab	24.29 ± 0.92 a	1.53 ± 0.07 ab	3.39 ± 0.14 a
Raíz					
T1	20.04 ± 0.92 a	2.39 ± 0.11 a	17.71 ± 0.53 a	0.97 ± 0.03 a	1.41 ± 0.03 a
T2	16.45 ± 1.36 ab	2.52 ± 0.09 a	15.20 ± 0.95 b	0.96 ± 0.03 a	1.35 ± 0.03 ab
T3	18.90 ± 1.64 ab	2.58 ± 0.09 a	17.22 ± 0.46 a	0.92 ± 0.03 a	1.42 ± 0.04 a
T4	18.03 ± 2.67 ab	2.45 ± 0.13 a	18.34 ± 0.53 a	1.03 ± 0.09 a	1.22 ± 0.02 c
T5	16.63 ± 1.16 ab	2.50 ± 0.09 a	16.57 ± 0.40 ab	1.02 ± 0.02 a	1.28 ± 0.01 bc
T6	14.00 ± 1.48 b	2.41 ± 0.13 a	17.91 ± 0.69 a	1.05 ± 0.04 a	1.26 ± 0.02 bc

Medias ± DE con letras distintas en cada columna por órgano, indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). TRA: Tratamientos; T1: Testigo; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂.

En raíz, la concentración de P y Ca no fue influenciada por los tratamientos evaluados. En el caso de la concentración de N, solo se observó la reducción significativa de 30.14% en el tratamiento 2 mM Si con PEG, respecto al testigo. La concentración de K se redujo significativamente con la

aplicación de 1 mM Si sin PEG, respecto al resto de los tratamientos, con excepción del tratamiento 1 mM Si y PEG con el que no tuvo diferencia estadística. Por otra parte, la concentración de Mg en raíz fue reducida de manera significativa con la aplicación de PEG, tanto en ausencia como en presencia de Si, con una reducción promedio de 11.1% respecto al testigo (**Cuadro 1**).

En cuanto a la concentración de micronutrientes en vástago, los tratamientos evaluados no influenciaron los resultados de Cu y Mn. Por otra parte, las concentraciones de Fe y Zn en vástago incrementaron significativamente con la adición de 1 mM Si sin PEG, en 36.9 y 64.6%, respecto al testigo. En el caso de la concentración de B, el tratamiento 1 mM Si sin PEG tuvo una concentración superior al resto de los tratamientos. Mientras que, la concentración de Si en vástago más alta se tuvo en el tratamiento 2 mM Si con PEG (**Cuadro 2**).

En raíces, los tratamientos no influenciaron las concentraciones de Cu, B y Si. Por otro lado, la concentración de Fe fue superior en casi 2.7 veces en el tratamiento 1 mM Si con PEG, respecto al tratamiento 2 mM Si sin PEG; de la misma manera, el tratamiento 1 mM Si con PEG incrementó la concentración de Mn de manera significativa en comparación con el resto de los tratamientos. Mientras que, el tratamiento con 1 mM Si sin PEG tuvo un incremento en la concentración de Zn en raíces de 30.8%, respecto al tratamiento con solo PEG, que registró el menor valor (**Cuadro 2**).

Cuadro 2. Concentración de micronutrientos y Si en vástago y raíz de planta de tratadas con Si y PEG.

TRA	mg kg ⁻¹ de peso materia seca					
	Fe	Cu	Mn	B	Zn	Si
Vástago						
T1	162.8 ± 13.5 b	3.4 ± 0.1 a	179.8 ± 8.6 a	12.5 ± 1.0 ab	13.7 ± 0.7 b	17.3 ± 0.9 ab
T2	222.8 ± 11.1 a	3.6 ± 0.2 a	200.2 ± 8.0 a	9.4 ± 0.7 b	22.5 ± 1.3 a	12.7 ± 1.2 b
T3	153.4 ± 15.9 b	4.1 ± 0.5 a	179.0 ± 25.2 a	11.5 ± 1.1 ab	12.2 ± 2.6 b	17.4 ± 2.0 ab
T4	136.5 ± 6.6 b	3.2 ± 0.3 a	219.2 ± 30.0 a	13.4 ± 1.4 ab	13.5 ± 1.7 b	18.4 ± 2.0 ab
T5	142.0 ± 7.9 b	3.0 ± 0.1 a	210.8 ± 18.2 a	14.0 ± 2.2 a	15.6 ± 2.4 b	17.5 ± 2.0 ab
T6	133.2 ± 4.1 b	3.7 ± 0.7 a	2.33 ± 26.4 a	9.4 ± 0.9 b	13.4 ± 1.7 b	21.1 ± 2.3 a
Raíz						
T1	717.6 ± 248.0 ab	3.7 ± 0.5 a	34.3 ± 2.3 c	34.3 ± 3.8 a	28.7 ± 1.5 ab	13.6 ± 1.7 a
T2	1044.5 ± 206.3 ab	4.3 ± 0.5 a	25.4 ± 0.8 d	33.6 ± 2.2 a	29.7 ± 2.2 a	20.9 ± 7.2 a
T3	570.3 ± 150.6 b	3.8 ± 0.4 a	28.4 ± 0.7 cd	32.7 ± 2.8 a	27.6 ± 1.2 ab	27.8 ± 6.8 a
T4	909.7 ± 189.4 ab	3.7 ± 0.4 a	46.0 ± 3.5 b	35.0 ± 4.2 a	22.7 ± 0.9 b	20.9 ± 3.5 a
T5	1533.6 ± 427.8 a	4.0 ± 0.4 a	53.8 ± 2.6 a	30.1 ± 3.7 a	27.3 ± 2.1 ab	27.5 ± 6.9 a
T6	1089.7 ± 395.4 ab	4.4 ± 0.4 a	43.7 ± 2.5 b	26.4 ± 1.5 a	27.9 ± 2.9 ab	19.8 ± 4.7 a

Medias ± DE con letras distintas en cada columna por órgano, indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). T1: Control; T2: 1 mM SiO₂; T3: 2 mM SiO₂; T4: PEG 8000 al 10%; T5: PEG 8000 10% + 1 mM SiO₂; T6: PEG 8000 10% + 2 mM SiO₂.

1.6. DISCUSIÓN

Diversos estudios indican que la aplicación de Si mejora el crecimiento de plantas. En tomate (*Solanum lycopersicum*), la adición de Na_2SiO_3 en condiciones de sequía, mejoró la altura de planta en 33%, respecto a las plantas testigo (Cao *et al.*, 2015). No obstante, en esta investigación, los tratamientos de Si no afectaron la altura, ni en condiciones de estrés osmótico como sin él (**Fig. 1A**). Sin embargo, la aplicación de Si incrementó significativamente (hasta en 12%), la longitud de la raíz de plantas bajo estrés osmótico, respecto a las plantas tratadas únicamente con PEG (**Fig. 1B**). Así también, la aplicación de Si, incrementó el volumen de raíz hasta en 29% en plantas sin estrés osmótico respecto al testigo, y hasta 77.38% en plantas bajo estrés osmótico (**Fig. 1C**). En tomate se encontró que la aplicación de 2.5 mM K_2SiO_3 en ausencia de estrés, no modificó la longitud de raíz, mientras que su aplicación en condiciones de estrés osmótico inducido con la aplicación PEG-6000 al 10%, incrementó en más del 50% la longitud de raíz, sin alterar el volumen de raíz (Zhang *et al.*, 2018). En canola (*Brassica napus*), la aplicación de 1.7 mM $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ modificó la expresión de genes de raíz relacionados con la síntesis y degradación de pared celular, así como fitohormonas relacionadas en el crecimiento de la raíz (Haddad *et al.*, 2018). Estos hallazgos son de suma importancia, puesto que raíces con mayor longitud, volumen y grosor, son rasgos importantes en la tolerancia a la sequía (Pandey y Shukla, 2015). Sin embargo, los efectos de Si, fueron más marcados, en condiciones de estrés. Esta misma tendencia se observó en el número de macollos, donde el tratamiento con Si sin estrés no modificó el número de macollos; por el contrario, la aplicación de Si a plantas con estrés osmótico incrementó hasta en 38% el número de macollos, respecto a las plantas tratadas con solo PEG (**Fig. 1D**).

En este estudio, el peso de biomasa fresca de vástago y raíz de plantas bajo estrés osmótico mejoró significativamente con la aplicación de 2 mM Si hasta en 41.8 y 38.9%, respetivamente,

comparado con plantas expuestas a PEG en ausencia de Si. Los incrementos en el peso de biomasa en vástago están relacionados con el efecto del Si en la fotosíntesis, puesto que la mayor parte de la biomasa se obtiene de este proceso (Wang *et al.* 2019). En tomate, el tratamiento con 2.5 mM K_2SiO_3 bajo estrés osmótico incrementó en 50.64% en el peso de biomasa seca, y aumentó la expresión de las proteínas plastocianina y ferredoxina, mejorando la actividad fotosintética (Zhang *et al.*, 2018). Además, se ha reportado que el Si aumenta la actividad del centro de reacción del fotosistema II, la transmisión en la cadena de electrones, la fijación de carbono y el metabolismo del nitrógeno (Hajiboland *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019). Lo anterior es fundamental en condiciones de estrés, puesto que durante la sequía se tiene una reducción importante en la actividad fotosintética (Chen *et al.*, 2018a; Wang *et al.*, 2019). Los efectos positivos del Si en plantas con estrés osmótico no se observaron en las biomásas secas de vástago y raíz de las condiciones experimentales establecidas (**Fig. 2B**).

Conforme la sequía incrementa, el potencial hídrico de la planta disminuye. No obstante, la variación diurna del potencial hídrico puede ser reducida si la transpiración es suprimida mediante el cierre estomático, lo cual repercute negativamente en la fijación de CO_2 (Chen *et al.*, 2018a). Bajo esta circunstancia, la aplicación de Si presenta beneficios al reducir la transpiración (Amin *et al.*, 2018), mejorar la conductancia hidráulica de la raíz, aumentar la expresión de las proteínas acuaporinas, así como la concentración de K en el xilema (Chen *et al.*, 2018a). En esta investigación el tratamiento con PEG redujo significativamente el 31.3% el contenido de agua en vástago respecto al testigo; por el contrario, el tratamiento con 1 mM Si y PEG, incrementó en vástago el contenido de agua en 89.1%, respecto a las plantas tratadas únicamente con PEG (**Fig. 3A**). Por otra parte, el contenido de agua en raíz aumentó en plantas bajo estrés osmótico tratadas con 1 mM Si en 29.2%, en comparación con plantas con solo estrés osmótico (**Fig. 3B**).

En condiciones de estrés hídrico, una mejora en la absorción de agua se logra aumentando la proporción raíz/vástago (Chen *et al.*, 2018a). En esta investigación la aplicación de Si a plantas sin estrés osmótico redujo en 14.51% la relación vástago/raíz de biomásas frescas; mientras que, en plantas con estrés osmótico el Si redujo hasta 17.91% esta variable (**Fig. 4A**). Por otra parte, la relación vástago/raíz de biomásas secas disminuyó significativamente en 24.53% en plantas con estrés osmótico tratadas con 1 mM Si, respecto a las plantas tratadas únicamente con PEG (**Fig. 4B**). Lo cual se debe a una mayor distribución de biomasa en la raíz respecto al vástago, y por tanto en el reparto de carbohidratos, asociado a la actividad de enzimas involucradas en la conversión de sacarosa (Wind *et al.*, 2010). En este contexto, se ha reportado que el crecimiento de raíz de plantas de arroz bajo estrés osmótico, se correlaciona de manera positiva con la actividad de la enzima sacarosa-fosfato sintasa en vástago y la actividad de la enzima invertasa alcalina en la raíz (Xu *et al.*, 2015). Coincidentemente, se ha informado que la adición de 2 mM Si Na₂SiO₃ a plantas de arroz cv. MTU1010 en condiciones de estrés salino, simulado con la aplicación de 25 mM NaCl, incrementó significativamente la actividad de la enzima sacarosa-fosfato sintasa en vástago (Das *et al.*, 2016); así también, la adición de Na₂SiO₃ a plantas de pepino (*Cucumis sativus* L.), en condiciones de estrés salino incrementó la concentración de almidón y sacarosa en raíces. La clorofila es el principal pigmento de suma importancia en la fotosíntesis, y en condiciones de sequía es severamente afectado. En plantas que experimentan estrés por sequía, la aplicación de Si ha mejorado la estabilidad de la membrana del tilacoide, y el rendimiento de la fotosíntesis, además de aumentar la capacidad antioxidante, y reducir el daño oxidativo (Zhang *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019). En esta investigación, bajo estrés osmótico la aplicación de 1 mM Si incrementó significativamente la concentración de clorofila *a* (**Fig. 5A**), *b* (**Fig. 5B**), total (**Fig. 5C**), mientras que la adición de 2 mM Si bajo condición de estrés, incrementó significativamente la relación

clorofila *a/b* (**Fig. 5D**). En plantas de tomate expuestas a estrés osmótico, la aplicación de 2.5 mM K_2SiO_3 aumentó significativamente la concentración de clorofilas *a* y *b*, así como la de carotenoides; mientras que la adición de Si, en plantas no estresadas, no modificó la concentración de clorofila *a*, *b* y carotenoides no fue afectada significativamente (Zhang *et al.*, 2018). En arroz bajo estrés osmótico, el tratamiento con 0.5 mM $Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$ incrementó las concentraciones de clorofila *a* y *b* en más del 50%, respecto a plantas no tratadas con Si (Wang *et al.*, 2019).

El Si puede modificar el transporte de agua, al ajustar el potencial osmótico de las células, mediante una mayor acumulación de osmolitos, entre ellos aminoácidos como prolina y de azúcares, lo cual mejora la turgencia celular y la absorción de agua (Pandey y Shukla, 2015; Coskun *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018a), y aumenta la tolerancia de las plantas a las condiciones de estrés (Maghsoudi *et al.*, 2018). En este estudio la concentración de aminoácidos libres totales en vástago fue incrementada con la adición de Si solo en los tratamientos sin estrés osmótico; por el contrario, el tratamiento 2 mM Si en presencia de estrés osmótico redujo la concentración de aminoácidos en vástagos en 18.1%, respecto al tratamiento con PEG (**Fig. 6A**). En raíces, se observa también que, bajo estrés osmótico, 2 mM Si reduce la concentración de aminoácidos libres; esta reducción es del 73.33% respecto a plantas bajo estrés osmótico y sin Si (**Fig. 6B**).

La prolina, tiene un rol de suma importancia durante el estrés por sequía, puesto que es una molécula antioxidante, y participa en la señalización celular; además, bajo condiciones de estrés incrementa la capacidad antioxidante de la planta (Pandey y Shukla, 2015). En esta investigación, la concentración de prolina en vástagos no se modificó con la adición de Si a plantas sin estrés osmótico; mientras que, bajo estrés osmótico se observaron incrementos en prolina, pero éstos se relacionaron de manera negativa con la concentración de Si suministrada. En el tratamiento con

solo PEG se incrementó la prolina en vástago en 33.11% respecto al testigo; con 2 mM Si bajo estrés, solo se incrementó en 4.97% pero no fue estadísticamente diferente al testigo (**Fig. 7**).

La sequía genera un impacto negativo en el metabolismo del agua, afectando el transporte, la accesibilidad y absorción de los nutrimentos esenciales, al modificar su absorción, transporte y distribución, lo cual interfiere en procesos fisiológicos y bioquímicos, lo que reduce crecimiento, desarrollo y rendimiento (Maghsoudi *et al.*, 2018; Akram *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2019). En esta investigación el tratamiento con PEG redujo la concentración de N en vástago y la concentración de Mg raíz. La sequía disminuye la actividad de las enzimas involucradas en el metabolismo del N, como es la enzima nitrato reductasa (Chen *et al.*, 2018b), así como la expresión de genes transportadores de nitrato de alta afinidad como *NAR2.1*, *NRT2.1* y *NRT2.2* en hojas y raíces de plantas de arroz (Cao *et al.*, 2018). Además, durante la sequía se estimula la acumulación de N en raíz y disminuye la absorción de N, lo que genera la reducción en la concentración de N en hojas (Gonzalez-Dugo *et al.*, 2012). Así mismo, en condiciones de estrés por sequía se privilegia el transporte de Mg a parte aérea como una estrategia para evitar la disminución de la actividad fotosintética (Farhat *et al.*, 2016).

El Si puede modificar el estatus nutrimental, lo cual puede deberse a su efecto en la transpiración, conductancia hidráulica de la raíz, conductancia estomática y el contenido de agua (Liu *et al.*, 2015; Coskun *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018a; Hu *et al.*, 2018). Además, el Si participa en la homeostasis de los nutrimentos esenciales en condiciones de estrés como es la deficiencia o toxicidad de nutrimentos (Li *et al.*, 2015; Ali *et al.*, 2016; Anwaar *et al.*, 2016). En esta investigación, la concentración de los macronutrimentos K y Ca en vástago y los macronutrimentos P y Ca en raíz no se modificaron con los tratamientos evaluados (**Cuadro 1**). En cebada crecida bajo estrés osmótico inducido por PEG, la aplicación de Si tampoco afectó la

concentración de P en las condiciones evaluadas (Maillard *et al.*, 2018), lo cual coincide con nuestro estudio. En contraste, la adición de 1 mM H₄SiO₄ a plantas de arroz disminuyó significativamente la concentración de P en vástago y raíz, así como la tasa de absorción de P, y redujo la expresión del transportador de fosfato OsPT6 (Hu *et al.*, 2018).

Respecto a la concentración de micronutrientos (**Cuadro 2**), la adición de 1 mM Si incrementó significativamente la concentración de Fe en vástago en ausencia de estrés osmótico, sin mostrar efectos en la concentración en raíz; lo cual puede deberse al efecto de Si en la adquisición de Fe desde las raíces hacia la parte aérea y el aumento en la reserva apoplástica de Fe en las raíces (Pavlovic *et al.*, 2013). De manera coincidente, la adición de Si a plantas de *Valerianella locusta* en condiciones de suficiencia de Fe, mejoró la adquisición de Fe por la raíz (Gottardi *et al.*, 2012). Así también, en ausencia de estrés osmótico la adición de 1 Mm Si redujo la concentración de Mn en raíz, mientras que en condiciones de estrés osmótico aumentó la concentración de este elemento. En otros estudios, se reporta que la adición de 1 mM Si a partir de ácido silícico a plantas de arroz redujo significativamente la concentración de Mn en vástago, sin mostrar efectos significativos en raíz, lo cual puede deberse al efecto de Si en la regulación de gen *OsNramp5*, así como en la formación de complejos Mn-Si en el citosol de la raíz (Che *et al.*, 2016). Respecto al B, la menor concentración en vástago se obtuvo con el tratamiento 1 mM Si en ausencia estrés, sin mostrar efectos significativos en raíz. En avena (*Avena sativa*), la aplicación de Si disminuyó la concentración de B (Inal *et al.*, 2009). En esta investigación, la concentración de Zn en vástago incrementó con la aplicación de 1 mM en ausencia de estrés, sin mostrar efectos en raíz. Resultados similares se obtuvieron con aplicación Si durante la etapa de floración en plantas de fresa cuya aplicación aumentó en 30.15% la concentración de Zn (Hajiboland *et al.* 2018).

Con el fin de evaluar el efecto de la concentración de Si en vástago y raíz en relación al resto de las variables evaluadas en esta investigación, se realizó un análisis de correlación. Se encontró una correlación negativa entre la concentración de Si en vástago y la concentración de aminoácidos totales en vástago, azúcares totales en raíz, concentración de N y Fe en vástago, y una correlación positiva entre la concentración de Si y la concentración de Mn en vástago. Donde dichas correlaciones, están relacionadas con el efecto de Si en la modulación del metabolismo de arroz, como es la modificación del crecimiento entre vástago y raíz en condiciones de estrés osmótico, lo cual involucra cambios y alteraciones en la concentración de biomoléculas y nutrientes, así como modificaciones en las actividades enzimáticas.

1.7. CONCLUSIÓN

La adición de Si en ausencia y presencia de PEG, modificó el crecimiento y la concentración de biomoléculas y nutrientes. La adición de Si en ausencia de estrés por PEG incrementó el peso de biomasa fresca y seca de raíz, así como la concentración de clorofilas y azúcares, además de reducir la relación vástago raíz, la concentración de aminoácidos en vástago y raíz, aunque no modificó la altura de planta, número de macollos, peso de biomasa fresca de vástago, contenido de agua en raíz ni prolina en raíz. Por otro lado, la adición de Si en condiciones de estrés osmótico incrementó número de macollos, peso de biomasa fresca y seca de vástago y raíz, así como contenido de agua en vástago, concentración de clorofila b, total y la relación a/b, concentración de aminoácidos y prolina en vástago; en tanto que redujo la relación vástago/raíz y la concentración de amoníaco en vástago. El Si tiene diferentes respuestas dependiendo de la situación o estado de la planta.

1.8. LITERATURA CITADA

- Akram R, Fahad S, Masood N, Rasool A, Ijaz M, Ihsan M Z, Kaleem S. 2019. Plant Growth and Morphological Changes in Rice Under Abiotic Stress. In *Advances in Rice Research for Abiotic Stress Tolerance* pp. 69-85. Woodhead Publishing.
- Ali S, Rizwan M, Ullah N, Bharwana S A, Waseem M, Farooq M A, Abbasi G H, Farid M. 2016. Physiological and biochemical mechanisms of silicon-induced copper stress tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Acta Physiol Plant*, 38(11): 262. doi: 10.1007/s11738-016-2279-3
- Amin M, Ahmad R, Ali A, Hussain I, Mahmood R, Aslam M, Lee D J. 2018. Influence of silicon fertilization on maize performance under limited water supply. *Silicon*, 10: 177-183. doi: 10.1007/s12633-015-9372-x
- Anwaar S A, Ali S, Ali S, Ishaque W, Farid M, Farooq M A, Najeeb U, Abbas F, Sharif M. 2015. Silicon (Si) alleviates cotton (*Gossypium hirsutum* L.) from zinc (Zn) toxicity stress by limiting Zn uptake and oxidative damage. *Environ Sci Pollut Res*, 22: 3441-3450. doi: 10.1007 / s11356-014-3938-9
- Bates L S, Waldren R P, Teare I D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39: 205-207. doi: 10.1007/BF00018060
- Cao B L, Ma Q, Zhao Q, Wang L, Xu K. 2015. Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxidant enzymes and ultrastructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. *Sci Hortic*, 194: 53-62. doi: 10.1016/j.scienta.2015.07.037
- Cao X, Zhong C, Zhu C, Zhu L, Zhang J, Wu L, Jin Q. 2018. Ammonium uptake and metabolism alleviate PEG-induced water stress in rice seedlings. *Plant Phys Biochem*, 132: 128-137. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.08.041
- Che J, Yamaji N, Shao J F, Ma J F, Shen R F. 2016. Silicon decreases both uptake and root-to-shoot translocation of manganese in rice. *J Exp Bot*, 67(5): 1535-1544. doi:10.1093/jxb/erv545
- Chen H, Zhang Q, Lu Z, Xu F. 2018a. Accumulation of ammonium and reactive oxygen mediated drought-induced rice growth inhibition by disturbed nitrogen metabolism and photosynthesis. *Plant Soil*, 431: 107-117. doi: 10.1007/s11104-018-3752-0
- Chen D, Wang S, Yin L, Deng X. 2018b. How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency? *Front Plant Sci*, 9: 281. doi:10.3389/fpls.2018.00281
- Coskun D, Britto D T, Huynh W Q, Kronzucker H J. 2016. The role of silicon in higher plants under salinity and drought stress. *Front Plant Sci*, 7: 1072. doi: 10.3389/fpls.2016.01072
- Das P, Seal P, Biswas A K. 2016. Regulation of growth, antioxidants and sugar metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by NaCl and its reversal by silicon. *Am J Plant Sci*, 7: 623-638. doi: 10.4236/ajps.2016.73055

- Ding L, Lu Z, Gao L, Guo S, Shen Q. 2018. Is nitrogen key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress? *Front Plant Sci*, 9: 1143. doi: 10.3389/fpls.2018.01143
- Famoso A N, Clark R T, Shaff J E, Craft E, McCouch S R, Kochian L V. 2010. Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms. *Plant Physiol*, 153: 1678-1691. doi: 10.1104/pp.110.156794
- FAOSTAT. 2019. FAO statistical databases. Accessed september 2, 2019
Web://www.fao.org/faostat/en/#data/QC
- Farhat N, Elkhouni A, Zorrig W, Smaoui A, Abdelly C, Rabhi M. 2016. Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning. *Acta Physiol Plant*, 38: 145. doi: 10.1007/s11738-016-2165-z
- Gonzalez-Dugo V, Durand J L, Gastal F, Bariac T, Poincheval J. 2012. Restricted root-to-shoot translocation and decreased sink size are responsible for limited nitrogen uptake in three grass species under water deficit. *Environ Exp Bot*, 75: 258-267. doi: 10.1016/j.envexpbot.2011.07.009
- Gottardi S, Iacuzzo F, Tomasi N, Cortella G, Manzocco L, Pinton R, Römheld V, Mimmo T, Scampicchio M, Costa L D, Cesco S. 2012. Beneficial effects of silicon on hydroponically grown corn salad (*Valerianella locusta* (L.) Laterr) plants. *Plant Physiol Biochem*, 56: 14-23. doi: 10.1016/j.plaphy.2012.04.002
- Haddad C, Arkoun M, Jamois F, Schwarzzenberg A, Yvin J C, Etienne P, Lâiné P. 2018. Silicon Promotes Growth of *Brassica napus* L. and Delays Leaf Senescence Induced by Nitrogen Starvation. *Front Plant Sci*, 9: 516. doi: 10.3389/fpls.2018.00516
- Hajiboland R, Moradtalab N, Eshaghi Z, Feizy J. 2018. Effect of silicon supplementation on growth and metabolism of strawberry plants at three developmental stages. *New Zeal J Crop Hort*, 46: 144-161. doi: 10.1080/01140671.2017.1373680
- Harborne J B. 1973. Chlorophyll extraction. In: Harbone JB, ed. *Phytochemical Methods. Recommended Technique*. London: Chapman and Hall, 205–207.
- He C, Ma J, Wang L. 2015. A hemicellulose-bound form of silicon with potential to improve the mechanical properties and regeneration of the cell wall of rice. *New Phytol*, 206: 1051-1062. doi: 10.1111/nph.13282
- Hu A Y, Che J, Shao J F, Yokosho K, Zhao X Q, Shen R F, Ma J F. 2018. Silicon accumulated in the shoots results in down-regulation of phosphorus transporter gene expression and decrease of phosphorus uptake in rice. *Plant Soil*, 423: 317-325. doi: 10.1007/s11104-017-3512-6
- Inal A, Pilbeam D J, Gunes A. 2009. Silicon increases tolerance to boron toxicity and reduces oxidative damage in barley. *J Plant Nutr*, 32: 112-128. doi: 10.1080/01904160802533767

- Jones M M, Turner N C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol*, 61: 122-126.
- Li P, Song A, Li Z, Fan F, Liang Y. 2015. Silicon ameliorates manganese toxicity by regulating both physiological processes and expression of genes associated with photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant soil*, 397: 289-301. doi: 10.1007/s11104-015-2626-y
- Liu P, Yin L, Wang S, Zhang M, Deng X, Zhang, S, Tanaka K. 2015. Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. *Environ Exp Bot*, 111: 42-51.
- Maghsoudi K, Emam Y, Niazi A, Pessarakli M, Arvin M J. 2018. P5CS expression level and proline accumulation in the sensitive and tolerant wheat cultivars under control and drought stress conditions in the presence/absence of silicon and salicylic acid. *J Plant Interact*, 13: 461-471. doi: 0.1080/17429145.2018.1506516
- Maillard A, Ali N, Schwarzenberg A, Jamois F, Yvin J C, Hosseini S A. 2018. Silicon transcriptionally regulates sulfur and ABA metabolism and delays leaf senescence in barley under combined sulfur deficiency and osmotic stress. *Environ Exp Bot*, 155: 394-410. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.07.026
- Ming D F, Pei Z F, Naeem M S, Gong H J, Zhou W J. 2012. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *J Agron Crop Sci*, 198(1): 14-26.
- Moore S, Stein W H. 1948. Photometric ninhydrin method for use in the chromatography of amino acids. *J Biol Chem*, 176: 367-388.
- Morris D L. 1948. Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood's anthrone reagent. *Science*, 107: 254-255.
- Nuruzzaman M, Sharoni A M, Kikuchi S. 2013. Roles of NAC transcription factors in the regulation of biotic and abiotic stress responses in plants. *Front in Microbiol*, 4: 248. doi: 10.3389/fmicb.2013.00248
- Pandey V, Shukla A. 2015. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. *Rice Science*, 22: 147-161.
- Pavlovic J, Samardzic J, Maksimovic V. 2013. Silicon alleviates iron deficiency in cucumber by promoting mobilization of iron in the root apoplast. *New Phytol*, 198: 1096–1107. doi: 10.1111/nph.12213
- Rachmawati D, Amalia F. 2018. Physiological responses of rice (*Oryza sativa* L. 'Situ Bagendit') to varying water stress and soil type. In Proceeding of the 2nd International Conference on Tropical Agriculture (pp. 151-157). Springer, Cham.
- Seck P A, Diagne A, Mohanty S, Wopereis M C. 2012. Crops that feed the world 7: Rice. *J Food Secur*, 4: 7-24.

- Sonobe K, Hattori T, An P, Tsuji W, Eneji A E, Kobayashi S, Kawamura Y, Tanaka k, Inanaga S. 2010. Effect of silicon application on sorghum root responses to water stress. *J Plant Nutr* 34(1): 71-82.
- Wang Y, Zhang B, Jiang D, Chen G. 2019. Silicon improves photosynthetic performance by optimizing thylakoid membrane protein components in rice under drought stress. *Environ Exp Bot*, 158: 117-124.
- Wind J, Smeekens S, Hanson J. 2010. Sucrose: metabolite and signaling molecule. *Phytochemistry*, 71:1610-14.
- Xu W, Cui K, Xu A, Nie L, Huang J, Peng S. 2015. Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. *Acta Physiol Plant*, 37(2): 9.
- Yoshida S, Forno D A, Cock J H. 1971. Laboratory manual for physiological studies of rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- Zhang Y, Yu S H I, Gong H J, Zhao H L, Li H L, Hu Y H, Wang Y C. 2018. Beneficial effects of silicon on photosynthesis of tomato seedlings under water stress. *J Integr Agr*, 17:2151-2159.

CAPÍTULO 2. CERIO MODIFICA EL CRECIMIENTO, LA CONCENTRACIÓN BIOMOLÉCULAS Y NUTRIMENTOS EN PLANTAS DE ARROZ, EN CONDICIONES CONVENCIONALES Y BAJO ESTRÉS OSMÓTICO.

2.1. RESUMEN

El cerio (Ce) es un metal del grupo de las tierras raras, y su aplicación a plantas ha mostrado mejoras en el crecimiento vegetal. Sin embargo, pocos son los estudios que comparen el efecto de Ce en condiciones normales y bajo estrés osmótico. El objetivo de esta investigación fue evaluar la aplicación de 0, 25, 50 μM CeCl_3 a plantas de arroz (*Oryza sativa*) cv. Morelos A-98, crecidas en condiciones normales y bajo estrés osmótico, inducido con la aplicación de 10% PEG 8000. El Ce en ambas condiciones de estudio, incrementó el volumen de raíz, número de macollos, peso de biomasa fresca de vástago, concentración de clorofila *a*, *b* y total, así como la concentración de P y Ce en raíz, y redujo la longitud de raíz. Su aplicación en condiciones normales (-PEG), aumentó la relación clorofila *a/b*, la concentración de Ce y aminoácidos en vástago, el contenido de agua en vástago, y redujo la concentración de azúcares totales y K en raíz. Bajo estrés osmótico (+PEG), el Ce aumentó el peso de biomasa fresca de raíz, biomasa seca de vástago y raíz, la concentración de prolina en vástago, redujo la relación vástago/raíz, la concentración de Mg en raíz, y la de N en vástago y raíz. En contraste, el Ce en condiciones normales (-PEG), redujo la concentración de aminoácidos y prolina en raíz, y azúcares en vástago, mientras que su aplicación bajo estrés osmótico (+PEG), incrementó significativamente la concentración de estas biomoléculas. El Ce modifica el crecimiento, la concentración de biomoléculas y nutrientes en función del estado de la planta y reduce los efectos negativos del estrés osmótico.

Palabras clave: Bioestimulación, concentración nutrimental, metabolitos, tierras raras.

2.2. ABSTRACT

Cerium (Ce) is a metal from the rare earth group, and its application to plants has shown improvements in plant growth. However, few are the studies that compare the effect of Ce under normal conditions and under osmotic stress. The objective of this research was to evaluate the application of 0, 25, 50 μM CeCl_3 to rice plants (*Oryza sativa*) cv. Morelos A-98, grown under normal conditions and under osmotic stress, induced with the application of 10% PEG 8000. The Ce in both study conditions, increased root volume, number of tillers, weight of fresh stem biomass, concentration of chlorophyll a, b and total, as well as the concentration of P and Ce in the root, and reduced the root length. Its application under normal conditions (-PEG) increased the chlorophyll *a/b* ratio, the concentration of Ce and amino acids in the stem, the water content in the stem, and reduced the concentration of total sugars and K in the root. Under osmotic stress (+PEG), Ce increased the weight of fresh root biomass, dry shoot and root biomass, the concentration of proline in the shoot, reduced the shoot/root ratio, the concentration of Mg in the root, and that of N in stem and root. In contrast, Ce under normal conditions (-PEG), reduced the concentration of amino acids and proline in the root, and sugars in the stem, while its application under osmotic stress (+ PEG), significantly increased the concentration of these biomolecules. Ce modifies growth, the concentration of biomolecules and nutrients depending on the state of the plant and reduces the negative effects of osmotic stress.

Keywords: Biostimulation, nutrient concentration, metabolites, rare earths.

2.3. INTRODUCCIÓN

El arroz (*Oryza sativa*) es un cultivo de suma importancia, al ser el alimento básico para más de la mitad de la población mundial, fuente de minerales, vitaminas y compuestos bioactivos (Seck *et al.*, 2012; Sen *et al.*, 2020). De acuerdo con el Sistema de Información del Mercado Agrícola (AMIS, por sus siglas en inglés), para el año 2020/2021 la producción mundial de arroz fue 756 Pg, en una superficie de 161 millones de hectáreas. Sin embargo, debido al aumento de la población será necesario incrementar la producción de este grano para satisfacer la demanda. Aunado a esto, el cultivo de arroz es vulnerable a los efectos del cambio climático, principalmente a la sequía, debido a los altos requerimientos de agua durante su ciclo de vida (Pande y Shukla, 2015). En este contexto, es necesaria la búsqueda de alternativas que permitan mejorar la producción de arroz, así como su tolerancia a factores de estrés, en este sentido la nutrición vegetal es de suma importancia.

El cerio (Ce), es un metal que pertenece al grupo de las tierras raras, grupo constituido por los elementos escandio (Sc), lantano (La), praseodimio (Pr), neodimio (Nd), prometio (Pm), samario (Sm), europio (Eu), gadolinio (Gd), terbio (Tb), disprosio (Dy), holmio (Ho), erbio (Er), tulio (Tm), iterbio (Yb), lutecio (Lu), e itrio (Y), que poseen características bioquímicas muy similares (Kabata-Pendias y Pendias, 1984). El Ce es el elemento más abundante de este grupo (Kilbourn, 2010). Su aplicación ha mostrado mejoras en el metabolismo de arroz (Liu *et al.*, 2012), caupí (*Vigna unguiculata*) (Shyam y Aery, 2012) y maíz (*Zea mays*) (Hu *et al.*, 2018); asimismo, aumenta el peso de biomasa en espinaca (*Spinacia oleracea*) (Chao *et al.*, 2009; Yin *et al.*, 2009; Ze *et al.*, 2009) y maíz (Gong *et al.*, 2011a; Hu *et al.*, 2018). El Ce incrementa la actividad de las enzimas ascorbato peroxidasa (APX), catalasa (CAT), superóxido dismutasa (SOD), la concentración de glutatión reducido (GSH), y reduce la concentración de malondialdehído (MDA),

superóxido (O_2^-) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2) (Chao *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2016; Hong *et al.*, 2017). Además, la aplicación de Ce redujo los efectos negativos de la deficiencia de Ca en la actividad fotosintética, al incrementar las tasas de fosforilación cíclica y no cíclica en plantas de espinaca así como la de tasa transporte de electrones en espinaca (Huang *et al.*, 2008), y maíz (Zhou *et al.*, 2011a), mejorar la tasa de evolución del oxígeno (Huang *et al.*, 2008; Yin *et al.*, 2009; Zhou *et al.*, 2011b; Zhao *et al.*, 2012); incrementar la actividad de la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBisCO) en plantas de maíz (Gong *et al.*, 2011a) y espinaca (Huang *et al.*, 2008; Chao *et al.*, 2009), y la de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPCasa) en maíz (Zhao *et al.*, 2012), e incrementar la concentración de pigmentos sintéticos como es la clorofila *a* y *b*. Sin embargo, pocos son los estudios sobre el efecto de la aplicación de Ce en condiciones normales y bajo estrés osmótico. En este contexto, el objetivo de esta investigación fue evaluar las respuestas de la aplicación de Ce en el crecimiento de vegetativo, concentración de biomoléculas y nutrimentos en plantas de arroz cv. Morelos A-98, crecidas tanto en condiciones normales como bajo estrés osmótico inducido con la aplicación de polietilenglicol (PEG).

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Material vegetal

Semillas de arroz (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) cv. Morelos A-98, obtenidas del Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado en la Estación Experimental de Zacatepec, Morelos, México (18° 39' NL, 99° 12' WL, 910 msnm), se utilizaron en esta investigación. Estas semillas se desinfectaron mediante su inmersión en etanol al 70% durante 10 min, en seguida las semillas se enjuagaron con agua destilada, y posteriormente se colocaron en una solución con hipoclorito de sodio (NaClO) al 5% y Tween 20 (Hycel, Zapopan, México) al 0.1% durante 1 h.

2.4.2. Condiciones de crecimiento y tratamientos

Las semillas previamente desinfectadas se depositaron en frascos de vidrio con 60 mL de medio MS (Sigma-Aldrich; Steinheim, Alemania) suplementado con 3% (w/v) de sacarosa (J. T. Baker, Center Valley, PE, USA) y solidificado con 0.8% de agar (Merck KGaA; Darmstadt, Alemania). En seguida, los frascos se colocaron en oscuridad a 28 °C por 3 d, después fueron expuestos a luz natural por 11 d. A los 12 d de edad se transfirieron a un sistema hidropónico en condiciones de invernadero a una temperatura promedio de 23 °C/16 °C (día/noche), humedad relativa de 57% con 16 h luz a $145 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 8 h oscuridad. Para lo cual las plantas se colocaron en recipientes con capacidad para 14 L con solución nutritiva Magnavaca modificada por [Famoso *et al.* \(2010\)](#) (1 mM KCl, 1.5 mM NH_4NO_3 , 1 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 45 μM KH_2PO_4 , 200 μM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 500 μM $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 155 μM $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 11.8 μM $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 33 μM H_3BO_3 , 3 μM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.8 μM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 1 μM $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ y 77 μM Fe-EDTA). Siete días después del trasplante, la solución Magnavaca se reemplazó por solución Yoshida ([Yoshida, 1976](#)) (1.43 mM NH_4NO_3 , 1.00 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 1.64 mM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 1.32 mM K_2SO_4 , 320 μM NaH_2PO_4 , 100 μM Fe-EDTA, 7.99 μM $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.15 μM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.15 μM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.08 μM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ y 1.39 μM H_3BO_3). Transcurridos 14 días después del trasplante (plantas de 26 d), los tratamientos se agregaron junto con la solución nutritiva, consistiendo en 0, 25, 50 μM CeCl_3 . A los 28 d del inicio de los tratamientos la mitad de las plantas de cada tratamiento con CeCl_3 se sometieron a estrés osmótico por 7 d con la adición de 10% PEG 8000 (PEG) manteniendo el nivel de CeCl_3 ; mientras que la otra parte de las plantas solo se continuó tratando con CeCl_3 también por 7 d. A partir de la adición de tratamientos con CeCl_3 , la solución nutritiva se reemplazó completamente cada siete días y cada tercer día se repuso el agua consumida por la planta. El pH de la solución se ajustó a 5.5 utilizando H_2SO_4 o NaOH 1 N. Los potenciales

osmóticos de los tratamientos evaluados fueron las siguientes: T1: Testigo (-0.09 MPa), T2: 25 μM CeCl_3 (-0.09 MPa), T3: 50 μM CeCl_3 (-0.10 MPa), T4: PEG (-0.18 MPa), T5: 25 μM CeCl_3 + PEG (-0.19 MPa), T6: 50 μM CeCl_3 + PEG (-0.19 MPa).

2.4.3. Contenido de agua y relación vástago/raíz

Las plantas se separaron en vástago y raíz, después se secaron en una estufa de aire forzado (HCF-125, Riossa, Mexico) a 72 °C por 72 h y se determinó el peso de la biomasa seca. Posteriormente con los datos de peso de biomasa fresca y seca se calculó la relación vástago/raíz, así como el contenido de agua en ambos órganos, con la siguiente fórmula (Jones y Turner 1978; Ming *et al.*, 2012).

$$\text{Contenido total de agua} = \frac{(\text{Peso fresco} - \text{peso seco})}{\text{peso seco}}$$

2.4.4. Concentración de clorofilas y aminoácidos totales

Se pesaron 60 mg de cada muestra y se realizó una triple extracción etanólica (80, 80 y 50%). En cada extracción etanólica, las muestras fueron incubadas en baño María a 80 °C durante 20 min y centrifugadas a 14 000 rpm durante 5 min. Los sobrenadantes de cada extracción se recuperaron, mezclaron y se utilizaron para la determinación de clorofilas y aminoácidos. Finalmente, la concentración de clorofilas *a* y *b* se determinó en vástago, leyendo los extractos a 635 y 645 nm en un espectrofotómetro (Jenway 6715; Staffordshire, UK), y se calculó la concentración de clorofila total, así como la relación clorofila *a/b* (Harborne, 1973).

Posteriormente, del sobrenadante obtenido en la extracción de clorofilas, se determinó la concentración de aminoácidos libres totales en vástago y raíz, utilizando el método de ninhidrina (Moore y Stein, 1954), y las muestras se analizaron a 570 nm. Se empleó L-leucina (Sigma-Aldrich; Steinheim, Germany) para la elaboración de la curva estándar.

2.4.5. Concentración de azúcares totales

La determinación de azúcares totales se realizó en vástago y raíz, para lo cual se pesaron 500 mg de tejido previamente macerado en nitrógeno líquido. Posteriormente se realizó la extracción con 50 mL de etanol (80%), en una plancha caliente a ebullición constante con agitación ocasional. El sobrenadante obtenido se filtró y aforó a 20 mL, del cual se tomó 1 mL del extracto y se le agregaron 5 mL de antrona al 0.4% (w/v) en H₂SO₄ concentrado (Merck; Darmstadt, Germany). Después, las muestras se incubaron en baño María a 95 °C durante 15 min, al finalizar este tiempo las muestras se colocaron en hielo para finalizar la reacción. La cuantificación se realizó una curva estándar usando glucosa (Sigma-Aldrich; Saint Louis, MO, USA) y se midió a una absorbancia de 600 nm (Bailey, 1958).

2.4.6. Concentración de prolina

Se maceraron 0.5 g de vástago y 1 g de raíz con ácido sulfosalicílico (3%, w/v) y se filtró la muestra (papel filtro No. 4). Después se mezclaron 2 mL del extracto obtenido, 2 mL de ninhidrina ácida y 2 mL de ácido acético glacial concentrado. En seguida se incubó en baño maría a 100 °C durante 60 min. Inmediatamente después, las muestras fueron colocadas en hielo y se agregó 4 mL de tolueno (J. T. Baker; Xalostoc, Estado de México, México), se agitaron y se registró la absorbancia a 520 nm. La concentración de prolina se determinó mediante una curva estándar usando L-prolina (Bates *et al.*, 1973).

2.4.7. Análisis nutrimental

Tejido seco de vástago y raíz se molió finamente, para después tomar 0.25 g del tejido y someterlo a digestión húmeda con una mezcla de H₂SO₄:HClO₄ (2:1, v:v) por 2 h a 390 °C. Posteriormente la muestra se filtró y aforó a 25 mL con agua desionizada. Del extracto resultante se determinaron las concentraciones de P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Mn, B, Zn, y Ce, mediante espectroscopia de emisión

óptica de inducción con plasma acoplado (ICP-OES, Agilent 725-OES; Mulgrave, Australia); y la concentración de N, se determinó por el método micro Kjeldahl.

2.4.8. Análisis estadístico

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar y se realizó análisis de varianza y prueba de comparación de medias de Duncan, con un nivel de significancia de 0.05, utilizando el paquete estadístico SAS 9.4.

2.5. RESULTADOS

2.5.1. Variables de crecimiento

Los tratamientos evaluados no tuvieron efecto en la altura de planta (**Figura 1A**). La adición de 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T3), y la aplicación de 25 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5), incrementó el número de macollos en 26.76 y 36.62%, respecto al testigo (**Figura1B**).

La aplicación de 25 y 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2 y T3), y el tratamiento con PEG sin Ce (-Ce) (T4), así como el tratamiento con 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T6), redujeron significativamente la longitud de raíz en 11.52, 9.49, 15.15 y 11.31% en relación al testigo (**Figura 1C**).

La aplicación de 50 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T3), 25 y 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5 y T6), y con PEG y sin Ce (-Ce) (T4), incrementaron significativamente el volumen de raíz en 34.52, 72.62, 21.43 y 33.33%, respecto al tratamiento testigo, en tanto que la concentración 25 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T2), no modificó el volumen de raíz (**Figura 1D**).

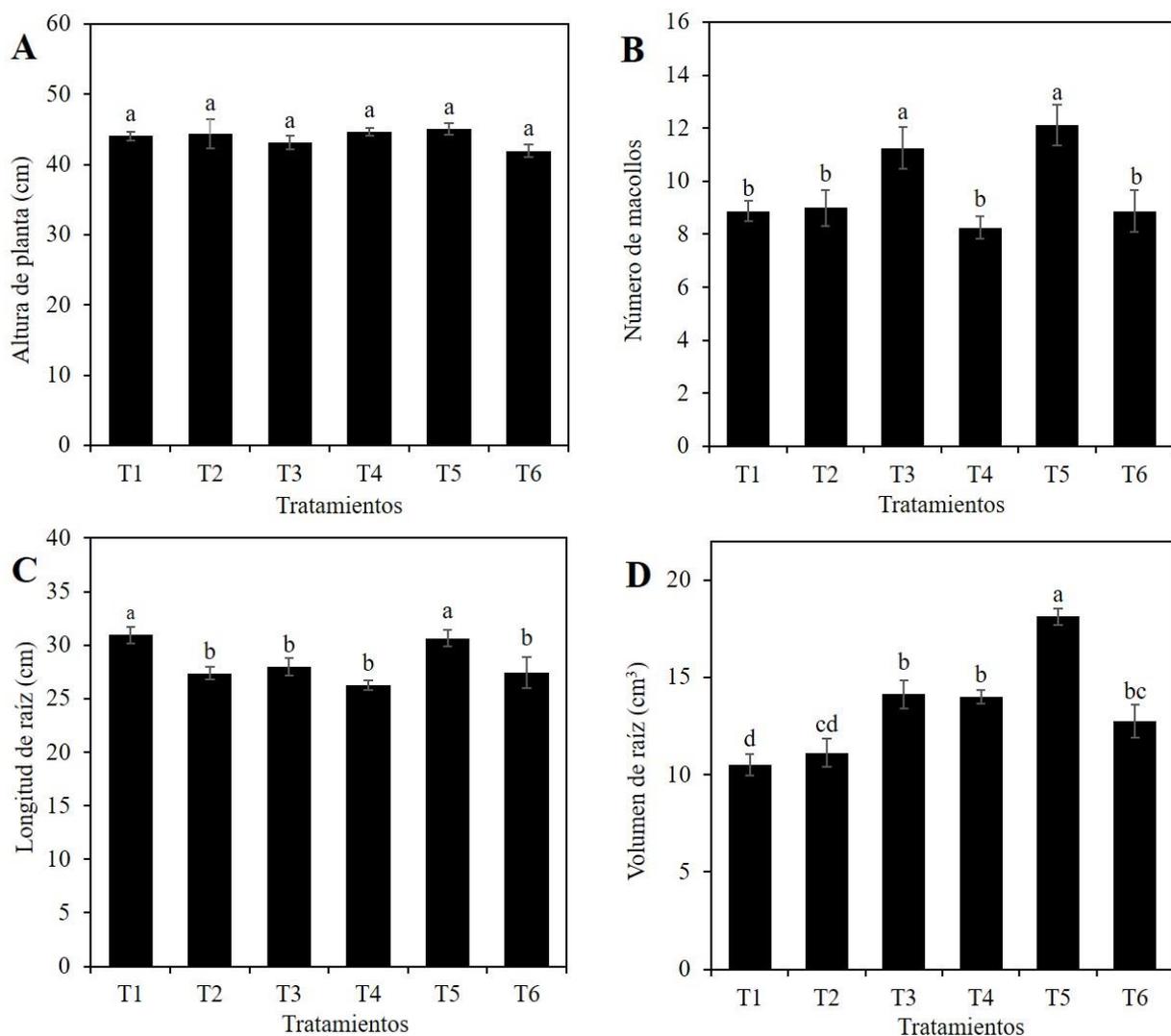


Figura 1. Altura de planta (A), número de macollos (B), longitud de raíz (C) y volumen de raíz (D) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl_3 ; T3: 50 μM CeCl_3 ; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl_3 + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl_3 + PEG 8000. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

El peso de biomasa fresca de vástago aumentó con la aplicación de 50 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T3), y 25 μM Ce con estrés (+PEG) (T5), en 27.29 y 40.13% respecto al

tratamiento testigo. La adición de 25 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2), y 50 μM Ce en condiciones normales (+PEG) (T6), así como el tratamiento sin Ce (-Ce) y con estrés (+PEG) (T4), no modificaron significativamente el peso de biomasa de vástago. De manera similar el peso de biomasa fresca de raíz no se modificó con los tratamientos 25 y 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2 y T3), ni tampoco con la aplicación de 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T6), o el tratamiento con solo estrés osmótico (T4); en tanto que el tratamiento 25 μM Ce en condiciones de estrés (+ PEG) (T5), incrementó en 58.86% el peso de biomasa, respecto al tratamiento testigo (**Figura 2A**). El peso de biomasa seca de vástago, no fue alterado con la adición de 25 y 50 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T2 y T3) y 50 μM Ce con estrés (+PEG) (T6). El tratamiento sin Ce con PEG (T4), y 25 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5), aumentaron en 29.43 y 48.62% el peso de biomasa, respecto al tratamiento testigo. El peso de biomasa seca de raíz no se modificó con los tratamientos 25 y 50 μM Ce bajo condiciones normales (-PEG) (T2 y T3); en contraparte, la adición de 25 y 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5 y T6) así como el tratamiento con sin Ce y estrés (-Ce y +PEG) (T4), aumentaron en 86.86, 30.12 y 44.67% el peso de biomasa seca de raíz (**Figura 2B**).

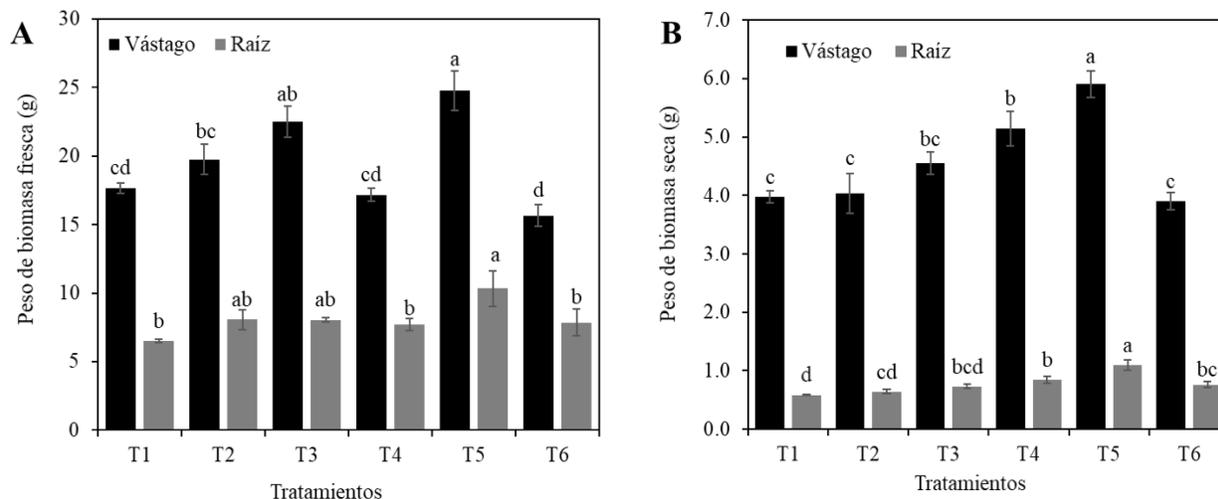


Figura 2. Peso de biomasa fresca (A) y seca (B) de vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl_3 ; T3: 50 μM CeCl_3 ; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl_3 + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl_3 + PEG 8000. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura y cada variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La aplicación de 25 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T2) incrementó el contenido de agua en vástago en 30.60%; mientras que, el tratamiento sin Ce con PEG (-Ce y +PEG) (T4), redujo el contenido de agua en 31.29%, en relación al testigo. Los tratamientos 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T3), 25 y 50 μM Ce con estrés (+PEG) (T5 y T6), no presentaron diferencias significativas respecto al testigo (T1) (**Figura 3A**). De manera similar el contenido de agua en raíz, no fue distinto entre los tratamientos y el testigo (**Figura 3B**).

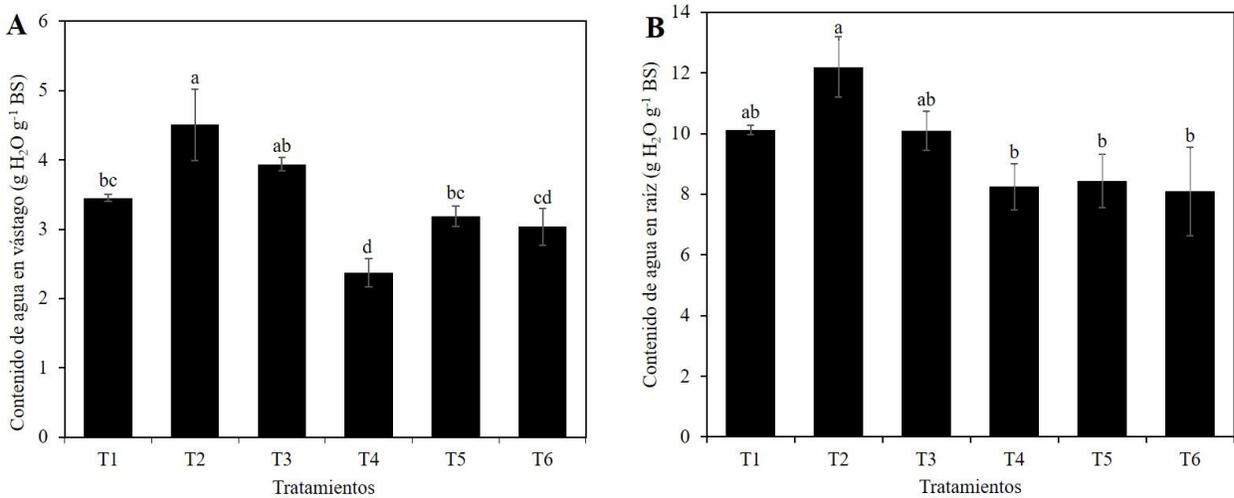


Figura 3. Contenido de agua en vástago (A) y raíz (B) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl₃; T3: 50 μM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl₃ + PEG 8000. Biomasa seca. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La relación de biomasa fresca de vástago/raíz fue aumentada en 23.94% en el tratamiento 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T6) con respecto al testigo (**Figura 4A**). En tanto que, la adición de 25 y 50 μM Ce bajo estrés osmótico (+PEG) (T5 y T6) aumentó la relación vástago/ raíz en 19.34 y 23.18% respecto al testigo (**Figura 4B**).

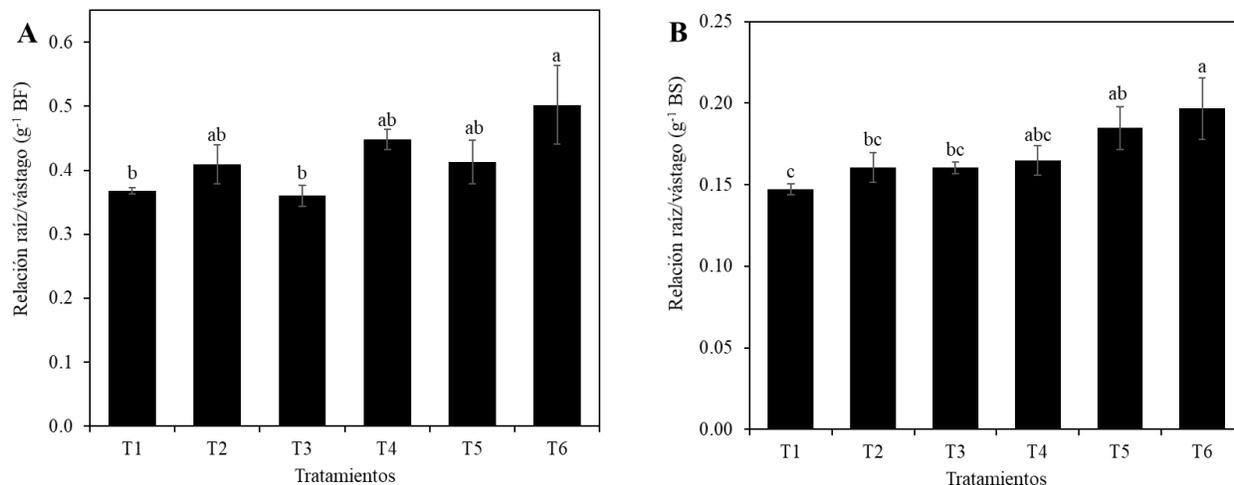


Figura 4. Relación vástago/raíz de biomasa fresca (A) y biomasa seca (B) de plantas de raíz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl_3 ; T3: 50 μM CeCl_3 ; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl_3 + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl_3 + PEG 8000. BF: Biomasa Fresca; BS: Biomasa Seca. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.5.2. Clorofilas

La concentración de clorofila *a*, incrementó con la aplicación de 25 y 50 μM Ce bajo condiciones normales (-PEG) (T2 y T3), así como con los tratamientos sin Ce (-Ce) con PEG (T4), y 50 μM Ce bajo estrés osmótico (+PEG) (T6), en 36.20, 29.78, 21.10 y 25.73%, respectivamente, en relación al testigo (T1) (**Figura 5A**). De manera similar, la concentración de clorofila *b*, aumentó con la adición de 50 μM Ce en ambas condiciones (-PEG, T3; y +PEG, T6), en 44.32 y 24.10%, en relación al tratamiento testigo; en tanto que, el tratamiento sin Ce con estrés osmótico (T4) incrementó en 30.58% la concentración de clorofila *b* (**Figura 5B**). Por otro lado, la concentración de clorofila total, incrementó con la adición de 25 y 50 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T2 y T3), en el tratamiento sin Ce con estrés osmótico (T4) y con la aplicación de 50 μM Ce bajo estrés (+PEG) (T6), en 32.92, 31.49, 24.29 y 25.21%, respectivamente, en relación al testigo

(Figura 5C). Por otro lado, la relación clorofila *a/b* incrementó con la aplicación de 25 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2) en 22.47%, en relación al testigo (Figura 5D).

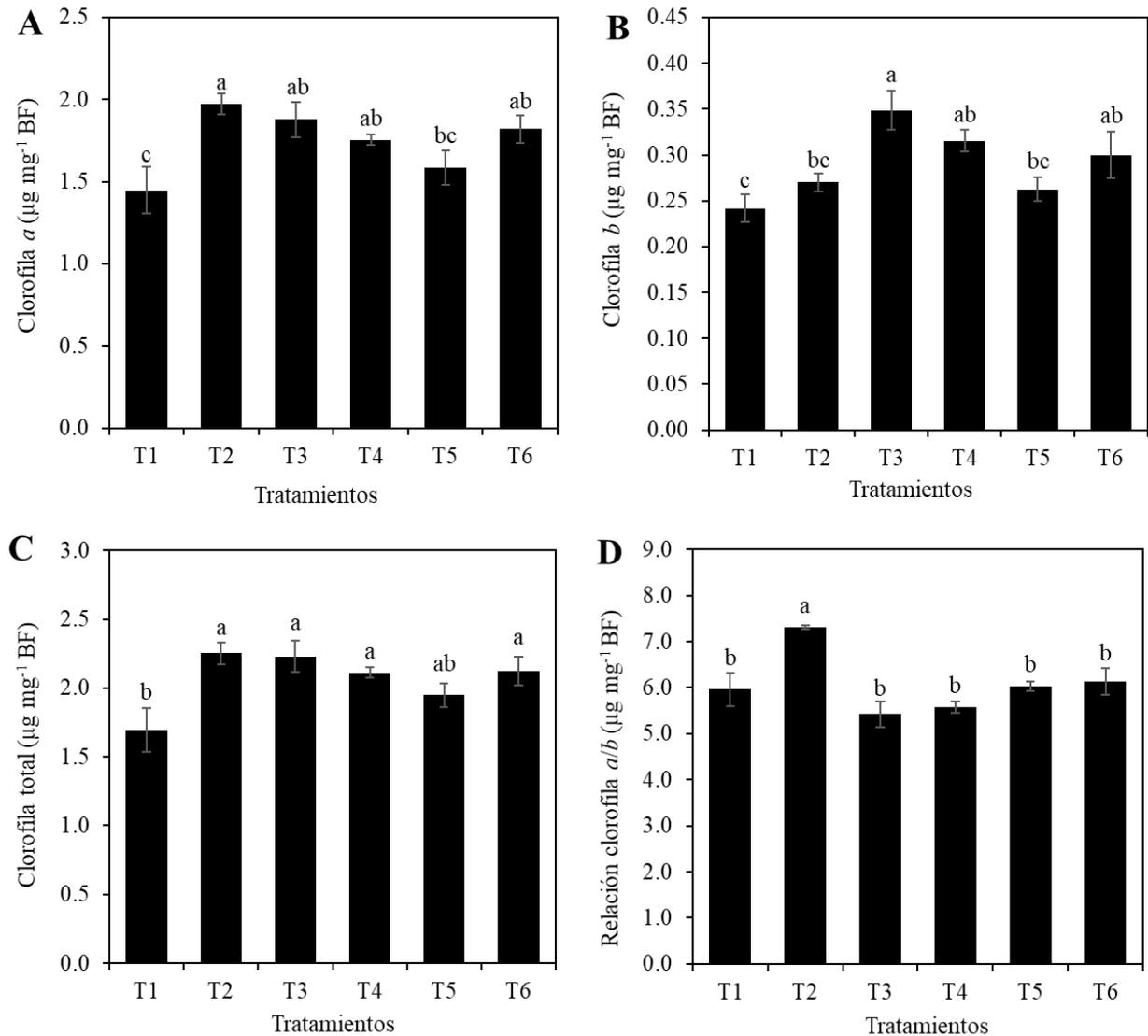


Figura 5. Concentración de clorofila *a* (A), *b* (B), total (C), y relación clorofila *a/b* (D) de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl₃; T3: 50 μM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl₃ + PEG 8000. BF: Biomasa Fresca. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.5.3. Aminoácidos solubles totales

La concentración de aminoácidos en vástago, aumentó significativamente en 13.61% con la dosis 25 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2). La concentración de aminoácidos en raíz disminuyó significativamente con el tratamiento 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T3) en 36.99% y la aplicación de 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T6) incrementó la concentración de aminoácidos en 21.97%, en relación al testigo (**Figura 6A**).

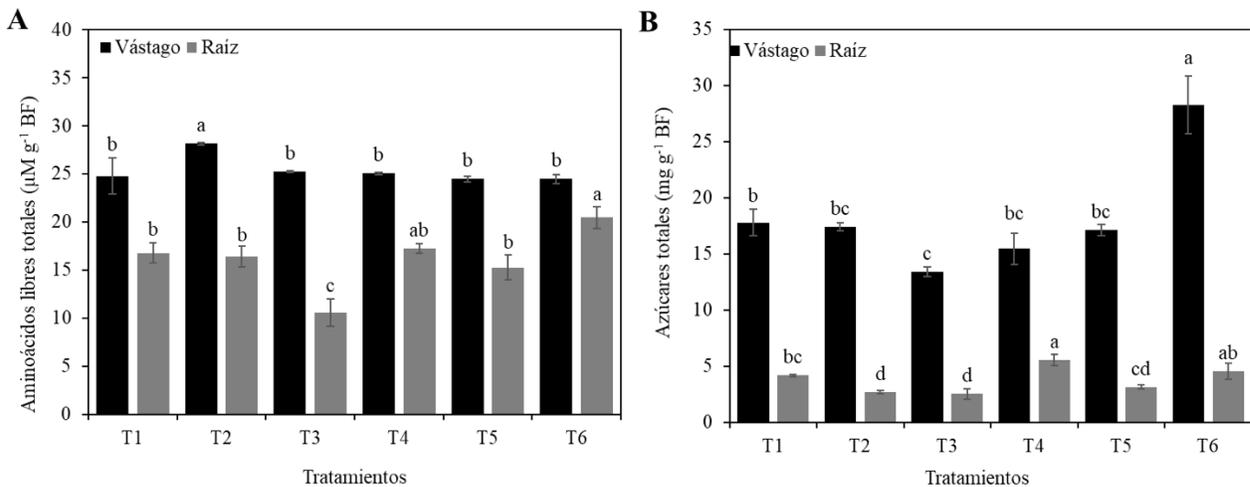


Figure 6. Concentración de aminoácidos (A) y azúcares totales (B) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl_3 ; T3: 50 μM CeCl_3 ; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl_3 + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl_3 + PEG 8000. BF: Biomasa Fresca. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura y en cada variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

En relación a la concentración de azúcares totales en vástago, la adición de 50 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T3) redujo significativamente esta variable en 24.65%. En contraparte, la adición de 50 μM Ce en condiciones de estrés osmótico (+PEG) (T6), incrementó la concentración de azúcares en 59.04% respecto al testigo (T1). Por otro lado, en raíz, las

aplicaciones de 25 y 50 μM Ce (T2 y T3) en condiciones normales, redujeron la concentración de azúcares en 35.29 y 39.53% en relación al tratamiento testigo (T1); mientras que el tratamiento sin Ce y con estrés osmótico (T4), aumentó la concentración de azúcares en 33.78% (**Figura 6B**).

2.5.4. Prolina

La concentración de prolina en vástago no se modificó con la aplicación de 25 y 50 μM Ce (-PEG) (T2 y T3) en condiciones normales, ni como con la adición de 25 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5). En contraparte, los tratamientos bajo estrés osmótico (+PEG) sin Ce (T4) y con 50 μM Ce (T6), incrementaron la concentración de prolina en 33.37 y 35.85% respectivamente en relación al tratamiento testigo (T1) (**Figura 7A**). En raíz, la concentración de prolina disminuyó con la adición de 25 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2), en tanto que su aplicación en condiciones de estrés osmótico (+PEG) (T5) aumentó la concentración de prolina en 39.65%. (**Figura 7B**).

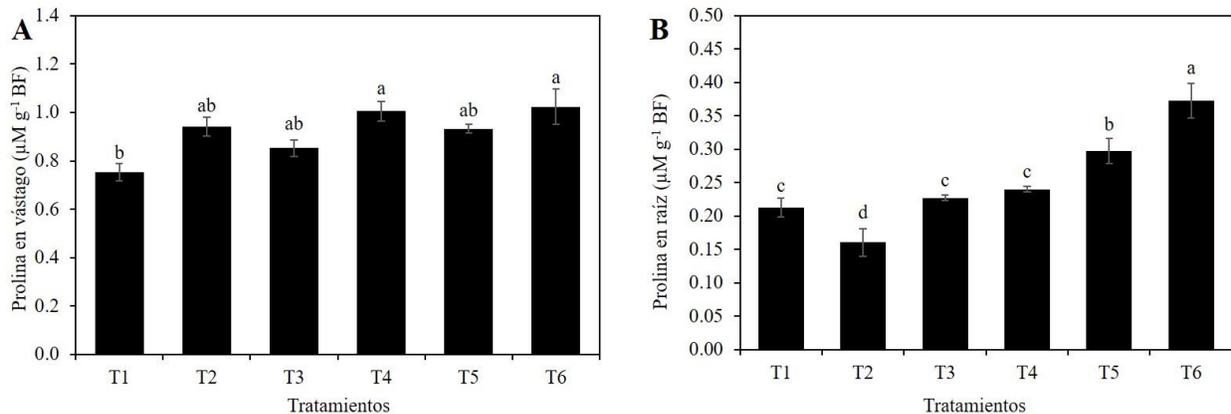


Figure 7. Concentración de prolina en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl₃; T3: 50 μM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl₃ + PEG 8000. BF: Biomasa Fresca. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.5.5. Concentración de Ce

La concentración de Ce en vástago aumentó significativamente de manera lineal con la adición de 25 y 50 μM Ce (-PEG) (T2 y T3), así como con la adición de 25 y 50 μM Ce (-PEG) (T5 y T6), en relación al testigo (T1), tanto en vástago (**Figura 8A**) como en raíz (**Figura 8B**).

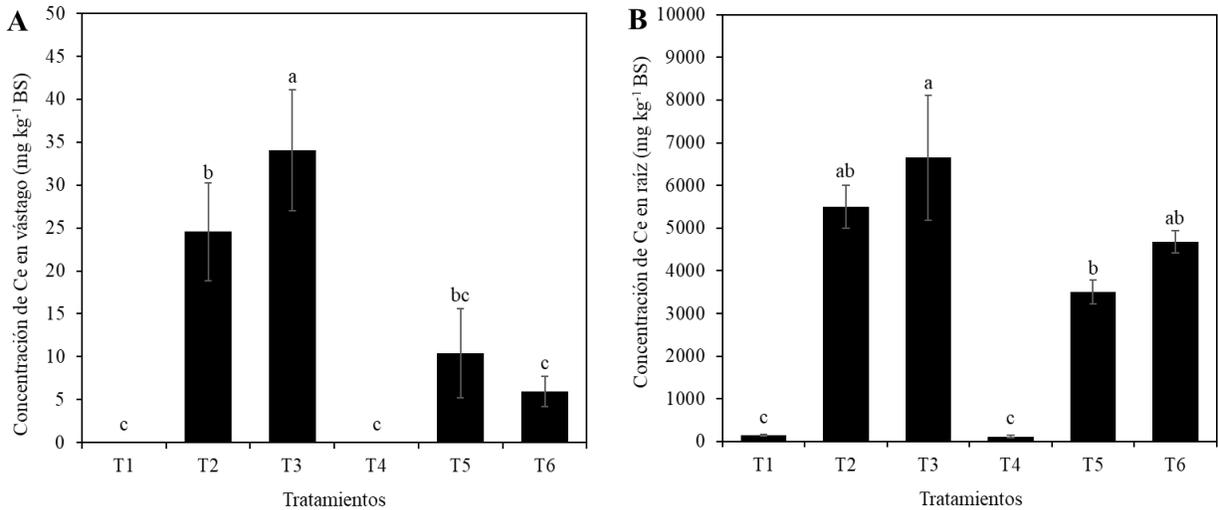


Figure 8. Concentración de Ce (A) en vástago y raíz de plantas de arroz tratadas con Ce y PEG. T1: Testigo; T2: 25 μM CeCl₃; T3: 50 μM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 μM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 μM CeCl₃ + PEG 8000. Medias \pm DE con letras diferentes en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.5.6. Concentración de macronutrientes

La adición de 25 μM Ce bajo condiciones de estrés osmótico (+PEG) (T5), redujo en 27.52% la concentración de N, en relación al testigo (T1). La concentración de P, K, Ca y Mg en vástago, no se alteró después de la adición de 25 y 50 μM Ce en ambas condiciones de estudio [(-PEG) (T2 y T3), y (+PEG) (T5 y T6)], así como tampoco con el tratamiento con sin Ce bajo estrés PEG (T4). La concentración de N en raíz se redujo con la adición de 25 y 50 μM Ce en condiciones de estrés (T5 y T6) en 30.17 y 32.77%, respectivamente, en comparación con el testigo (T1). Por otro lado, adición de 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T3), incrementó la concentración de P en raíz

26.25%, y redujo en 17.20% la concentración de K en este órgano. Los tratamientos 25 μM Ce en condiciones normales (-PEG) (T2), 25 y 50 μM Ce con estrés osmótico (+PEG) (T5 y T6) y PEG sin adición de Ce (T4), no mostraron efectos significativos en la concentración de P y K en raíz, en relación al tratamiento testigo. El tratamiento 50 μM Ce en condición normal (-PEG), incrementó en 26.25% la concentración de P y redujo en 17.44% la concentración de K en raíz. La concentración de Ca en raíz no se modificó bajo ninguno de los tratamientos evaluados. La concentración de Mg en raíz no se modificó con la aplicación de 25 y 50 μM Ce bajo condiciones normales (-PEG) (T2 y T3) y 25 μM Ce con estrés osmótico (-+PEG) (T5), mientras que los tratamientos sin Ce y con PEG (-Ce) (T4) y 50 μM Ce con estrés osmótico (T6) redujeron en 13.99 y 12.59% la concentración de Mg en raíz (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Concentración de macronutrientos en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Ce y PEG.

TRA	N	P	K	Ca	Mg
g kg ⁻¹ biomasa seca					
Vástago					
T1	35.98 ± 0.92 a	5.48 ± 0.27 a	21.10 ± 0.65 a	1.35 ± 0.02 ab	3.45 ± 0.11 a
T2	29.23 ± 5.56 ab	4.65 ± 0.66 a	18.65 ± 2.36 a	1.30 ± 0.07 a	2.75 ± 0.38 a
T3	30.63 ± 3.03 ab	5.25 ± 0.37 a	20.43 ± 1.79 a	1.50 ± 0.11 ab	3.10 ± 0.24 a
T4	27.48 ± 1.79 ab	5.65 ± 0.34 a	24.03 ± 2.11 a	1.53 ± 0.07 ab	3.50 ± 0.27 a
T5	26.08 ± 2.07 b	4.93 ± 0.21 a	21.28 ± 1.15 a	1.55 ± 0.05 a	3.20 ± 0.08 a
T6	32.20 ± 1.31 ab	4.95 ± 0.39 a	21.73 ± 1.29 a	1.55 ± 0.04 a	3.18 ± 0.24 a
Raíz					
T1	20.05 ± 0.92 a	2.40 ± 0.11 b	17.73 ± 0.53 a	0.98 ± 0.03 a	1.43 ± 0.03 a
T2	16.80 ± 1.34 ab	2.95 ± 0.23 ab	16.68 ± 1.39 ab	1.00 ± 0.04 a	1.45 ± 0.09 a
T3	16.90 ± 1.32 ab	3.03 ± 0.14 a	14.68 ± 0.33 b	1.00 ± 0.02 a	1.38 ± 0.01 ab
T4	18.03 ± 2.67 ab	2.45 ± 0.13 b	18.35 ± 0.53 a	1.03 ± 0.09 a	1.23 ± 0.02 c
T5	14.00 ± 1.31 b	2.70 ± 0.14 ab	18.48 ± 0.44 a	1.08 ± 0.04 a	1.33 ± 0.02 abc
T6	13.48 ± 1.79 b	2.60 ± 0.15 ab	17.28 ± 0.97 a	1.03 ± 0.03 a	1.25 ± 0.02 bc

TRA: Tratamientos; T1: Testigo; T2: 25 µM CeCl₃; T3: 50 µM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 µM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 µM CeCl₃ + PEG 8000. Medias ± DE con letras diferentes en cada columna por órgano indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.5.7. Concentración de micronutrientos

Respecto a la concentración de micronutrientos en vástago, la adición de 25 y 50 μM Ce en ambas condiciones de estudio (-PEG) (T2 y T3) y (+PEG) (T5 y T6), así como el tratamiento con PEG (-Ce) (T4) no modificaron la concentración de Fe, Cu, Mn y Zn en vástago. La concentración de B se redujo significativamente con la adición de 25 y 50 μM Ce sin condición de estrés (-PEG) (T2 y T3) y 25 μM Ce bajo estrés osmótico (+PEG) (T5) en 34.40, 36 y 27.20% respectivamente, en relación al testigo (T1), en tanto que los tratamientos 50 μM Ce con estrés (+PEG) (T6) y sin Ce con estrés osmótico (T4) no mostraron efectos significativos de los tratamientos. De manera similar, la concentración de Fe, Cu y Zn en raíz no se modificó bajo ningún tratamiento evaluado; por otro lado, la concentración de Mn en raíz se redujo con la adición de 25 y 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2 y T3) en 27.16 y 27.30%, respecto al testigo (T1). En contraparte, la adición de PEG en ausencia de Ce (T4), así como 25 y 50 μM Ce bajo estrés osmótico (T5 y T6) aumentaron en 34.11, 37.90 y 27.99% la concentración de Mn en raíz respecto al testigo. Así también, la adición de 25 y 50 μM Ce bajo condiciones estándares (-PEG) (T2 y T3), 50 μM Ce con estrés osmótico (T6) y el tratamiento con PEG sin Ce (T4) no modificaron la concentración de B en raíz, en tanto que el tratamiento 25 μM Ce con estrés osmótico (T5), redujo la concentración de B en 32.85% (**Cuadro 2**).

Cuadro 2. Concentración de micronutrientos en vástago y raíz de planta de arroz tratadas con Ce y PEG.

	Fe	Cu	Mn	B	Zn
TRA	mg kg ⁻¹ biomasa seca				
	Vástago				
T1	162.8 ± 13.5 ab	3.4 ± 0.1 a	179.8 ± 8.6 ab	12.5 ± 1.0 a	13.7 ± 0.7 a
T2	138.3 ± 15.6 ab	2.5 ± 0.5 a	143.6 ± 25.6 b	8.2 ± 0.8 c	17.1 ± 2.3 a
T3	177.5 ± 17.6 a	3.1 ± 0.3 a	177.7 ± 19.2 ab	8.0 ± 0.5 c	19.7 ± 1.9 a
T4	136.5 ± 6.6 ab	3.2 ± 0.3 a	219.2 ± 30.0 ab	13.4 ± 1.4 a	13.5 ± 1.7 a
T5	136.3 ± 6.2 ab	3.7 ± 0.8 a	234.3 ± 17.0 a	9.1 ± 0.2 bc	13.3 ± 4.1 a
T6	130.4 ± 13.5 b	3.3 ± 0.6 a	246.6 ± 38.3 a	11.2 ± 0.6 ab	16.7 ± 1.6 a
	Raíz				
T1	717.6 ± 248.0 ab	3.7 ± 0.5 ab	34.3 ± 2.3 b	34.4 ± 3.8 ab	28.8 ± 1.5 ab
T2	414.1 ± 87.2 b	3.8 ± 0.8 ab	25.0 ± 1.7 c	43.2 ± 2.5 a	31.6 ± 3.5 a
T3	431.0 ± 46.9 b	2.7 ± 0.3 b	25.0 ± 1.5 c	33.8 ± 1.6 b	28.0 ± 1.4 ab
T4	909.7 ± 189.4 a	3.7 ± 0.4 ab	46.0 ± 3.5 a	35.0 ± 4.2 ab	22.8 ± 0.9 b
T5	665.4 ± 79.8 ab	4.7 ± 0.6 a	47.3 ± 3.0 a	23.1 ± 1.5 c	28.5 ± 2.4 ab
T6	510.7 ± 96.2 ab	3.8 ± 0.3 ab	43.9 ± 2.1 a	28.2 ± 2.2 bc	23.4 ± 2.1 b

TRA: Tratamientos; T1: Testigo; T2: 25 µM CeCl₃; T3: 50 µM CeCl₃; T4: 10% PEG 8000; T5: 25 µM CeCl₃ + 10% PEG 8000; T6: 50 µM CeCl₃ + PEG 8000. Medias ± DE con letras diferentes en cada columna por órgano indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

2.6. DISCUSIÓN

El Ce mejora el crecimiento de diversas especies vegetales. Por ejemplo, se ha reportado que la aplicación de 0.1 mM Ce(NO₃)₃ a plantas de arroz (Liu *et al.*, 2012); y 17.84 μM Ce(NO₃)₃ a caupí (Shyam y Aery, 2012) incrementa la altura de planta. La aplicación de 30 μM Ce(NO₃)₃ a maíz (*Zea mays*) en condiciones normales y bajo estrés por salinidad incrementó la altura de planta (Hu *et al.*, 2018). Sin embargo, en este estudio no se registraron efectos positivos del Ce en el crecimiento (Figura 1A). Por otro lado, el número de macollos aumentó con la aplicación de 50 μM Ce sin estrés osmótico (T3) y 25 μM bajo estrés osmótico (T5), en relación al testigo (T1) (Figura 1B). El aumento de este atributo es de suma importancia, puesto que el número de macollos es una de las características más importantes en la producción de grano, clave en el rendimiento de arroz (Wang y Li, 2011). En cuanto a la longitud de raíz, ésta se redujo con la adición de 25 y 50 μM Ce sin estrés osmótico (-PEG) (T2 y T3), así como con la adición de PEG en ausencia de Ce (T4) (Figura 1C). De manera coincidente se ha reportado que la aplicación de Ce en ausencia de estrés, reduce la longitud de raíz en plantas de camote (*Ipomoea batatas*) (Jiang *et al.*, 2017), colza (*Brassica napus*) (Pošćić *et al.*, 2017) y caupí (Shyam y Aery, 2012), lo cual puede deberse al efecto de Ce en la disminución de índice mitótico de células de la raíz (Xu *et al.*, 2016). De manera similar, se ha indicado que el estrés por sequía reduce la elongación y el crecimiento celular (Shao *et al.*, 2008; Pande y Shukla, 2015), además de incrementar la producción de especies reactivas de oxígeno, como el peróxido de hidrógeno que reducen el crecimiento (Xiong *et al.*, 2015). En esta investigación la adición de Ce en condiciones de estrés osmótico, no modificó el crecimiento de la raíz, en relación al tratamiento testigo, lo cual puede ser debido al efecto del Ce en el aumento de la actividad antioxidante y en la disminución de especies reactivas de oxígeno. La adición de Ce reduce el contenido de malondialdehído (MDA)

en plantas de maíz, en condiciones de estrés por salinidad, y mejora la actividad de las enzimas superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), glutatión reductasa (GRX) y guayacol peroxidasa (GPX) (Liu *et al.*, 2012; Hong *et al.*, 2017). De manera coincidente, el volumen de raíz incrementó hasta en 34.52% con la adición de Ce sin estrés osmótico (T2 y T3) y hasta 72.62% con la aplicación de Ce bajo estrés osmótico (T5 y T6), en tanto que el tratamiento con estrés osmótico en ausencia de Ce (T4) incrementó el volumen en 33.33% (**Figura 1D**). La aplicación de 0.05 mM Ce(NO₃)₃ por 13 d a plantas de arroz cv. Shengdao 16, incrementó significativamente el número de raíces seminales, respecto al testigo (Liu *et al.*, 2012).

El peso de biomasa fresca de vástago incrementó en 27.29% con la aplicación de 50 µM Ce sin estrés osmótico (T3) y en 40.13% con el tratamiento 25 µM Ce con estrés osmótico (T5); este último tratamiento aumentó el peso de biomasa fresca de raíz en 58.86% en relación al tratamiento testigo (**Figura 2A**). De manera similar se han reportado incrementos en el peso de biomasa después de la aplicación de Ce, en plantas de espinaca (*Spinacia oleracea*) (Huang *et al.*, 2008; Chao *et al.*, 2009; Yin *et al.*, 2009) y maíz (Gong *et al.*, 2011a; Zhou *et al.*, 2011b; Zhao *et al.*, 2012; Hong *et al.*, 2017).

El peso seco de vástago aumentó con los tratamientos con estrés osmótico en ausencia de Ce (T4) y 25 µM Ce con estrés osmótico (T5), mientras que los tratamientos con Ce y estrés osmótico (T5 y T6), incrementaron en promedio el peso de biomasa seca en raíz en 58.49% respecto al testigo (**Figura 2A**). De manera similar se ha informado que la adición de 15 µM CeCl₃ a plantas de espinaca mejora el peso de biomasa seca (Chao *et al.*, 2009); en tanto que la adición de 30 µM Ce(NO₃)₃ incrementó el peso de biomasa en plantas de maíz en condiciones normales y bajo estrés por salinidad (Hu *et al.*, 2018). Normalmente muestran una relación lineal el peso de biomasa y la fotosíntesis; en este sentido se ha reportado que la aplicación de Ce mejora la tasa de

fotofosforilización cíclica y no cíclica, así como la tasa de transporte de electrones del fotosistema II en plantas de espinaca (Huang *et al.*, 2008) y en maíz (Zhou *et al.*, 2011a). Además, el Ce mejora la tasa de evolución del oxígeno en plantas de espinaca (Huang *et al.*, 2008; Chao *et al.*, 2009; Yin *et al.*, 2009; Ze *et al.*, 2009; Yuguan *et al.*, 2009), y maíz (Gong *et al.*, 2011a; Zhou *et al.*, 2011). Así también, la adición de Ce mejora la actividad de las enzimas PEPcase en plantas de maíz (Zhao *et al.*, 2012) y RuBisCO en plantas de espinaca (Huang *et al.*, 2008).

El contenido de agua es una característica importante en la tolerancia a la sequía (Shivakrishna *et al.*, 2018). En esta investigación, el contenido de agua en vástago incrementó hasta en 30.60% con la aplicación de Ce sin estrés osmótico (T2 y T3), mientras que el tratamiento con PEG en ausencia de Ce (T4) redujo en 31.29% el contenido de agua. En contraste, la aplicación de Ce bajo estrés osmótico (T5 y T6) no modificó esta variable (**Figura 3A**).

La relación vástago/raíz se redujo hasta 23.94% en las plantas tratadas con Ce bajo estrés osmótico (T5 y T6) (**Figuras 4A y 4B**), lo cual está relacionado con la mayor distribución de la biomasa en la raíz respecto al vástago, asociado a la distribución de carbohidratos y a la actividad de enzimas involucradas a la conversión de sacarosa (Wind *et al.*, 2010). De manera similar la adición de 20 μM CeCl_3 a plantas de maíz mejora la actividad sacarosa-fosfato sintasa (SPS) (Zhao *et al.*, 2012). Respecto a la concentración de clorofila, el Ce tiene un papel indirecto en la formación de esta molécula, el cual podría entrar al cloroplasto y unirse a la clorofila, reemplazando al Mg (Shyam y Aery, 2012). Así también, se ha reportado que la adición de Ce mejora la actividad de la enzima Mg-Proto IX, clorofila sintetasa (CHLG), el contenido de protoclorofila (Pchl), y la expresión de las enzimas magnesio quelatasa (CHLI) y magnesio protoporfirina IX metiltransferasa (PPMT) (Zhou *et al.*, 2011b). En esta investigación, la concentración de clorofila *a*, incrementó hasta 36.26 y 25.73% con la aplicación de Ce y sin estrés osmótico y con Ce bajo estrés osmótico

respectivamente (**Figura 5A**). De manera similar se han obtenidos incrementos en la concentración de clorofila *a* en plantas de caupí hasta del 88.65% con la adición de 17.84 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ (Shyam y Aery, 2012), así como con la aspersion de 15 μM CeCl_3 a plantas de espinaca (Ze *et al.*, 2009). La concentración de clorofila *b*, incrementó con el tratamiento sin Ce bajo estrés osmótico (T4), así como con la adición Ce (-PEG) y Ce (+PEG), hasta 44.32 y 24.10% respectivamente (**Figura 5B**). De manera coincidente el tratamiento con 17.84 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$, a plantas de caupí incrementó hasta en 100% la concentración de clorofila *b* (Shyam y Aery, 2012), así como la aspersion de 15 μM CeCl_3 a plantas de espinaca (Ze *et al.*, 2009). La concentración de clorofila total aumentó hasta 32.92 y 25.21% con la adición de Ce sin estrés osmótico (T2 y T3) y Ce con estrés osmótico (T5 y T6), respectivamente (**Figura 5C**). En otros estudios se ha reportado este mismo efecto, ya que la aplicación de 17.84 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de caupí incrementó la concentración de clorofila total hasta en 45.58% (Shyam y Aery, 2012), así como la adición de 20 μM CeCl_3 en plantas de maíz (Zhou *et al.*, 2011a; Zhou *et al.*, 2011b) y espinaca (Yuguan *et al.*, 2009; Ze *et al.*, 2009). La relación clorofila *a/b* mostró únicamente efectos significativos con el tratamiento 25 μM Ce sin estrés osmótico (T2) al aumentar en 22.47% esta variable, en relación al tratamiento testigo (**Figura 5D**). En contraparte se ha reportado que la adición de 20 μM CeCl_3 en plantas de maíz redujo la relación *a/b* (Zhou *et al.*, 2011).

En cuanto a la concentración de aminoácidos en vástago, únicamente el tratamiento 25 μM Ce sin estrés osmótico (T2) presentó efectos significativos en relación al tratamiento testigo, al aumentar en 13.61% la concentración de aminoácidos. En tanto que, la concentración de aminoácidos en raíz se redujo con el tratamiento 50 μM Ce sin estrés osmótico (T3) en 36.99%. En contraparte, el tratamiento 50 μM Ce bajo estrés osmótico (T6), aumentó en 21.97% la concentración, relación el testigo (**Figura 6A**). Esto puede deberse al efecto del Ce en enzimas relacionadas con la síntesis de

aminoácidos. La adición de Ce a plantas de espinaca y maíz, mejora la actividad de las enzimas glutamato deshidrogenasa (GDH), glutamato sintetasa (GOGAT), y transaminasa de proteasa glutámico-oxaloacética (GOT) (Chao *et al.*, 2008; Yin *et al.*, 2009; Gong *et al.*, 2011b). También se ha demostrado que el Ce estimula la actividad de la enzima glutamina sintetasa (GS) en plantas de maíz (Gong *et al.*, 2011b).

En condiciones de estrés por sequía, las plantas modifican su metabolismo y acumulan osmolitos en el citosol, con el fin de reducir el potencial osmótico de las células, y mantener la turgencia celular, acumulando prolina, carbohidratos solubles, ácidos orgánicos y aminoácidos (Pandey y Shukla, 2015). En esta investigación la concentración de azúcares totales en vástago se redujo con la aplicación de 50 μM Ce en ausencia de estrés osmótico (T3) en 24.65%. En contraparte, el mismo tratamiento adicionado en condiciones de estrés osmótico incrementó en 59.04% la concentración de azúcares. En raíz, la adición de Ce bajo condiciones de estrés osmótico redujo hasta 39.53% la concentración de azúcares, en tanto que el tratamiento bajo estrés osmótico en ausencia de Ce (T4) incrementó la concentración en 33.78% (**Figura 6B**).

La prolina es un aminoácido de importancia en la tolerancia de factores de estrés abiótico, debido a su capacidad de hidratación, que permite a las plantas conservar agua durante los periodos de sequía, además de ser una molécula de señalización y antioxidante (Hayat *et al.*, 2012; Pandey y Shukla, 2015). En esta investigación, la concentración de prolina en vástago incrementó con los tratamientos bajo estrés osmótico sin Ce (T4) y 50 μM Ce con estrés osmótico (T6) (**Figura 7A**). En contraste, la concentración en raíz disminuyó en 24.43% con la adición de 25 μM Ce sin estrés (T2) e incrementó hasta 55.04% con los tratamientos con Ce bajo estrés osmótico (**Figura 7B**). La adición de 17.84 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de caupí redujo la concentración de prolina en 26.87%,

y la adición de 89.21 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$, incrementó la concentración en 14.92% (Shyam y Aery, 2012).

En relación a la concentración nutrimental, la adición de Ce modificó la concentración de macro y micronutrientes. El tratamiento 25 μM Ce bajo estrés osmótico (T5) redujo la concentración de N en vástago y raíz (**Cuadro 1**). En contraparte, en otros estudios se ha informado la participación de Ce en la actividad de enzimas involucradas en la asimilación de N (Yin *et al.*, 2009). Se ha reportado que la adición de 15 μM CeCl_3 a plantas de espinaca mejora la actividad de la enzima ureasa, nitrato reductasa, e incrementa el contenido de nitrato (Chao *et al.*, 2009; Yin *et al.*, 2009), así como el contenido de amonio en plantas de maíz (Gong *et al.*, 2011b; Zhao *et al.*, 2012).

La concentración de P en raíz incrementó en las plantas tratadas con 25 μM Ce sin estrés (T2). La adición de 0.1, 0.5 y 1.0 mM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ al medio de cultivo de plantas de ginko (*Ginko biloba*), aumentó la concentración de P en las células (Chen *et al.*, 2015). La concentración de K en raíz se redujo en plantas tratadas con 25 μM Ce con estrés osmótico (T5). El tratamiento con 106 μM CePO_4 disminuyó la concentración de K en vástago y raíz en plantas de trigo (*Triticum aestivum*) (Hu *et al.*, 2002). Por otro lado, el tratamiento con 100 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de *Arabidopsis thaliana* incrementó la concentración de K en raíz y la redujo en vástago (Xue *et al.*, 2012). La concentración de Ca no se modificó en ningún tratamiento evaluado. Al respecto se ha informado que tratamiento con 106 μM CePO_4 disminuye la concentración de Ca en raíz y vástago de plantas de trigo (Hu *et al.*, 2002); así como la aplicación de 100 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ reduce la concentración de Ca en raíz y en vástago de plantas de arábido (Xue *et al.*, 2012). En tanto que, la aspersión de 0.75 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de maíz en condiciones normales, no modifica la concentración de

Ca en hojas, mientras que su aspersión en bajo estrés por salinidad incrementa la concentración de Ca (Hong *et al.*, 2017).

En esta investigación el tratamiento con PEG, así como el tratamiento 50 μM Ce bajo estrés osmótico (T6), redujeron la concentración de Mg en raíz. En otros estudios, se ha reportado que el tratamiento con de 2, 9, 43 y 106 μM CePO_4 a plantas de trigo, redujo significativamente la concentración de Mg en vástago y raíz (Hu *et al.*, 2002), así como el tratamiento con 0.5 y 100 μM Ce en condiciones normales no modifica la concentración de Mg en raíz y vástago de plantas de arabisopsis (Xue *et al.*, 2012).

Respecto a los micronutrientes (**Cuadro 2**), en esta investigación la concentración de Mn en raíz se redujo con la aplicación de Ce en ausencia de estrés (T4), hasta 27.11%, mientras que la aplicación de Ce sin estrés osmótico, aumentó la concentración hasta 34.11%. En contraparte se ha reportado que el tratamiento con 100 μM de $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de arabisopsis no modificó la concentración de Mn en raíz e incrementó la concentración en vástago (Xue *et al.*, 2012). La concentración de B en vástago se redujo hasta 36% con los tratamientos con Ce sin estrés osmótico, así como con el tratamiento 25 μM Ce bajo estrés osmótico. De manera similar este último tratamiento redujo la concentración de B en raíz en 32.85%.

La concentración de Fe, Cu y Zn, tanto en vástago como en raíz no se modificó. No obstante, ha informado que la adición de 106 μM CePO_4 a plantas de trigo disminuyó la concentración de Zn en vástago y raíz (Hu *et al.*, 2002), y el tratamiento con 100 μM $\text{Ce}(\text{NO}_3)_3$ a plantas de arabisopsis incrementó la concentración de Zn en raíz, sin modificar la concentración en vástago (Xue *et al.*, 2012).

2.7. CONCLUSIONES

El Ce modifica el crecimiento de plantas de arroz en condiciones normales (-PEG) y bajo estrés osmótico (+PEG). Su aplicación en ambas condiciones, incrementó el volumen de raíz, número de macollos, peso de biomasa fresca de vástago, concentración de clorofila *a*, *b* y total, así como la concentración de P y Ce en raíz. Sin embargo, el Ce redujo la longitud de raíz, y no modificó la altura de planta, contenido de agua en raíz, concentración de P, Mg y K en vástago, y Ca en vástago y raíz. La adición de Ce en condiciones normales (-PEG) incrementó la relación clorofila *a/b*, la concentración de Ce y aminoácidos en vástago, y el contenido de agua en vástago. Bajo estrés osmótico (+PEG), el Ce aumentó el peso de biomasa fresca de raíz, y biomasa seca de vástago y raíz, así como la concentración de prolina en vástago. En ausencia de estrés osmótico (-PEG), el Ce redujo la concentración de azúcares y K en raíz, mientras que bajo estrés osmótico el Ce redujo la relación vástago/raíz, la concentración de Mg en raíz y N en vástago y raíz. Mientras que en condiciones normales (-PEG) la aplicación de Ce redujo la concentración de aminoácidos y prolina en raíz, y azúcares en vástago se redujo con la adición de Ce en condiciones normales, mientras que su aplicación bajo estrés osmótico (+PEG) incrementó significativamente la concentración de estas biomoléculas. El efecto de Ce se encuentra en función del estado de la planta, por tanto, en futuras investigaciones será necesario evaluar los mecanismos moleculares y metabólicos en los cuales participa el Ce para regular estos procesos.

2.8. LITERATURA CITADA

- Bailey, R.W. (1958). The reaction of pentoses with anthrone. *Biochemical journal* 68:669.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil* 39:205-207.
- Chao, L., Bofu, P., Weiqian, C., Yun, L., Hao, H., Liang, C., Fashui, H. (2008). Influences of calcium deficiency and cerium on growth of spinach plants. *Biological Trace Element Research* 121(3):266-275.

- Chao, L., Weiqian, C., Yun, L., Hao, H., Liang, C., Xiaoqing, L., Fashui, H. (2009). Cerium under calcium deficiency-influence on the antioxidative defense system in spinach plants. *Plant and Soil* 323:285-294.
- Chen, Y., Luo, Y., Qiu, N., Hu, F., Sheng, L., Wang, R., Cao, F. (2015). Ce³⁺ induces flavonoids accumulation by regulation of pigments, ions, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzymes in suspension cells of *Ginkgo biloba* L. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 123:283-296.
- Famoso, A.N., Clark, R.T., Shaff, J.E., Craft, E., McCouch, S.R., Kochian, L.V. (2010). Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms. *Plant Physiology* 153(4):1678-1691.
- Gong, X., Hong, M., Wang, Y., Zhou, M., Cai, J., Liu, C., Hong, F. (2011a). Cerium relieves the inhibition of photosynthesis of maize caused by manganese deficiency. *Biological Trace Element Research* 141:305-316.
- Gong, X., Qu, C., Liu, C., Hong, M., Wang, L., Hong, F. (2011b). Effects of manganese deficiency and added cerium on nitrogen metabolism of maize. *Biological Trace Element Research* 144: 1240-1250.
- Harborne J.B. 1973. Chlorophyll extraction. In: Harbone JB, ed. *Phytochemical Methods. Recommended Technique*. London: Chapman and Hall, 205–207.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemini, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J., Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signaling and Behavior* 7(11):1456-1466.
- Hong, F., Qu, C., Wang, L. (2017). Cerium improves growth of maize seedlings via alleviating morphological structure and oxidative damages of leaf under different stresses. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 65(41):9022-9030.
- Hu, X., Ding, Z., Chen, Y., Wang, X., Dai, L. (2002). Bioaccumulation of lanthanum and cerium and their effects on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Chemosphere* 48(6):621-629.
- Hu, H., Shan, C. (2018). Effect of cerium (Ce) on the redox states of ascorbate and glutathione through ascorbate-glutathione cycle in the roots of maize seedlings under salt stress. *Cereal Research Communications* 46(1):31-40.
- Huang, H., Liu, X., Qu, C., Liu, C., Chen, L., Hong, F. (2008). Influences of calcium deficiency and cerium on the conversion efficiency of light energy of spinach. *Biometals* 21(5):553-561.
- Jiang, J., Hu, J., Xie, Z., Cao, Q., Ma, D., Han, Y., Li, Z. (2017). The trivalent cerium-induced cell death and alteration of ion flux in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]. *Journal of Rare Earths* 35(12):1273-1282.
- Jones, M.M., Turner, N.C. (1978). Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology* 61:122-126.

- Kabata-Pendias, A., Pendias, H. (1984). Trace Elements In Soil and Plants. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Kilbourn, B.T. (2000). Cerium and cerium compounds. *Encyclopedia of Chemical Technology*, 1-23.
- Liu, D., Wang, X., Lin, Y., Chen, Z., Xu, H., Wang, L. (2012). The effects of cerium on the growth and some antioxidant metabolisms in rice seedlings. *Environmental Science and Pollution Research* 19(8):3282-3291.
- Liu, R., Shan, C., Gao, Y., Wang, J., Xu, Z., Zhang, L., Tan, R. (2016). Cerium improves the copper tolerance of turf grass *Poa pratensis* by affecting the regeneration and biosynthesis of ascorbate and glutathione in leaves. *Brazilian Journal of Botany* 39(2):779-785.
- Ming, D.F., Pei, Z.F., Naeem, M.S., Gong, H.J., Zhou, W.J. (2012). Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *Journal of Agronomy and Crop Science* 198(1):14-26.
- Moore, S., Stein, W. H. (1954). A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *Journal of Biological Chemistry* 211:907-913.
- Pandey, V., Shukla, A. (2015). Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. *Rice Science* 22(4):147-161.
- Pošćić, F., Schat, H., Marchiol, L. (2017). Cerium negatively impacts the nutritional status in rapeseed. *Science of the Total Environment* 593:735-744.
- Seck, P.A., Diagne, A., Mohanty, S., Wopereis, M.C. (2012). Crops that feed the world 7: Rice. *Food security* 4(1):7-24.
- Sen, S., Chakraborty, R., Kalita, P. (2020). Rice-not just a staple food: A comprehensive review on its phytochemicals and therapeutic potential. *Trends in Food Science and Technology* 97: 265-285.
- Shao, H. B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Zhao, C.X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331(3):215-225.
- Shivakrishna, P., Reddy, K.A., Rao, D.M. (2018). Effect of PEG-6000 imposed drought stress on RNA content, relative water content (RWC), and chlorophyll content in peanut leaves and roots. *Saudi Journal of Biological Sciences* 25(2):285-289.
- Shyam, R., Aery, N.C. (2012). Effect of cerium on growth, dry matter production, biochemical constituents and enzymatic activities of cowpea plants [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12(1):1-14.
- Wang, Y., Li, J. (2011). Branching in rice. *Current Opinion in Plant Biology* 14(1):94-99.
- Wind, J., Smeekens, S., Hanson, J. (2010). Sucrose: metabolite and signaling molecule. *Phytochemistry* 71:1610-1614.

- Xiong, J., Yang, Y., Fu, G., Tao, L. (2015). Novel roles of hydrogen peroxide (H₂O₂) in regulating pectin synthesis and demethylesterification in the cell wall of rice (*Oryza sativa*) root tips. *New Phytologist* 206(1):118-126.
- Xu, Q.M., Wang, Y.Z., Liu, H., Cheng, J.S. (2016). Physiological responses and chromosomal aberration in root tip cells of *Allium sativum* L. to cerium treatments. *Plant and Soil* 409:447-458.
- Xue, W.A.N.G., Yousheng, L.I.N., Dongwu, L.I.U., Hengjian, X.U., Tao, L.I.U., Fengyun, Z.H. A.O. (2012). Cerium toxicity, uptake and translocation in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Journal of Rare Earths* 30(6):579-585.
- Yin, S., Ze, Y., Liu, C., Li, N., Zhou, M., Duan, Y., Hong, F. (2009). Cerium relieves the inhibition of nitrogen metabolism of spinach caused by magnesium deficiency. *Biological trace Element Research* 132:247-258.
- Yoshida, S., Forno, D.A., Cock, J.H. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice; International Rice Research Institute: Los Baños, Philippines, 1976; pp. 61–69.
- Yuguan, Z., Min, Z., Luyang, L., Zhe, J., Chao, L., Sitao, Y., Fashui, H. (2009). Effects of cerium on key enzymes of carbon assimilation of spinach under magnesium deficiency. *Biological Trace Element Research* 131(2):154-164.
- Ze, Y., Yin, S., Ji, Z., Luo, L., Liu, C., Hong, F. (2009). Influences of magnesium deficiency and cerium on antioxidant system of spinach chloroplasts. *Biometals* 22(6):941.
- Zhao, H., Zhou, Q., Zhou, M., Li, C., Gong, X., Liu, C., Hong, F. (2012). Magnesium deficiency results in damage of nitrogen and carbon cross-talk of maize and improvement by cerium addition. *Biological Trace Element Research*, 148(1):102-109.
- Zhou, M., Gong, X., Wang, Y., Liu, C., Hong, M., Wang, L., Hong, F. (2011a). Improvement of cerium of photosynthesis functions of maize under magnesium deficiency. *Biological Trace Element Research* 142(3):760-772.
- Zhou, M., Gong, X., Ying, W., Chao, L., Hong, M., Wang, L., Fashui, H. (2011b). Cerium relieves the inhibition of chlorophyll biosynthesis of maize caused by magnesium deficiency. *Biological Trace Element Research* 143(1):468-477.

CAPÍTULO 3. CERIO EN EL CRECIMIENTO INICIAL Y CONCENTRACIÓN DE FITOHORMONAS Y COMPUESTOS FENÓLICOS EN PLÁNTULAS DE CULTIVARES MEXICANOS DE ARROZ

3.1. RESUMEN

Las etapas iniciales de crecimiento son de suma importancia en el desarrollo óptimo de las plantas, puesto que durante el periodo de plántula son más vulnerables diversos tipos de estrés. La adición de cerio (Ce) durante esta etapa ha mejorado el crecimiento de diversas especies, no obstante, es necesario su evaluación en cultivares mexicanos de arroz. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la aplicación de 0, 4, 8 y 12 μM Ce a plantas de arroz de los cultivares Morelos A92, A98, A210, Huimanguillo, Temporalero y Cotaxtla, en el crecimiento y concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas. Semillas de cada cultivar se colocaron en contenedores de plástico, y se trataron con 15 mL de cada tratamiento, después se colocaron tres días en oscuridad y cuatro días en luz. Después las plantas se retiraron de los contenedores y se registró la altura de planta, longitud de raíz y número de raíces. Posteriormente, se separaron en vástago y raíz, y maceraron en nitrógeno líquido. Se realizó la extracción de compuestos fenólicos y fitohormonas y se cuantificaron mediante cromatografía líquida de alta eficacia. El Ce, modifica el crecimiento inicial de plántulas de arroz, en relación con su efecto en la concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas.

Palabras clave: Cromatografía líquida de alta eficacia, tierras raras, Morelos, Huimanguillo, Temporalero y Cotaxtla.

3.2. ABSTRACT

The initial stages of growth are of utmost importance in the optimal development of plants, since during the seedling period various types of stress are more vulnerable. The addition of cerium (Ce) during this stage has improved the growth of various species, however, its evaluation in Mexican rice cultivars is necessary. The objective of this research was to evaluate the effect of the application of 0, 4, 8 and 12 μM Ce to rice plants of the cultivars Morelos A92, A98, A210, Huimanguillo, Temporalero and Cotaxtla, on the growth and concentration of phenolic compounds and phytohormones. Seeds of each cultivar were placed in plastic containers, and were treated with 15 mL of each treatment, then they were placed three days in darkness and four days in light. The plants were then removed from the containers and the plant height, root length and number of roots were recorded. Later, the stem and root were separated, and macerated in liquid nitrogen. The extraction of phenolic compounds and phytohormones was carried out and quantified by high efficiency liquid chromatography. Ce modifies the initial growth of rice seedlings, in relation to its effect on the concentration of phenolic compounds and phytohormones.

Keywords: High efficiency liquid chromatography, rare earths, Morelos, Huimanguillo, Temporalero and Cotaxtla.

3.3. INTRODUCCIÓN

En etapas iniciales de crecimiento las plantas son más vulnerables a condiciones ambientales adversas, además el adecuado crecimiento durante estas etapas influirá en el desarrollo de etapas posteriores (Aslam *et al.*, 2015).

El cerio (Ce), es un metal que pertenece al grupo de tierras raras, que, a pesar de no ser esencial en el metabolismo vegetal, su aplicación a plantas mejora el crecimiento, así como la tolerancia a factores de estrés (Pilon-Smits *et al.*, 2009). El Ce ha mejorado el crecimiento inicial de plantas de arroz (*Oryza sativa*) (Fashui, 2002; Ramírez-Olvera *et al.*, 2018), así como frijol (*Phaseolus vulgaris*) en condiciones de sequía (Salgado *et al.*, 2020). Sin embargo, es de suma importancia conocer los mecanismos por los cuales actúa y su interacción con compuestos fenólicos y fitohormonas.

Los ácidos fenólicos, están involucrados en mecanismos de tolerancia a diversos tipos de estrés biótico y abiótico, así como relacionados en procesos fisiológicos de las plantas, como la biosíntesis de lignina (Humphreys y Chapple, 2002). En tanto que las hormonas vegetales, desempeñan funciones importantes en el desarrollo de las plantas (Jianrong *et al.*, 2014). Involucradas en procesos como la división y expansión celular, floración, fructificación y la formación de semillas (Giannakoula *et al.*, 2012). El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la aplicación de 0, 4, 8 y 12 μM Ce a plantas de arroz de los cultivares Morelos A92, A98, A210, Huimanguillo y Cotaxtla en el crecimiento y concentración de compuestos fenólicos y fitohormonas.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Material vegetal y desinfección de semillas

Semillas de arroz de los cultivares Morelos A-92, A-98, A-2010, Cotaxtla, Huimanguillo y Temporalero se obtuvieron del Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas (INIFAP). Las semillas se desinfectaron mediante su inmersión en etanol al 70% durante 15 min, después se enjuagaron con agua destilada, enseguida se colocaron en NaClO 5% durante 30 min, después se colocaron en el fungicida Ridomil durante 30 min. Posteriormente 25 semillas en contenedores de plástico de 12 x 15 cm, sobre papel filtro y se adicionaron 15 mL de cada tratamiento. Se utilizó cloruro de cerio (CeCl_3) como fuente de Ce. Los contenedores con las semillas se colocaron en oscuridad por tres días a 28 °C, después a luz natural por cuatro días. Y se adicionaron cada tercer día 2 mL de cada tratamiento. En seguida, se registró la altura de planta, longitud y número de raíces.

3.4.2. Compuestos fenólicos

3.4.2.1. Extracción

Se pesaron 100 mg de tejido fresco de raíces y de vástago previamente macerado con nitrógeno líquido, y se adicionaron 200 μL de ácido clorhídrico 2 M (Meyer; Ciudad de México, México), 200 μL ácido ascórbico 0.57 M (Fermont; Monterrey, Nuevo León, México), 200 μL metanol (Fermont; Monterrey, Nuevo León, México) y 200 μL agua grado HPLC (LiChrosolv; Darmstadt, Alemania). A continuación, las muestras se colocaron en baño María a 65 °C por 20 min en el baño de agua (Thermo Scientific, 2343; Waltham, Massachusetts, Estados Unidos), inmediatamente después las muestras se retiraron del baño y se sonicaron 15 min (Cscientific, CS-UB32, Estados Unidos), después se adicionaron 100 μL metanol y se colocaron nuevamente en el baño de agua durante 10 min y se adicionaron 100 μL de metanol (Fermont; Monterrey, Nuevo

León, México). Posteriormente, se centrifugaron a 4000 rpm (Hermile, Z233MK-2; Wehingen, Alemania), se colectó el sobrenadante en un tubo nuevo, se adicionó 1 mL de agua grado HPLC y se centrifugó a 4000 rpm durante 5 min, después se colectó nuevamente el sobrenadante y se adicionó 1 mL agua grado HPLC, se centrifugó el sobrenadante obtenido se aforó a 5 mL con agua grado HPLC. Después, las muestras se filtraron en membranas de politetrafluoroetileno de 0.45 μm (Whatman; Amersham, Inglaterra), en el filtrado resultante se realizó el análisis cromatógrafo.

3.4.2.2. Análisis cromatográfico

El análisis realizó en un cromatógrafo Agilent 1200 con detector UV de arreglo de diodos (Agilent Technologies, 1200; Santa Clara, California, Estados Unidos), y las muestras se analizaron en una columna C18 (Dionex; aclaim 120, Sunnyvale, California, Estados Unidos). El análisis se realizó por gradientes con la mezcla de la solución A y B. Las cuales consistieron en agua HPLC acidificada con ácido fosfórico al 0.1% (solución A), y metanol (solución B). El gradiente consistió en 0 min, A 90%, B 10%; 3 min A 85% B 15%, 4 min A 71% B 29%, 35 min A 10% B 90% y 95 min 75% B 25%. El volumen de inyección consistió en 50 μL , con flujo de 1.3 mL, y temperatura 30 °C. La cuantificación de los metabolitos se realizó mediante los estándares de referencia, ácido *trans* ferúlico $\geq 99\%$, (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), ácido *trans-p*-cumárico pureza $\geq 98\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), (-)-epicatequina pureza a $\geq 90\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), catequina 96.1% (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos) L-ácido ascórbico pureza $\geq 99\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), ácido vanílico $\geq 98.2\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos) y ácido salicílico $\geq 99.9\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos).

3.4.3. Fitohormonas

3.4.3.1. Extracción

Se tomaron 100 mg de tejido macerado de vástago y raíz y se adicionaron 500 μL de solución de extracción, la cual contenía 2-propanol (Baker; Memphis, Tennessee, Estados Unidos), agua HPLC (LiChrosolv; Darmstadt, Alemania), ácido clorhídrico concentrado (Meyer; Ciudad de México, México) (2:1:0.002). Inmediatamente después, las muestras se sonicaron (Cscientific, CS-UB32, Estados Unidos) durante 30 min. Después, a cada muestra se adicionaron 1000 μL de diclorometano grado HPLC (Fermon; Monterrey, México), y se centrifugó a 8000 rpm durante 10 min. Se tomó la fase orgánica (inferior) y se evaporó totalmente el disolvente. Después, se agregaron 500 μL de metanol filtrado, el resultante se filtró en membranas de politetrafluoroetileno de 0.45 μm (Whatman; Amersham, Inglaterra), y se realizó en el cromatógrafo.

3.4.3.2. Análisis cromatográfico

El análisis realizó en los cultivares de arroz que presentaron respuestas contrastantes en el crecimiento, después del tratamiento con Ce. Para esto se utilizó el cromatógrafo Agilent 1200, con detector UV (Agilent Technologies, 1200; Santa Clara, California, Estados Unidos), se utilizó la columna C8 (Zorbax; Agilent, Santa Clara, California, Estados Unidos). La fase móvil consistió en acetonitrilo grado HPLC (Baker; Memphis, Tennessee, Estados Unidos) al 20%, y agua grado HPLC al 80% acidificada con ácido trifluoroacético 0.1% (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos). Se inyectaron 20 μL de cada muestra, con flujo de 2 mL min^{-1} . Se utilizaron los estándares, ácido indolacético $\geq 98\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), (+)-ácido abscísico $\geq 98\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), kinetina $\geq 98.2\%$ (Sigma Aldrich; San Luis, Misuri, Estados Unidos), como referencia.

3.4.4. Análisis estadístico

Se empleó un diseño completamente al azar y realizó análisis de varianza, así como la comparación de medias con la prueba de Duncan, con un nivel de significancia de $\alpha=0.05$. Utilizando los procedimientos estadísticos del paquete estadístico SAS 9.3 (SAS, 2011).

3.5. RESULTADOS

La altura de planta no se modificó de los cultivares Morelos A92 (**Figura 1A**), Morelos A98 (**Figura 1B**) y Huimanguillo (**Figura 1D**), no se modificó bajo ninguna dosis evaluada. Por otro lado, la dosis 12 μM Ce redujo en 14.06% la altura de planta del cultivar Morelos A2010 (**Figura 1C**), y la aplicación de 8 μM Ce disminuyó en 26.56% la altura de planta del cultivar Temporalero (**Figura 1E**). La concentración 4 μM Ce aumentó la altura de planta del cultivar Cotaxtla en 41.82% (**Figura 1F**).

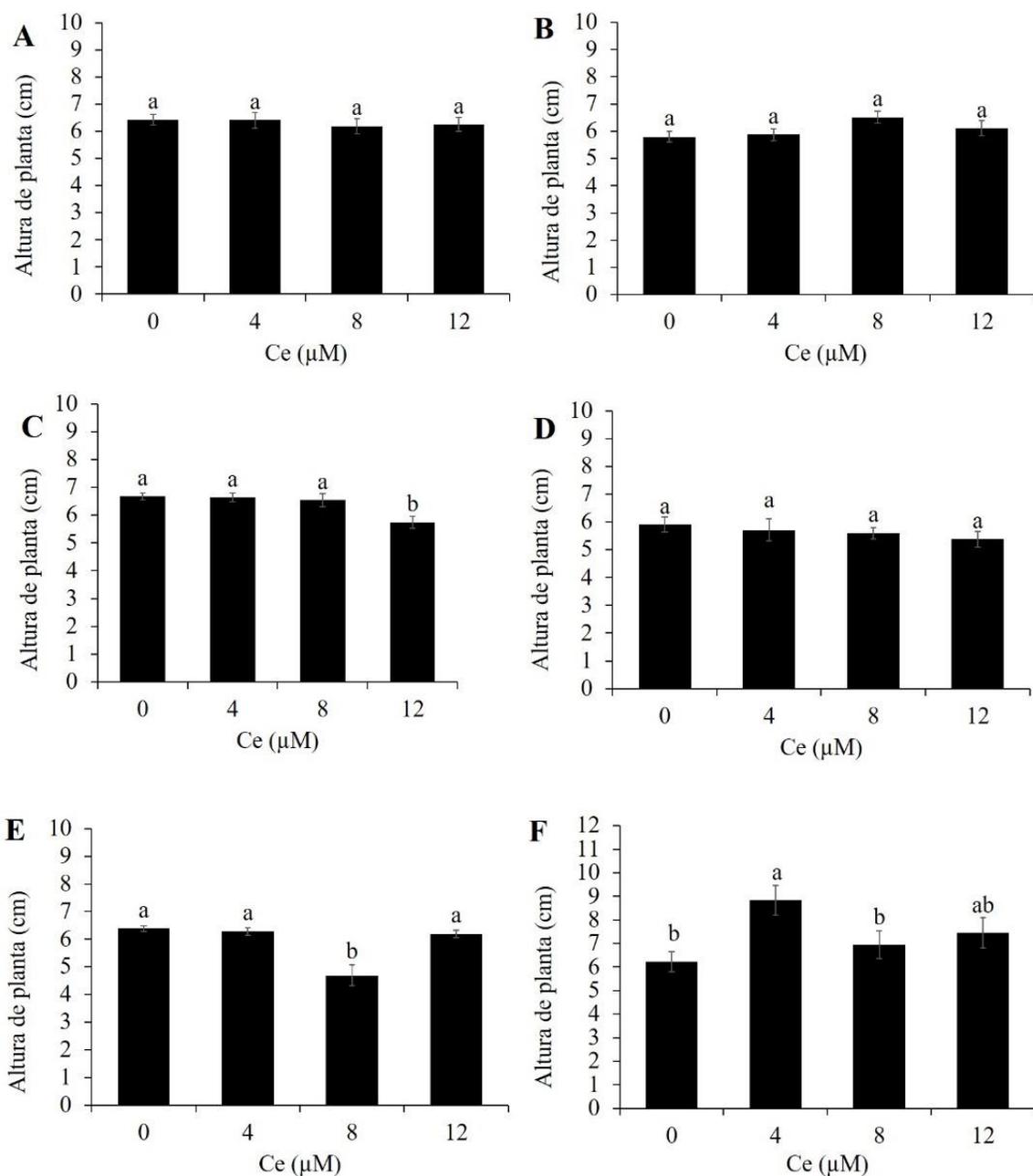


Figura 1. Altura de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La aplicación de 4 y 8 μM Ce incrementaron significativamente la longitud de raíz del cultivar Morelos A92 en 27.10 y 24.25%, respectivamente (**Figura 2A**). Así también, las concentraciones 4, 8 y 12 μM Ce aumentaron la longitud de raíz del cultivar Morelos A98 en 37.33, 52.83 y 38.72% (**Figura 2B**). La aplicación 8 μM Ce al cultivar Morelos A2010 incrementó en 26.84% (**Figura 2C**). La concentración 4 μM Ce aumentó en 75.65% la longitud de raíz del cultivar Huimanguillo (**Figura 2D**). La concentración 8 μM Ce redujo en 19.51% la longitud del cultivar Temporaleo en 19.51% (**Figura 2E**). Ninguna dosis evaluada modificó significativamente la longitud de raíz del cultivar Cotaxtla (**Figura 2F**).

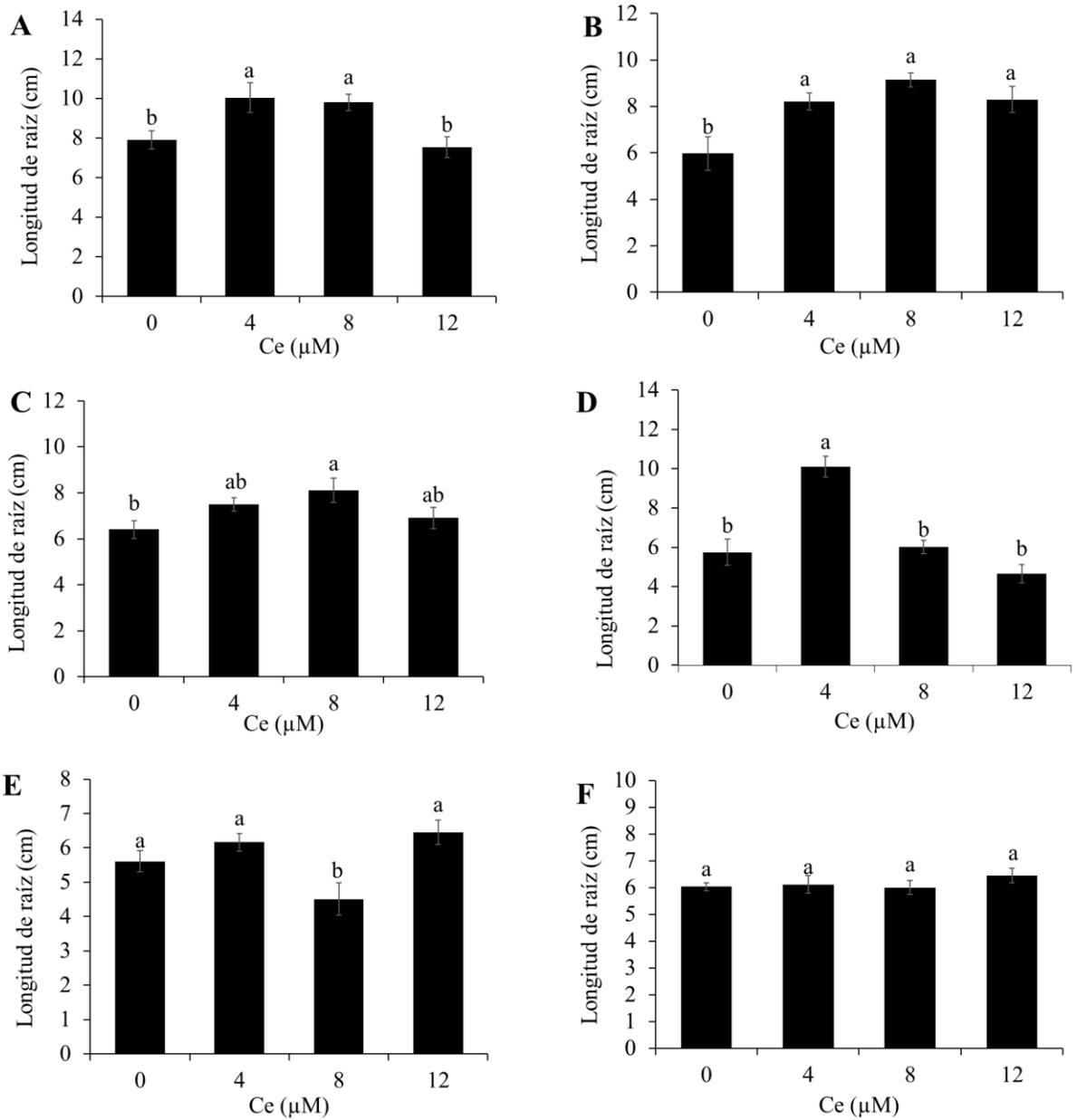


Figura 2. Longitud de raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La adición de 4, 8 y 12 μM Ce, no modificaron significativamente el número de raíces de los cultivares Morelos A92 (**Figura 3A**), Morelos A98 (**Figura 3B**) y Huimanguillo (**Figura 3D**). En tanto, que las tres concentraciones evaluadas (4, 8 y 12 μM Ce), aumentaron en 21.50, 27.05, 31.86% la longitud de raíz del cultivar Morelos A2010 (**Figura 3C**), y en 56.74, 49.39 y 42.04% el número de raíces del cultivar Cotaxtla (**Figura 3F**). La concentración 12 μM Ce incrementó en 50% el número de raíces del cultivar Temporalero (**Figura 3E**).

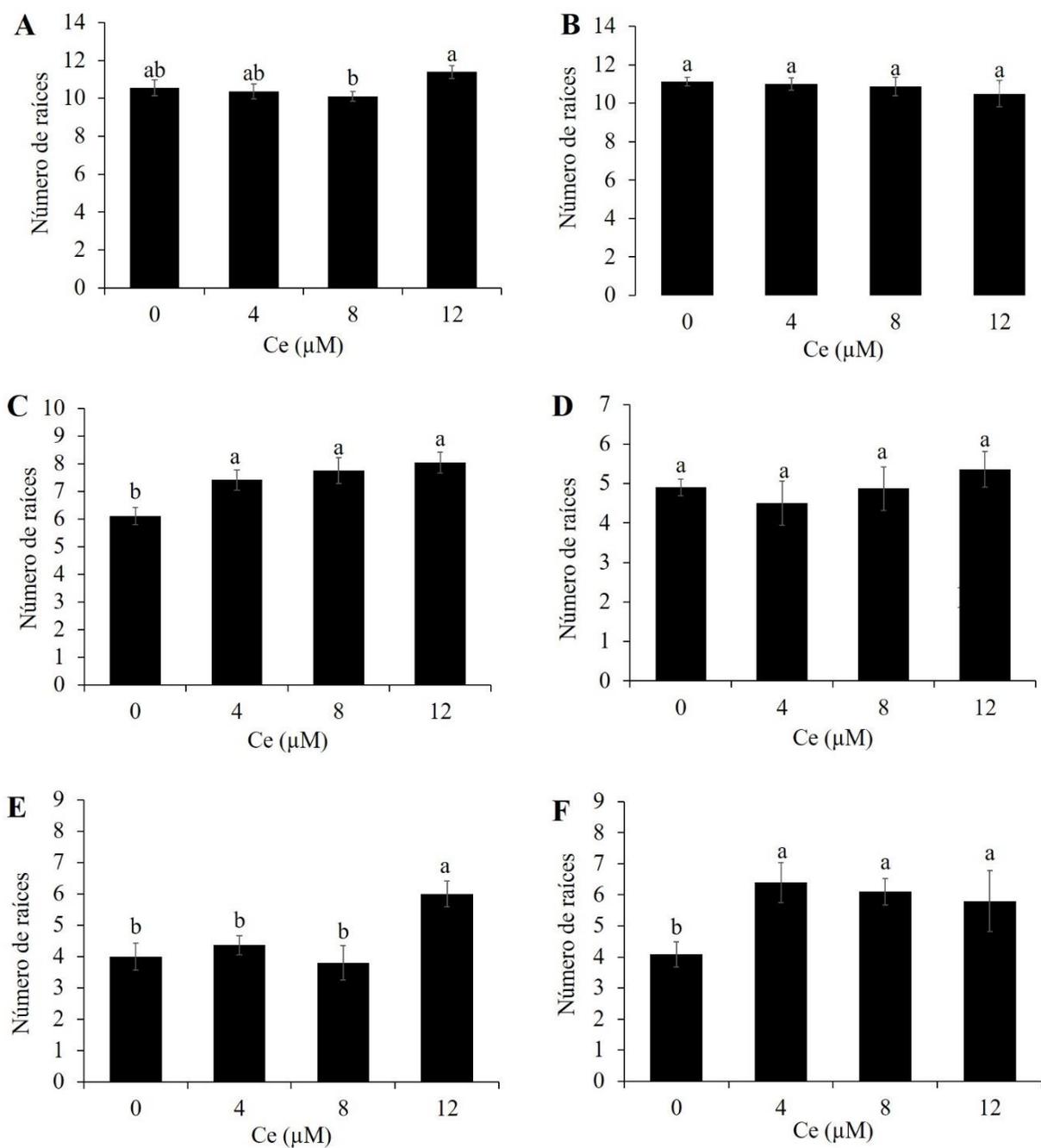


Figura 3. Número de raíces de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), Morelos A-2010 (C), Huimanguillo (D), Temporalero (E) y Cotaxtla (F), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$).

La concentración de ácido *trans* ferúlico en raíz del cultivar Morelos A92 no se modificó bajo ninguna dosis evaluada, mientras que la aplicación de 12 μM Ce incrementó en casi cuatro veces la concentración en vástago (**Figura 4A**). En el cultivar Huimanguillo (**Figura 4B**), la concentración en vástago no se modificó significativamente bajo ninguna dosis, mientras que en raíz la concentración 4 μM Ce redujo en 50.67% la concentración, y la aplicación de 12 μM Ce aumentó en 28.07% la concentración. En tanto, que los tratamientos 4 y 12 μM Ce a plantas del cultivar Cotaxtla (**Figura 4C**), redujeron en 26.28 y 21.59% la concentración de ácido *trans* ferúlico

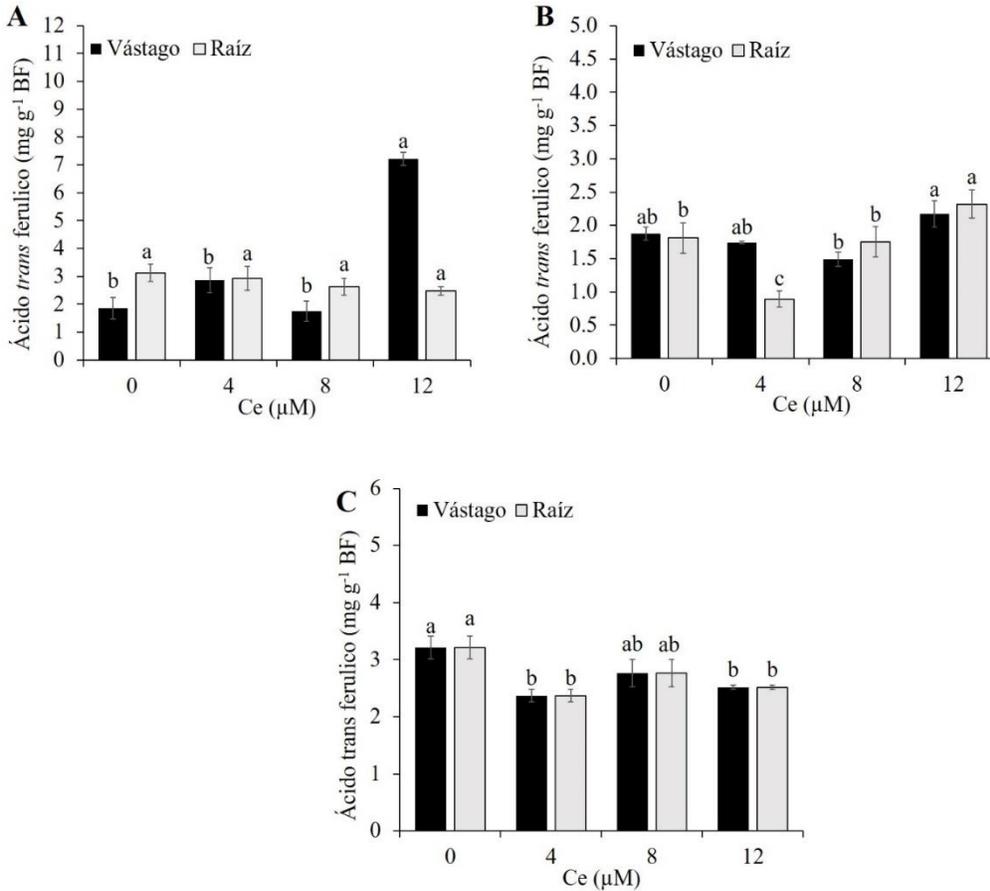


Figura 4. Concentración de ácido *trans* ferúlico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias ± SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de ácido *trans-p*-cumárico en vástago y raíz del cultivar Morelos A98 no se modificó bajo ningún tratamiento (**Figura 5A**). La aplicación de Ce al cultivar Huimanguillo (**Figura 5B**), no tuvo efecto en la concentración en vástago, mientras que en raíz la aplicación 4 μM Ce redujo en 41.78% la concentración. En tanto que en el cultivar Cotaxtla (**Figura 5C**), la adición de 4 y 8 μM Ce redujeron en 68.55 y 40.94% la concentración del ácido *trans-p*-cumárico en raíz.

La concentración de ácido *trans-p*-cumárico en vástago y raíz del cultivar Morelos A98 no se modificó bajo ningún tratamiento (**Figura 5A**). La aplicación de Ce al cultivar Huimanguillo (**Figura 5B**), no tuvo efecto en la concentración en vástago, mientras que en raíz la aplicación 4 μM Ce redujo en 41.78% la concentración. En tanto que en el cultivar Cotaxtla (**Figura 5C**), la adición de 4 y 8 μM Ce redujeron en 68.55 y 40.94% la concentración del ácido *trans-p*-cumárico en raíz.

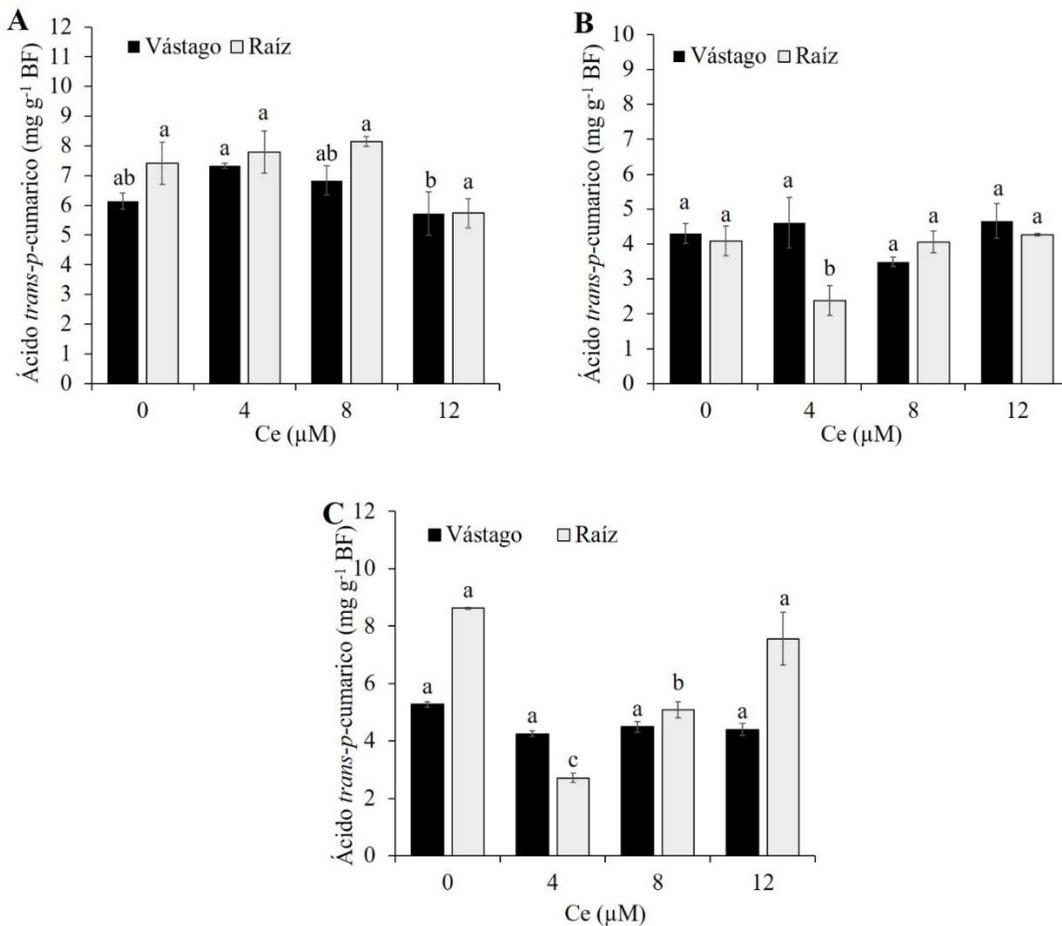


Figura 5. Concentración de ácido *trans-p*-cumárico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca

La concentración de epicatequina en el cultivar Morelos A98 (**Figura 6A**), incrementó con la aplicación de 4 y 8 μM Ce en 29.67 y 26.88% en vástago, sin presentar efectos significativos en raíz. La concentración de epicatequina en vástago no se modificó en el cultivar Huimanguillo (**Figura 6B**), y en raíz se redujo con la aplicación de 4 y 12 μM Ce en 42.42 y 50.37%. En el cultivar Cotaxtla (**Figura 6C**), la dosis 12 μM Ce redujo en 11.49% la concentración de epicatequina en vástago, y la aplicación de 4 y 12 μM Ce disminuyó en 58.01 y 36.14% la concentración en raíz.

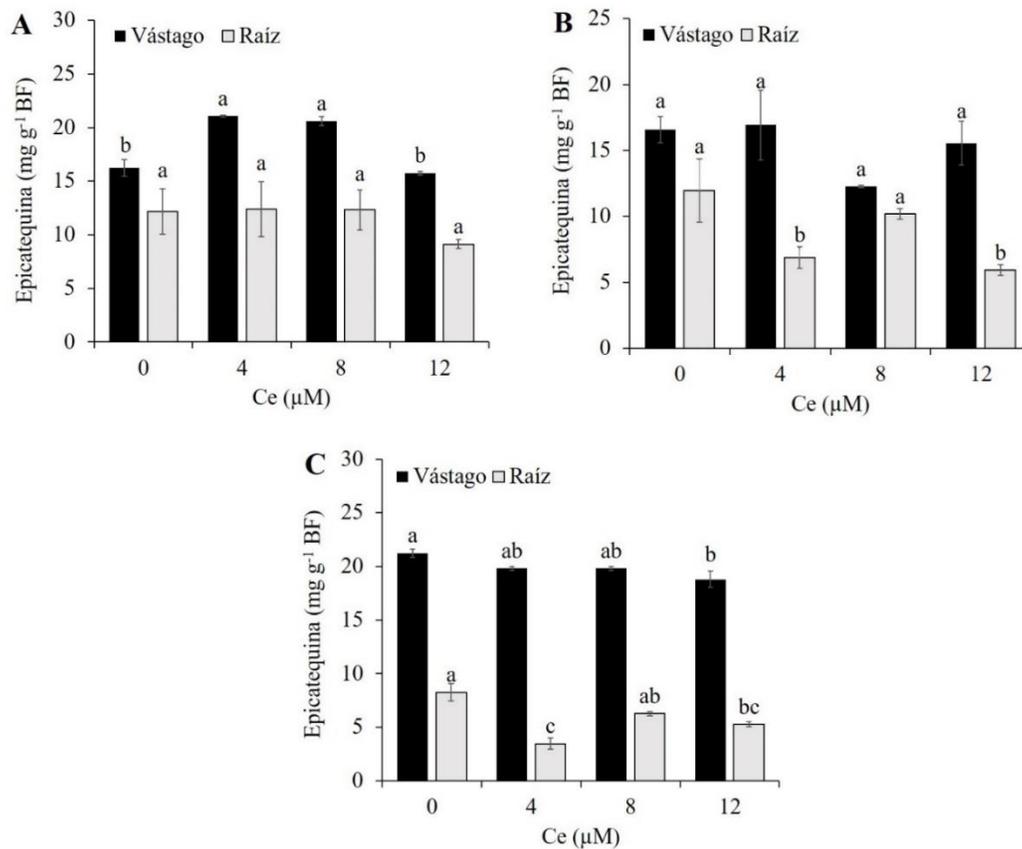


Figura 6. Concentración de epicatequina en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de catequina en el cultivar Morelos A98 (**Figura 7A**), incrementó con la aplicación de 4 μM Ce en 47.89% en vástago y se redujo en raíz en 44.94% con la adición de 12 μM Ce. En el cultivar Huimanguillo (**Figura 7B**), la adición de 8 y 12 μM Ce redujo en 29.11 y 27.15% la concentración de catequina en vástago, sin mostrar efectos significativos en raíz. En el cultivar Cotaxtla (**Figura 7B**), la concentración de catequina se redujo en vástago con la adición de 4, 8 y 12 μM Ce en 64.47, 78.05 y 65.10 %, y en raíz la adición de 4 μM Ce disminuyó en 61.80% la concentración.

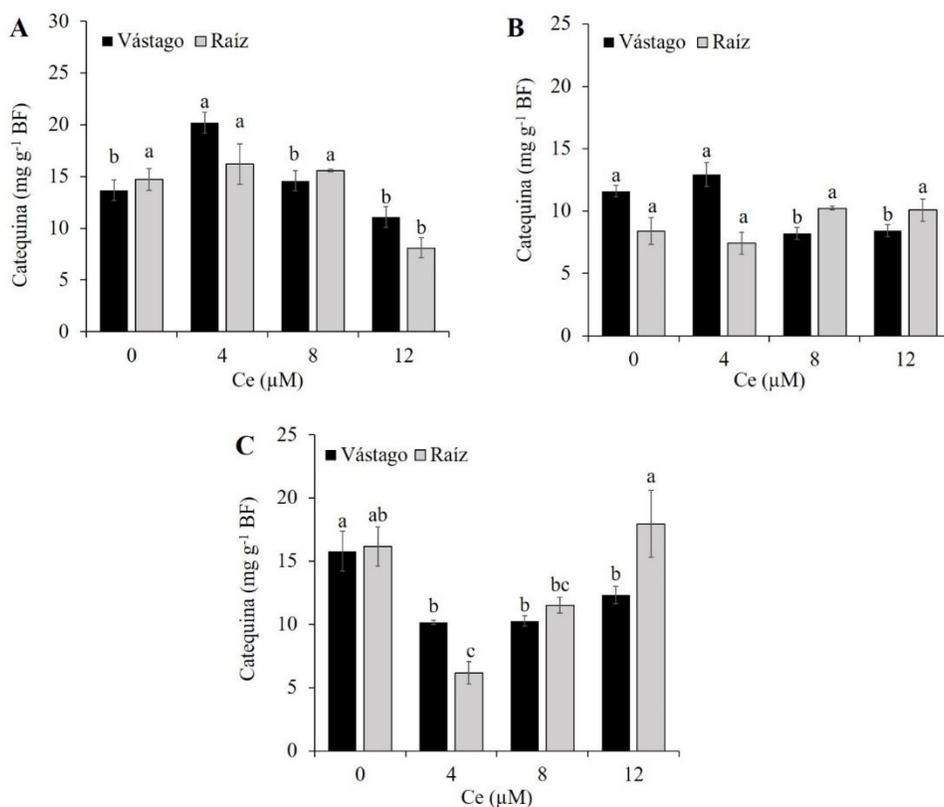


Figura 7. Concentración de catequina en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm DE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de ácido ascórbico en plantas de arroz del cultivar Morelos A-98 incrementó en 53.94% con la adición de 8 μM Ce, y se redujo en 49.98% con la aplicación de 12 μM Ce, sin mostrar cambios en la concentración en raíz (**Figura 8A**). La concentración en raíz del cultivar Huimanguillo (**Figura 8B**), se redujo significativamente en 17.54%. con la adición de 4 μM Ce. Mientras que la concentración en vástago en el cultivar Cotaxtla (**Figura 8C**), se redujo con la adición de 4, 8 y 12 μM Ce en 20.53, 22.78 y 17.04%; en raíz la adición de 4 y 8 μM Ce redujo en 66.75 y 29.24%.

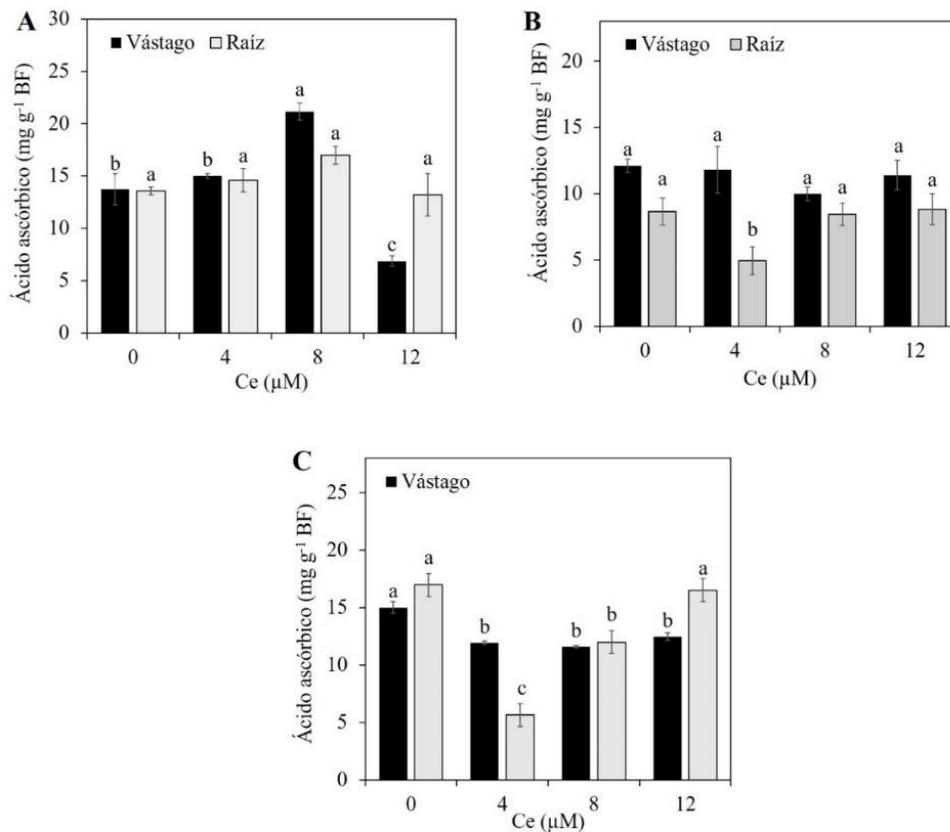


Figura 8. Concentración de ácido ascórbico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de ácido vanílico en el cultivar Morelos A98 (**Figura 9A**), no se modificó en vástago bajo ninguna concentración de Ce, en raíz la concentración 12 μM Ce redujo en 34.85% la concentración de ácido vanílico. De manera similar la concentración en vástago del cultivar Huimanguillo (**Figura 9B**), no se modificó bajo ningún tratamiento, y en raíz la concentración 4 μM Ce disminuyó en 40.04% la concentración. En el cultivar Cotaxtla (**Figura 9C**), la concentración de ácido vainílico no se modificó en vástago con los tratamientos con Ce; en raíz, la edición de 4 μM Ce disminuyó en 59.90% la concentración e incrementó significativamente con la adición de 12 μM Ce respecto al tratamiento testigo.

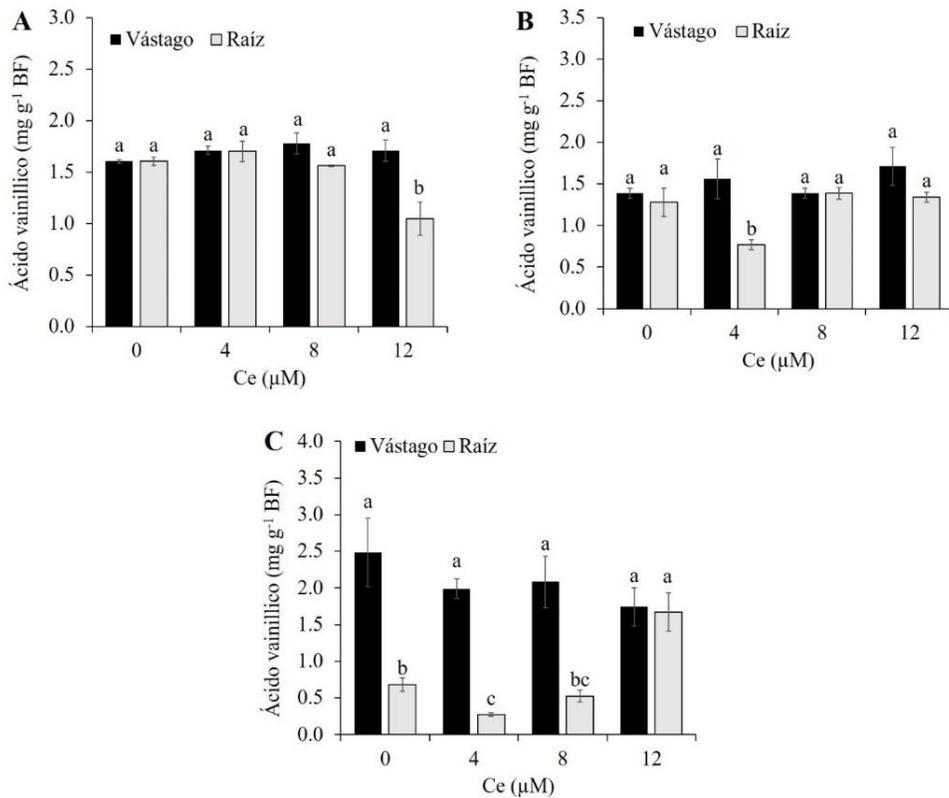


Figura 9. Concentración de ácido vanílico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de ácido salicílico en plantas de arroz del cultivar Morelos A98 (**Figura 10A**), no se modificó en vástago, mientras que en raíz la adición de 12 μM Ce, redujo en 38.19% la concentración. En el cultivar Huimanguillo (**Figura 10B**), la aplicación de 4 μM Ce incrementó en 11.40% la concentración de ácido salicílico en vástago, y redujo en raíz la concentración en 32.33%. La concentración en vástago del cultivar Cotaxtla (**Figura 10C**), no se modificó, y en raíz la adición de 4 y 8 μM Ce redujo en 64.80 y 44.65% la concentración.

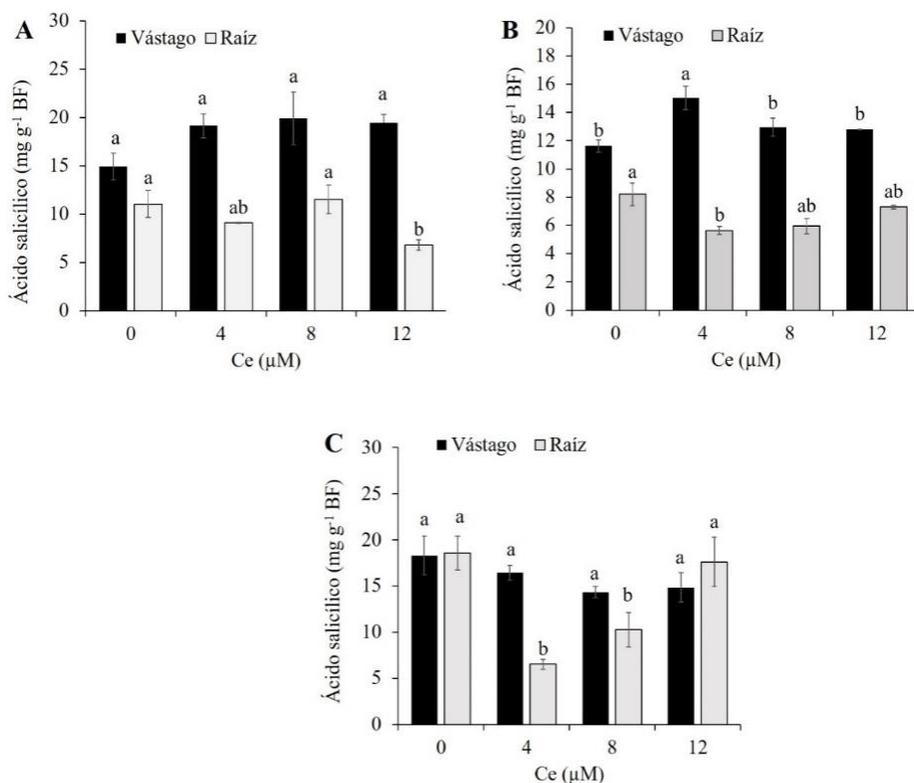


Figura 10. Concentración de ácido salicílico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-98 (A), Huimanguillo (B), y Cotaxtla (C), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm DE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

En el cultivar Morelos A92, la concentración del ácido indolacético en vástago (**Figura 11A**), se redujo con la aplicación de 4, 8 y 12 μM Ce en 47.57, 38.99 y 41.71% respectivamente, mientras que la concentración en raíz se redujo en 57.31 y 52.52% con la adición de 8 y 12 μM Ce. En tanto que en el cultivar Morelos A98, la concentración incrementó en vástago a la aplicación de 52.67% 4 μM Ce y en raíz la aplicación de 12 μM Ce aumento en 73.14%.

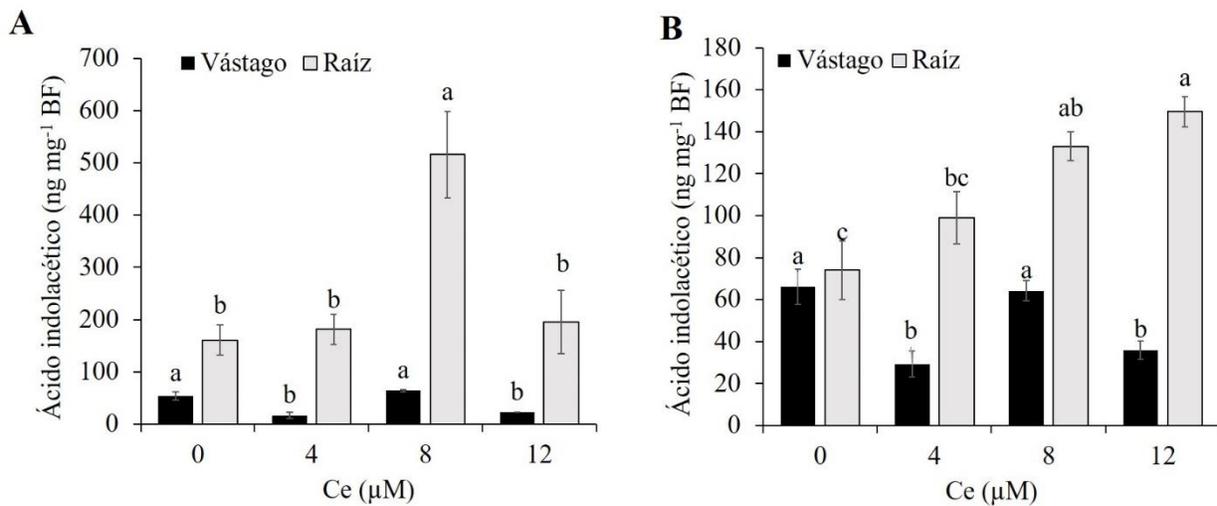


Figura 11. Concentración de ácido indolacético en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias \pm SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

La concentración de ácido abscísico en plantas de arroz cv. Morelos A-92 (**Figura 12A**), presentó una reducción significativa en todas las dosis evaluadas. Mientras que en raíz el tratamiento 12 μM Ce, no presento efectos significativos, en relación al tratamiento testigo. De manera similar esta tendencia se obtuvo en el cultivar Morelos A98 (**Figura 12B**). Así como presentar un aumento significativo en la concentración del ácido a la aplicación de 4 μM Ce.

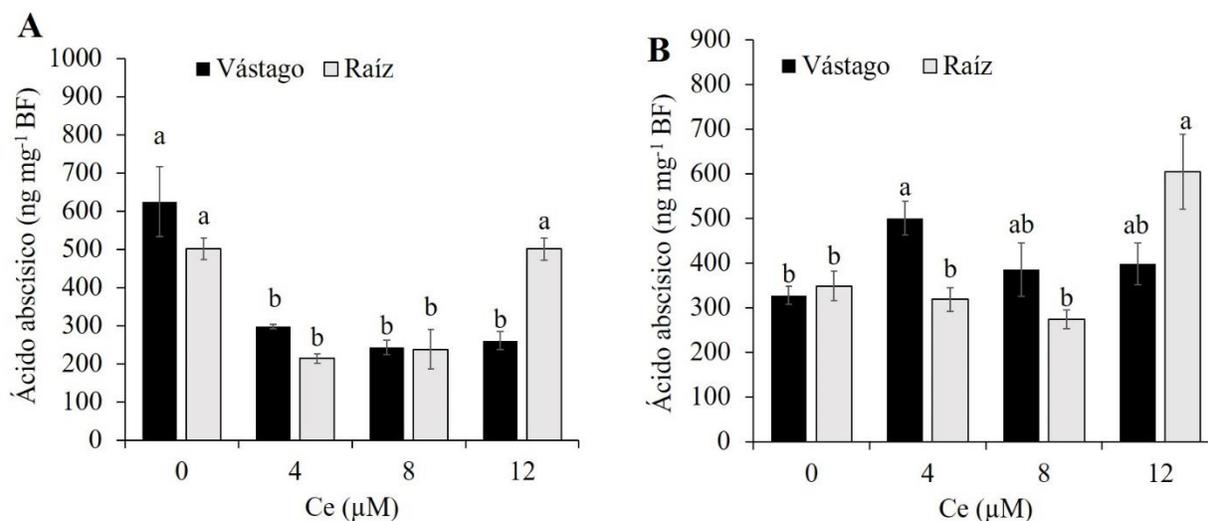


Figura 12. Concentración de ácido abscísico en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con 0, 4, 8 y 12 μM Ce. Medias ± SE con letras distintas en cada subfigura y variable indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

En el cultivar Morelos A92 (**Figura 13A**), la adición de 8 μM Ce en vástago aumentó siete veces más la concentración de kinetina; mientras que, en raíz la aplicación de 4 y 8 μM Ce la redujo en 35.10 y 13.15%. En tanto, en el cultivar Morelos A98 (**Figura 13B**), la aplicación de 8 μM Ce aumentó en 63.97% la concentración de kinetina en vástago, y la adición de 12 μM Ce la aumentó en 68.90% en raíz.

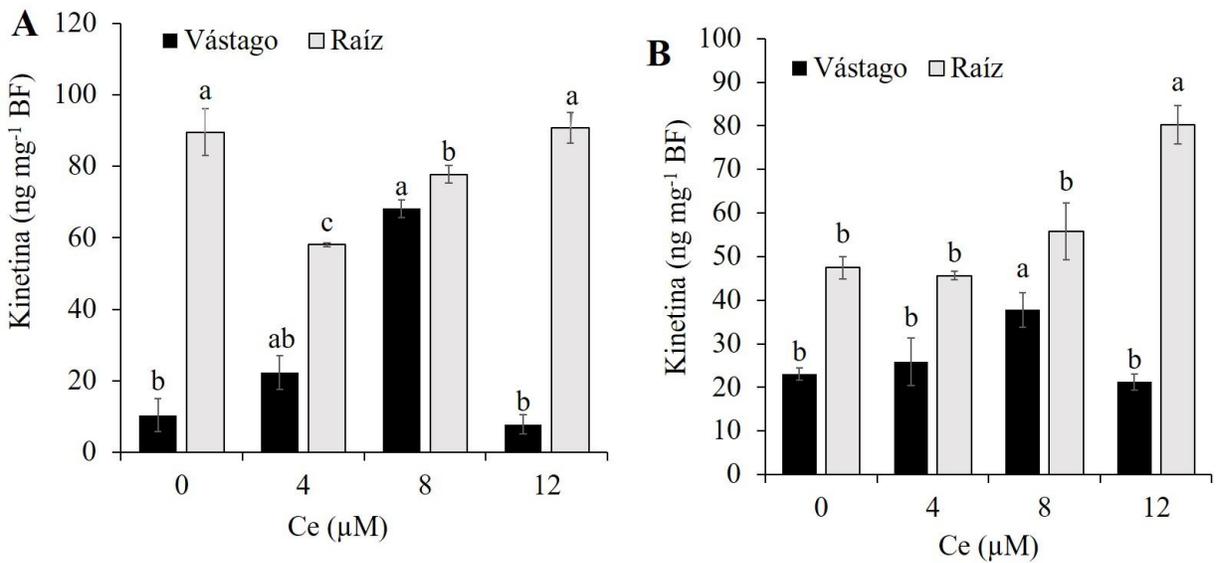


Figura 13. Concentración de kinetina en vástago y raíz de plantas de arroz de los cultivares Morelos A-92 (A), Morelos A-98 (B), tratadas con 0, 4, 8 y 12 µM Ce. Medias ± SE con letras distintas indican en cada subfigura y variable diferencias estadísticas entre tratamientos (Duncan, $P \leq 0.05$). BF: Biomasa Fresca.

3.6. DISCUSIÓN

El adecuado desarrollo en etapas iniciales de plantas de arroz, es de suma importancia en su desarrollo posterior, al influir en la producción de macollos, la formación de granos y el rendimiento (Faruk *et al.*, 2009; Aslam *et al.*, 2015). El Ce ha mostrado mejorar el crecimiento durante estas etapas. Dichos efectos en el crecimiento están relacionados con cambios en la concentración y actividad de metabolitos.

En esta investigación la aplicación de Ce en etapas iniciales de seis cultivares mexicanos de arroz, mostró diferentes respuestas en el crecimiento, en función del cultivar y dosis de Ce evaluada. En la variable altura de planta, únicamente el cultivar Cotaxtla presentó un incremento significativo en la altura (**Figura 1F**); por otro lado, la adición de Ce a los cultivares Huimanguillo (**Figura 1D**)

y Temporalero (**Figura 1E**) redujo la altura de planta. No obstante, en esta investigación, la adición de Ce incrementó la concentración de citocininas en vástago en más del 100% (**Figura 13**). Las citoquininas, tienen influencia en el crecimiento vegetal, como es la división, y el crecimiento de brotes ([Kieber y Schaller, 2014](#)).

Respecto a la longitud de raíz, el Ce incrementó la longitud en cuatro de los seis cultivares evaluados (**Figura 2**). Además, de aumentar el número de raíces en los cultivares Morelos A2010 (**Figura 3C**), Temporalero (**Figura 3E**) y Cotaxtla (**Figura 3F**). Lo cual está relacionado al efecto de Ce en la concentración de fitohormonas. Se ha reportado que otros elementos del grupo de las tierras raras como el lantano, estimulan la expresión de los genes relacionados con la biosíntesis de auxinas, además de modificar el transporte de éstas mediado por los transportadores de entrada y salida PIN, lo que cambia la distribución de raíces laterales, y crecimiento de la raíz primaria ([Liu et al., 2016](#); [Liu et al., 2017](#)). En esta investigación, la adición de Ce incrementó en más del 100% la concentración de ácido indoaacético en raíz en los cultivares Morelos A92 y A98 (**Figura 11**). Así también, la concentración de ácido abscísico (ABA) se redujo después de la adición de Ce. El ABA, regula el crecimiento de la raíz primaria y lateral de ramificación en las plantas ([Sun et al., 2018](#)), altas concentración inhiben el crecimiento de la raíz, al reducir la división celular y existe relación inversa con la concentración de AIA, al incrementar la concentración de ABA se reducen los niveles de auxina en raíces y por tanto el crecimiento. De manera coincidente, en esta investigación, la aplicación de Ce redujo la concentración de ABA hasta 57.31% en el cultivar Morelos A92 (**Figura 12A**).

Los compuestos fenólicos son metabolitos secundarios de importancia en el metabolismo y defensa vegetal, así como en la recuperación a condiciones de estrés ([Albergaria et al., 2020](#)). En cereales, se encuentran unidos principalmente a la pared celular ([Kumar y Pruthi, 2014](#)). Además,

los compuestos fenólicos son de importancia en la regulación del crecimiento de las plantas (Kubalt, 2016). En esta investigación, la concentración de compuestos fenólicos se modificó en función de la dosis de Ce evaluada y el órgano de la plántula (raíz o vástago).

El ácido ferúlico, está presente en los componentes de la pared celular de las plantas, y participa en la formación de lignina (Kumar y Pruthi, 2014). Tiene influencia en el crecimiento de la raíz, asociado a cambios en la lignificación y composición de la lignina (Salvador *et al.*, 2013), mayor cantidad de lignina genera lignificaciones en la pared celular y reduce en crecimiento de raíz. En esta investigación, la adición de 4 μM Ce al cultivar Huimanguillo, redujo significativamente la concentración de ácido ferúlico (**Figura 4B**) e incrementó la longitud de raíz (**Figura 2D**).

La epicatequina pertenece a un grupo los flavonoides, sus efectos en el metabolismo vegetal están relacionados con el efecto e interacción con enzimas, además de reducir los radicales libres y las especies reactivas de oxígeno (Prakash *et al.*, 2019). En esta investigación, la aplicación de Ce al cultivar Morelos A98, incrementó la concentración de epicatequina en vástago, a las dosis 4 y 8 μM Ce (**Figura 6A**). De manera similar, en este cultivar, la dosis 4 μM Ce aumentó la concentración de catequina en vástago (**Figura 7A**). Las catequinas, tienen actividad antioxidante al nivel celular, al estar relacionadas con la reducción de la oxidación intracelular y la peroxidación lipídica (Yiu *et al.*, 2012).

De manera similar, el ácido ascórbico, es un antioxidante presente en todos los compartimientos celulares, incluido el apoplasto. El cual es cofactor de enzimas involucradas en la fotosíntesis y regula la biosíntesis de hormonas y regeneración de antioxidantes, la división y el crecimiento celular (Smirnoff, 2020). En vástago del cultivar Morelos A98 el tratamiento, 8 μM Ce incrementó significativamente la concentración (**Figura 8A**), además este tratamiento mejoró el crecimiento de raíz, lo cual puede deberse a la relación del ácido ascórbico y la expansión celular. Al respecto

se ha informado que la Ce aumenta la actividad de la enzima ascorbato peroxidasa (Zheng y Guo, 2018).

El ácido salicílico, influye en la germinación de semillas, el crecimiento celular, la respiración y el cierre de estomas (Sharma *et al.*, 2020). En esta investigación la adición de 4 μ M Ce aumentó la concentración de ácido salicílico en vástago del cultivar Huimanguillo (**Figura 10A**).

3.7. CONCLUSIÓN

La aplicación de Ce modifica el crecimiento y la concentración de metabolitos en función del cultivar de arroz y la dosis evaluada. El Ce incrementa la altura de planta de los cultivares Temporalero y Cotaxtla, aumenta la longitud de raíz de los cultivares Morelos 92, A98, A210 y Huimanguillo, en tanto que reduce la longitud el cultivar Temporalero. El número de raíces aumenta con la adición de Ce en los cultivares Huimanguillo, Temporalero y Cotaxtla. El Ce modificó la concentración de epicatequina, catequina, ácido ascórbico, ácido vanílico, ácido salicílico ácido indoacético, ácido abscísico y kinetina en vástago y raíz.

3.8. LITERATURA CITADA

- Albergaria, E. T., Oliveira, A.F. M., Albuquerque, U.P. (2020). The effect of water deficit stress on the composition of phenolic compounds in medicinal plants. *South African Journal of Botany*, 131: 12-17.
- Aslam, M.M., Zeeshan, M., Irum, A., Hassan, M.U., Ali, S., Hussain, R., Rashid, M.F. (2015). Influence of seedling age and nitrogen rates on productivity of rice (*Oryza sativa* L.): A review. *American Journal of Plant Sciences*, 6: 1361.
- Faruk, M. O., Rahman, M. A., Hasan, M. A. (2009). Effect of seedling age and number of seedling per hill on the yield and yield contributing characters of BRRRI Dhan 33. *International Journal of Sustainable Crop Production*, 4: 58-61.
- Fashui, H. (2002). Study on the mechanism of cerium nitrate effects on germination of aged rice seed. *Biological Trace Element Research*, 87(1): 191-200.
- Giannakoula, A.E., Ilias, I.F., Maksimović, J. J. D., Maksimović, V. M., Živanović, B. D. (2012). The effects of plant growth regulators on growth, yield, and phenolic profile of lentil plants. *Journal of Food Composition and Analysis*, 28(1): 46-53.

- Humphreys, J. M., Chapple, C. (2002). Rewriting the lignin roadmap. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3): 224-229.
- Jianrong, W.A.N.G., Lei, W. A. N. G., Ting, H. U., Wenchao, L. I., Shaowu, X. U. E. (2014). Effects of lanthanum on abscisic acid regulation of root growth in Arabidopsis. *Journal of Rare Earths*, 32(1): 78-82.
- Kieber, J. J., Schaller, G. E. (2014). Cytokinins. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 12.
- Kubalt, K. (2016). The role of phenolic compounds in plant resistance. *Biotechnology and Food Sciences*, 80 (2): 97-108.
- Kumar, N. Pruthi, V. (2014). Potential applications of ferulic acid from natural sources. *Biotechnology Reports*, 4: 86-93.
- Liu, Y. Y., Wang, R. L., Zhang, P., Sun, L. L., Xu, J. (2016). Involvement of reactive oxygen species in lanthanum-induced inhibition of primary root growth. *Journal of Experimental Botany*, 67(21): 6149-6159.
- Liu, Y., Sun, L., Zhang, P., Wan, J., Wang, R., Xu, J. (2017). Lanthanum inhibits primary root growth by repressing auxin carrier abundances in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1661.
- Pilon-Smits, E. A, Quinn C. F, Tapken W, Malagoli M, Schiavon M. (2009). Physiological functions of beneficial elements. *Current Opinion in Plant Biology* 12(3): 267-274.
- Prakash, M., Basavaraj, B.V., Murthy, K. C. (2019). Biological functions of epicatechin: Plant cell to human cell health. *Journal of Functional Foods*, 52: 14-24.
- Ramírez-Olvera, S. M., Trejo-Téllez, L. I., García-Morales, S., Pérez-Sato, J. A., Gómez-Merino, F. C. (2018). Cerium enhances germination and shoot growth, and alters mineral nutrient concentration in rice. *PLoS One*, 13(3): e0194691.
- Salgado, O. G. G., Teodoro, J. C., Alvarenga, J. P., de Oliveira, C., de Carvalho, T. S., Domiciano, D., Guilherme, L. R. G. (2020). Cerium alleviates drought-induced stress in *Phaseolus vulgaris*. *Journal of Rare Earths*, 38(3): 324-331.
- Salvador, V. H., Lima, R. B., dos Santos, W. D., Soares, A. R., Böhm, P. A. F., Marchiosi, R., Ferrarese-Filho, O. (2013). Cinnamic acid increases lignin production and inhibits soybean root growth. *PLoS One*, 8(7): e69105.
- SAS. 2011. Institute. Statistical Analysis System version 9.3. User's Guide. Cary, NC.
- Sharma, A., Sidhu, G. P. S., Araniti, F., Bali, A. S., Shahzad, B., Tripathi, D. K., Landi, M. (2020). The role of salicylic acid in plants exposed to heavy metals. *Molecules*, 25(3): 540.
- Smirnoff, N. (2000). Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule. *Current Opinion in Plant Biology*, 3(3): 229-235.

- Sun, L. R., Wang, Y. B., He, S. B., Hao, F. S. (2018). Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth. *Plant Signaling & Behavior*, 13(9): e1500069.
- Yiu, J. C., Tseng, M. J., Liu, C. W., Kuo, C. T. (2012). Modulation of NaCl stress in *Capsicum annuum* L. seedlings by catechin. *Scientia Horticulturae*, 134: 200-209.
- Zheng, M., Guo, Y. (2018). Cerium improves the vase life of *Dianthus caryophyllus* cut flower by regulating the ascorbate and glutathione metabolism. *Scientia Horticulturae*, 240: 492-495.

CONCLUSIÓN GENERAL

El uso de los elementos benéficos en la agricultura, ha aumentado en los últimos años, y su aplicación tiene influencia en el metabolismo vegetal, además de mejorar la tolerancia a factores de estrés. En esta investigación, la aplicación de Si y Ce modificó el crecimiento, la concentración de biomoléculas y nutrimentos en función del estado de la planta (bajo estrés y sin estrés osmótico), así como el cultivar de arroz evaluado. Así mismo, ambos elementos (Si y Ce), modifican de forma positiva la concentración de biomoléculas de importancia en la tolerancia al estrés por sequía. No obstante, es de suma importancia continuar la investigación de estos elementos para determinar los mecanismos por los cuales tienen influencia el metabolismo vegetal.