UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA

FACULTAD DE AGRONOMÍA



"EL SELENIO EN LA PRODUCCIÓN DE QUINUA (Chenopodium quinoa Willd) BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO"

TESIS PARA OPTAR TÍTULO DE: INGENIERA AGRÓNOMA

MARIA BELEN ROMERO POMA

LIMA – PERÚ

2022

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA FACULTAD DE AGRONOMÍA

"EL SELENIO EN LA PRODUCCIÓN DE QUINUA (Chenopodium quinoa Willd) BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO"

MARIA BELEN ROMERO POMA

Tesis para optar el Título de:

INGENIERA AGRÓNOMA

Sustentada y Aprobada ante el siguiente jurado:

Dr. Raúl Blas Sevillano PRESIDENTE	Ing. Mg. Sc. Ruby Vega Ravello ASESORA
	lherme Lopes ASESOR
Dr. Sady García Bendezú MIEMBRO	Ing. Mg. Sc. Braulio La Torre Martínez MIEMBRO

LIMA – PERÚ 2022

DEDICATORIA

A Dios por ser mi guía y fortaleza en este viaje llamada vida.

A mis padres, Adela Poma y Jesús Romero, pilares fundamentales de mi existencia.

A mis hermanos, Fiorella y Silver, por el respaldo y el impulso brindado día a día.

AGRADECIMIENTO

Al Departamento Académico de Suelos y Laboratorio de Análisis de Suelo, Plantas, Aguas y Fertilizantes (LASPAF) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), quienes en colaboración con el Programa de Posgraduación en Ciencia del Suelo (PPGCS) de la Universidad Federal de Lavras (UFLA) hicieron posible esta investigación.

A mi maestra y gran asesora, Ing. Mg Sc Ruby Vega Ravello, por su comprensión, paciencia, sabiduría y consejos; pero sobre todo por ser una increíble persona que comparte sus experiencias y conocimientos.

Al Ing. Mg. Sc Pedro Pablo Gutiérrez, por ser soporte y apoyo fundamental para el desarrollo de este trabajo.

A la Ing. Mg. Sc. Heidi Huarhua, por brindarme su apoyo en el tema fitosanitaria del cultivo.

A la Ing. Mg. Sc. Sarita Moreno y a la memoria del Sr. Willy Palomino, por las sugerencias en el manejo del cultivo.

Al Ing. Mg. Sc. Andrés Casas, por facilitarme el uso de los equipos requeridos para la medición de las variables.

Al Ing. Mg. Sc. Carlos Mestanza, por la asistencia en los análisis estadísticos.

A la memoria del Sr. Mario Jiménez †, por su gran predisposición para ayudar ante cualquier hecho suscitado.

A mis grandes amigas María Paula, Mayte, Rosa, Sofía y Gina, por el apoyo físico y moral, por la esencia que cada una guarda en sí misma.

A mis queridos hermanos, por ser mis guías y fomentar en mí el deseo de superación.

A mis amados padres, por su esfuerzo, sus enseñanzas y su infinito apoyo durante todas las etapas de mi vida, son mi fuente de inspiración.

ÍNDICE

I. INTI	RODUCCION	1
II. REV	ISIÓN LITERARIA	3
2.1. ES	TRÉS HÍDRICO	3
2.1.1.	Impactos de la escasez de agua	3
2.1.2.	Mecanismos de resistencia a la sequía	5
2.2. SE	LENIO	8
2.2.1.	Selenio en el suelo	8
2.2.2.	Selenio en la planta	10
2.2.3.	Selenio en la salud humana y animal	12
2.3. CU	JLTIVO DE QUINUA (Chenopodium quinoa Willd)	13
2.3.1.	Histórico	13
2.3.2.	Aspectos generales	13
2.3.3.	Requerimientos del cultivo	17
2.4. IN	TERCAMBIO GASEOSO	19
2.5. CI	LOROFILA	19
2.6. HO	ORMESIS	20
III. MET	ODOLOGÍA	21
3.1. UI	BICACIÓN	21
	ATERIAL VEGETAL	
3.3. SU	JELO	22
3.3.1.	Colecta del suelo	22
3.3.2.	Preparación del suelo	22
3.3.3.	Características físico-químicas del suelo	23
3.3.4. gravim	Estimación de la capacidad de campo del suelo en humedad étrica (Hg)	24
3.4. A(GUA DE RIEGO	25
3.4.1	Características químicas del agua de riego	
3.5. M	ATERIALES Y EQUIPOS	
3.5.1.	Insumos	26
3.5.2.	Materiales	26
3.5.3.	Equipos e instrumentos de medición	27
3.6. DI	SEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO	

3.7	. INS	STALACIÓN Y MANEJO DEL EXPERIMENTO	28
3	3.7.1.	Producción de plántulas en bandeja almaciguera	28
3	3.7.2.	Instalación de macetas y trasplante	29
3	3.7.3.	Fertilización y aplicación de Se	29
3	3.7.4.	Riego	30
3	3.7.5.	Establecimiento del estrés hídrico para la diferenciación de los tratamientos	s.31
3	3.7.6.	Secado de los granos	33
3	3.7.7.	Cosecha	34
3.8	. VA	RIABLES EN ESTUDIO	34
3.8	.1. Dur	ante el crecimiento del cultivo	34
3.8	.2. Al 1	final del estrés hídrico	35
3.8	.3. En	cosecha	36
IV.	RESU	JLTADOS Y DISCUSIONES	37
4.1	. Cor	ncentración de Se en granos de quinua	37
4.2		cto de la aplicación edáfica de Se en la fisiología de la quinua sometida a	20
		ico	
۷	1.2.1.	Intercambio gaseoso	
۷	1.2.2.	Cantidad relativa de clorofila	42
4.3 sor		cto de la aplicación edáfica de Se en el crecimiento de la quinua a estrés hídrico	42
۷	1.3.1.	Altura de planta	42
4.4 qui		cto de la aplicación edáfica de Se en producción de biomasa de la netida a estrés hídrico	45
۷	1.4.1.	Biomasa seca de granos	45
۷	1.4.2.	Biomasa seca total	46
۷	1.5.1.	Acumulación de N, P y K en granos	47
V.	CON	CLUSIONES	51
VI.	RECO	OMENDACIONES	51
VII.	BIBL	IOGRAFÍA	51
VIII.	ANEX	XOS	64

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Contenido de Se en el suelo, en planta y en solución suelo	9
Tabla 2: Valores promedios de la duración de las fases fenológicas del cultivo de quinua	.16
Tabla 3: Análisis de caracterización de suelo	24
Tabla 4: Estimación de capacidad de campo del suelo en humedad gravimétrica	25
Tabla 5: Determinación de humedad gravimétrica del suelo seco al aire	25
Tabla 6: Análisis de químico del agua de riego	26
Tabla 7: Tratamientos en estudio	28
Tabla 8: Dosis de Se y cantidad de selenato de sodio por kilogramo de suelo	30
Tabla 9: Riego de las unidades experimentales a capacidad de campo en humedad gravimétrica	30

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Colecta del suelo en el campo experimental "Libres 1"	22
Figura 2: Preparación del suelo: a. secado al aire y b. tamizado	22
Figura 3: Siembra de quinua en bandeja almaciguera	28
Figura 4: Trasplante de plántulas a macetas	29
Figura 5: Inicio del estrés hídrico	32
Figura 6: Aporte del riego a los tratamientos irrigados durante el periodo de estrés hídrico	33
Figura 7: Secado de los granos	33
Figura 8: a. Panoja en bolsa de papel, b. Trillado, venteado y selección de granos y c. Muestras molidas	34
Figura 9: Concentración de Se en granos	37
Figura 10: Conductancia estomática (g_s) .	39
Figura 11: Tasa fotosintética instantánea (A).	39
Figura 12: Eficiencia instantánea de carboxilación (E_iC) .	40
Figura 13: Eficiencia de uso del agua (WUE).	40
Figura 14: Tasa de transpiración (E).	40
Figura 15: Índice SPAD.	42
Figura 16: Altura final de planta	42
Figura 17: Curva de crecimiento sigmoidea a lo largo del ciclo del cultivo de quinua	42
Figura 18: Biomasa seca de granos en relación a la condición hídrica del suelo	45
Figura 19: Biomasa seca de granos en relación a la dosis de Se aplicada	46
Figura 20: Biomasa seca total.	47
Figura 21: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de N en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico	48
Figura 22: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de P en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico	49
Figura 23: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de K en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico	45

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Fracción transpirable de agua del suelo de los tratamientos con estrés hídrico 64
Anexo 2: Análisis de varianza (ANVA) de la concentración de Se en granos
Anexo 3: Análisis de varianza (ANVA) de la conductancia estomática (<i>g_s</i>)
Anexo 4: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa fotosintética instantánea (A) 67
Anexo 5: Análisis de varianza (ANVA) de la eficiencia instantánea de carboxilación (E_iC)
Anexo 6: Análisis de varianza (ANVA) de la eficiencia de uso de agua (WUE)69
Anexo 7: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa de transpiración (E)
Anexo 8: Análisis de varianza (ANVA) del contenido relativo de clorofila71
Anexo 9: Análisis de varianza (ANVA) de la altura final de planta
Anexo 10: Análisis de varianza (ANVA) del coeficiente "a" de la curva de crecimiento . 73
Anexo 11: Análisis de varianza (ANVA) del coeficiente "b" de la curva de crecimiento . 74
Anexo 12: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa de crecimiento (x0) de la curva de crecimiento
Anexo 13: Análisis de varianza (ANVA) de la biomasa seca de granos
Anexo 14: Análisis de varianza (ANVA) de la biomasa seca total
Anexo 15: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de N en granos
Anexo 16: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de P en granos
Anexo 17: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de K en granos

RESUMEN

El selenio (Se) es un micronutriente esencial para el hombre y los animales. En plantas superiores, el Se es un elemento complementario que genera grandes beneficios, actuando como promotor de los mecanismos de defensa que permiten a las plantas protegerse ante los efectos del estrés hídrico. En el presente trabajo de investigación se evaluó la respuesta de la aplicación edáfica del Se en la producción del cultivo de quinua sometido a estrés hídrico y los impactos que genera a nivel fisiológico, morfológico y productivo. Las dosis de Se aplicadas fueron 0, 0.25, 0.50, 1.00 y 2.00 mg kg⁻¹, bajo las condiciones de riego y de estrés hídrico. Se midió el intercambio gaseoso y el índice SPAD; además, se determinó la altura de las plantas, la producción de biomasa seca en granos y total, la concentración de Se y la acumulación de N, P y K en los granos. Los resultados mostraron que la concentración de Se en las dos condiciones hídricas del suelo se correlacionan positivamente con las dosis crecientes de Se; así como, el estrés hídrico disminuyó la biomasa seca de los granos y la tasa de transpiración (E) e incrementó el índice SPAD, mientras que las dosis más bajas de Se (0.25 y 0.50 mg kg⁻¹) mitigaron el efecto de esta condición. La dosis de 0.50 mg Se kg⁻¹ incrementó la tasa fotosintética instantánea (A), la eficiencia de carboxilación instantánea (E_iC) y la eficiencia de uso del agua (WUE) en los tratamientos con estrés hídrico; asimismo, la dosis de 0.25 mg Se kg⁻¹ acrecentó la acumulación de N, P y K en los granos. En conclusión, la aplicación de Se tiene potencial para atenuar el impacto del estrés hídrico en el cultivo de quinua mejorando su intercambio gaseoso y acumulación de macronutrientes en sus granos a bajas dosis.

Palabras claves: selenio, quinua, estrés hídrico, sistema de defensa de las plantas, intercambio gaseoso, clorofila, acumulación de macronutrientes

ABSTRACT

Selenium (Se) is an essential micronutrient for humans and animals. Selenium is a complementary element in higher plants and generates great benefits by acting as a promoter of the defense mechanisms that allow plants to protect themselves from water stress effects. This research assessed the response of Se soil application on quinoa crop production to water stress and the impacts that Se generates on its physiology, morphology, and production. Selenium rates applied were 0, 0.25, 0.50, 1.00 and 2.00 mg kg⁻¹, under irrigated and water stress conditions. Gas exchange and SPAD chlorophyll index were measured; in addition, plant height, grain and total dry biomass production, Se concentration and N, P, and K accumulation by grains were determined. The results showed that Se concentration under two soil water conditions is correlated positively with increasing Se rates. Water stress decreased grain dry biomass and transpiration rate (E) and increased the SPAD index, while lower Se rates (0.25 and 0.50 mg kg⁻¹) mitigated the effect of this condition. Selenium rate at 0.50 mg kg⁻¹ increased instantaneous photosynthetic rate (A), instantaneous carboxylation efficiency (E_iC) , and water use efficiency (WUE) in water stress treatments; likewise, Se rate of 0.25 mg kg⁻¹ increased N, P, and K accumulation by grains. In conclusion, Se application has the potential to alleviate the impact of water stress on the quinoa crop by improving its gas exchange and macronutrient accumulation by grains at low rates.

Key words: selenium, quinoa, water stress, plants defense system, gas exchange, chlorophyll, macronutrient accumulation

I. INTRODUCCIÓN

El agua es un elemento vital para la producción agrícola y la seguridad alimentaria. El uso de este recurso para fines agrícolas es en promedio el 70 % del agua que se extrae en el mundo. Con el aumento de la población, la industrialización y el cambio climático, la agricultura es uno de uno de los sectores más perjudicados por la escasez del agua (FAO, 2017; UN, 2021, 2022; WWAP, 2003). El estrés hídrico afecta el metabolismo de las plantas alterando su fotosíntesis, respiración, entre otros, reflejado en un menor crecimiento y bajo rendimiento, lo que genera incertidumbre ante la menor cantidad de alimentos producidos (Farooqi *et al.*, 2020). De ahí la búsqueda de nuevas alternativas, estrategias y tecnologías que mejoren la eficiencia de uso del agua en la producción de cultivos.

El selenio (Se) es un micronutriente de importancia en la nutrición de los humanos y animales; pero, deficiente en sus dietas diarias. Su bajo consumo causa trastornos en la salud como infarto de miocardio en humanos; por ello, los alimentos son enriquecidos con Se para garantizar su ingesta en dosis adecuadas. La biofortificación agronómica con Se es una de las estrategias más utilizadas para producir vegetales con mayor contenido de Se; además, de asegurar una fuente orgánica de Se eficiente por su mejor aprovechamiento. En las plantas superiores, el Se es un elemento complementario; sin embargo, a pesar de no ser esencial genera grandes beneficios, uno de los principales es la estimulación de los mecanismos de defensa que permiten a las plantas protegerse y/o mitigar el efecto del estrés biótico o abiótico, en este último tenemos al estrés hídrico (D'Amato et al., 2020; Hossain et al., 2021; Lanza y Reis, 2021; Raina et al., 2021; Schiavon et al., 2020).

La quinua es uno de los nueve cereales y granos más cultivados en el mundo. Es un grano andino con alto valor nutricional por la reserva de aminoácidos que forman proteína vegetal saludable de alta calidad. Su importancia en la alimentación a nivel mundial motivó a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) a revalorar este cultivo ancestral y el 2013 fue denominado "Año Internacional de la Quinua";

partir de dicha fecha su protagonismo en el mercado internacional incrementó. Asimismo, se debe resaltar que es una especie vegetal que se adapta a ambientes adversos, lo que ha permitido obtener diversidad de ecotipos que la convierten en un cultivo capaz de prosperar en condiciones salinas, con estrés hídrico, de bajas temperaturas, entre otros (FAO, 2011; Gómez y Aguilar, 2016; Hinojosa *et al.*, 2018; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003; Patel, 2015). La producción de quinua en el Perú se realiza tradicionalmente bajo condiciones de secano y escaso uso de insumos, lo que conlleva a obtener bajos rendimientos (Gómez y Aguilar, 2016).

Teniendo en cuenta la importancia de la quinua como alimento, las condiciones para su producción en nuestro país y la amenaza latente de falta de agua ante el cambio climático, la presente investigación considera que la aplicación edáfica de selenio (Se) mejora el potencial de tolerancia de la quinua al estrés hídrico, para ello se estableció como:

Objetivo principal

- Evaluar la respuesta de la aplicación edáfica del Se en la mitigación del estrés hídrico en el cultivo de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd).

Objetivos específicos

- Determinar el efecto de las dosis crecientes de Se en el intercambio gaseoso, cantidad relativa de clorofila en la hoja, altura de planta, producción de biomasa seca total y en granos y acumulación de macronutrientes primarios en granos.
- Comparar el efecto de las dosis crecientes de Se en el intercambio gaseoso, cantidad relativa de clorofila en la hoja, altura de planta, producción de biomasa seca total y en granos y acumulación de macronutrientes primarios en granos.

II. REVISIÓN LITERARIA

2.1. ESTRÉS HÍDRICO

Los sistemas de producción agrícola están expuestos al estrés ambiental, donde el crecimiento y desarrollo de las plantas son vulnerables a su impacto negativo, desencadenando problemas en la productividad de los cultivos (Farooq *et al.*, 2012).

El estrés hídrico limita la disponibilidad de agua para el normal funcionamiento de las plantas y promueve cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos para contrarrestar esta adversa condición; además, está relacionado con sequias (Sun *et al.*, 2020). Se mide como como el uso del agua en función del suministro disponible (UN, 2021).

La sequía es un fenómeno climático devastador (FAO, 2017; Farooq *et al.*, 2012) y uno de los principales factores que afecta la producción agrícola debido a que perjudica el crecimiento del cultivo y reduce la disponibilidad y eficiencia de uso del agua al alterar la morfología y metabolismo de las plantas (Farooqi *et al.*, 2020).

2.1.1. Impactos de la escasez de agua

a. Crecimiento y desarrollo de las plantas

La instalación temprana y oportuna de un cultivo es importante para obtener una alta productividad. No obstante, si el cultivo experimenta una falta de agua desde la etapa inicial, se ve afectada la germinación y el adecuado crecimiento de las plantas por la disminución en la absorción de agua durante la fase de imbibición de las semillas, la limitación en el suministro de energía y la alteración de las actividades enzimáticas (Okcu *et al.*, 2005; Taiz y Zeiger, 2010).

El crecimiento es un aumento irreversible de las dimensiones de un organismo, que incluye las fases de división celular y expansión celular. Estas fases se ven afectadas por la falta de agua debido a la alteración que sufren las actividades enzimáticas, la pérdida de turgencia y la reducción del suministro de energía (Farooq *et al.*, 2009; Kiani *et al.*, 2007; Taiz y Zeiger, 2010).

El índice del área foliar (IAF) es la relación entre la superficie de la hoja y la superficie del suelo en el cual se encuentra establecido, que refiere al alcance del poder de asimilación de los cultivos en condiciones de campo y la sequía disminuye el IAF en las plantas en general. Sin embargo, cada especie vegetal responde de diferente forma a la falta de agua tras la exposición a la sequía, tenemos: la floración se retrasa en el maíz, la quinua y el arroz, mientras que, en la soya, trigo y cebada se acelera la floración y la madurez fisiológica (Farooq *et al.*, 2012).

b. Relación agua-planta

El contenido relativo de agua (CRA), el potencial hídrico de hoja, el potencial osmótico, el potencial de presión y la tasa de transpiración son los principales atributos de las relaciones del agua con las plantas (Kirkham, 2014), los cuales se ven notablemente afectados por el estrés hídrico debido al descenso del suministro de agua (Farooq *et al.*, 2012).

Los impactos de la sequía sobre las plantas dependen de los genotipos, siendo algunos tolerantes a la sequía, lo que les permite mantener un mayor potencial de agua foliar durante más tiempo y se marchitan más tarde que los genotipos sensibles (Farooq *et al.*, 2012). Otros efectos de la sequía también dependen de la intensidad y duración de la misma (Reddy *et al.*, 2004).

c. Captación y asimilación de nutrientes

La interacción de las raíces con el suelo permite la absorción de nutrientes, dicha relación implica: la morfología de la raíz y la tasa de crecimiento, la velocidad de asimilación de los nutrientes por las raíces y el suministro de nutrientes del suelo (Farooq *et al.*, 2012). Una menor disponibilidad de agua en el suelo altera la velocidad de difusión de muchos nutrientes entre la matriz del suelo y la superficie de la raíz (Farooq *et al.*, 2009; Singh y Singh, 2004); así como, tener una baja tasa de transpiración y un transporte activo deteriorado genera una reducción del poder de adsorción de nutrientes de la raíz (Farooq *et al.*, 2012).

d. Captadores de luz y fijadores de carbono

Las plantas fijan el CO₂ atmosférico convirtiéndolos en compuestos orgánicos durante la fotosíntesis. Los impactos de la sequía sobre la fijación de carbono se pueden dividir en estomáticas y no estomáticas. Por una parte, el cierre de estomas es una de las principales respuestas de las plantas tras una falta de agua, ya que simultáneamente disminuye la pérdida de agua por transpiración y la entrada de CO₂ estomatal (Flexas *et al.*, 2004; Medrano *et al.*,

2002). Adicionalmente, Correia *et al.* (2006) señalan que las causas principales de la reducción de la apertura de estomas son el bajo potencial hídrico y la pérdida de turgencia; sin embargo, los estomas también pueden cerrarse sin necesidad de existir deshidratación de la hoja.

Por otro lado, las principales limitaciones no estomáticas son aquellas que alteran las actividades de las enzimas esenciales y de los pigmentos fotosintéticos, la síntesis de ATP, la fotorrespiración y la alta carga oxidativa (Farooq *et al.*, 2009).

2.1.2. Mecanismos de resistencia a la sequía

La tolerancia a la sequía es un fenómeno complejo asociado con el grosor de la cutícula, la regulación del estoma, el sistema radicular, los equilibrios hormonales, el sistema de defensa antioxidante, el ajuste osmótico y el mantenimiento del contenido de agua en los tejidos, entre otros (Farooq *et al.*, 2012).

a. Adaptaciones morfológicas

El escape de la sequía

Farooq *et al.* (2012) define el escape de la sequía como aquella capacidad que posee una planta de completar su ciclo de vida antes del inicio de la sequía y de sufrir latencia antes del inicio de la estación seca. Siendo el caso de ciertos cultivos de ciclos fenológicos bastante cortos e incluso genotipos dentro de una especie; sin embargo, una desventaja de dicho fenómeno es la disminución del rendimiento (Turner *et al.*, 2001).

Evitar la sequía y la flexibilidad fenotípica

La evasión a la sequía es la capacidad que tiene una planta para conservar un alto nivel de agua en la planta, lo cual se logra capturando más agua del suelo o aminorando la pérdida de agua por transpiración (Blum, 2005).

Liu *et al.* (2011) señalaron que las plantas sufren algunos cambios morfológicos y fisiológicos para mitigar las pérdidas causadas por el estrés. Asimismo, bajo sequía es usual obtener menor biomasa; sin embargo, la magnitud de esta disminución varía de acuerdo a los diferentes órganos vegetales, los que se ven afectados de manera distinta.

Las plantas capaces de absorber agua del perfil del suelo pueden tolerar mejor la sequía, puesto que las plantas obtendrán más agua del suelo cuanto mayor sea la profundidad de enraizamiento, la proliferación de raíces y la longitud de la raíz (Farooq *et al.*, 2012). El

poseer una estructura radicular amplia y profunda es crucial bajo sequía, dado que las raíces son el único órgano capaz de extraer agua del suelo (Gowda *et al.*, 2011; Kavar *et al.*, 2008).

El mitigar la pérdida de agua por transpiración es otro ajuste significativo para evitar la sequía. Para lograrlo, las plantas han tenido que desarrollar diversas adaptaciones morfológicas como mayor cantidad de raíces y brotes con menos hojas y de menor tamaño para resistir el estrés hídrico y conservar el equilibrio del agua con una mayor absorción y pérdida mínima (Lei *et al.*, 2006). Adicionalmente, otras características que ayudan a disminuir la transpiración son la presencia de una menor cantidad de estomas pequeños, menor superficie foliar y un aumento de la resistencia estomatal y cuticular; no obstante, el tener menor área foliar y tamaño de la planta son beneficiosos para el uso restringido del agua; pero, a la vez puede ser perjudicial pues genera una baja productividad de las plantas (Farooq *et al.*, 2012).

b. Adaptaciones fisiológicas

Ajuste osmótico

El ajuste osmótico u osmorregulación, según Serraj y Sinclair (2002), es la acumulación de solutos orgánicos e inorgánicos bajo sequía y/o salinidad que contribuyen a reducir el potencial hídrico sin disminuir el contenido real de agua. No obstante, estos solutos no representan ningún efecto adverso sobre las membranas, las enzimas y otras macromoléculas, denominándose también solutos u osmolitos compatibles (Cechin *et al.*, 2006; Kiani *et al.*, 2007). Estos solutos compatibles incluyen azúcares solubles, alcoholes de azúcar, prolina, glicina betaína (GB), ácidos orgánicos, trehalosa, etc. (Cechin *et al.*, 2006; Farooq *et al.*, 2009; Kiani *et al.*, 2007). De la misma manera, estos solutos compatibles no solo mantienen la presión de turgencia sino también resguardan las enzimas y las macromoléculas de las células de los efectos dañinos de especies reactivas de oxígeno (EROs) (Farooq *et al.*, 2009).

La osmorregulación es la adaptación más importante de las plantas a nivel celular para disminuir el daño provocado por la sequía (Blum, 2005) y ayuda a las plantas bajo estrés de dos maneras: (1) conserva la turgencia de las hojas para mejorar la conductancia estomática para una captación eficiente de CO₂ (Kiani *et al.*, 2007), y (2) mejora la capacidad de la raíz para extraer más agua (Chimenti *et al.*, 2006).

Bajo estrés hídrico, se produce mayores solutos compatibles, como prolina libre, aminoácidos libres y GB (Farooq *et al.*, 2009). La prolina es un soluto compatible que se obtiene en las plantas sometidas a estrés por deshidratación, particularmente en las hojas más jóvenes (Pérez-Pérez *et al.*, 2009). La alta acumulación de prolina libre provee a la planta la capacidad de preservar bajos potenciales de agua (Abdul *et al.*, 2007; Sankar *et al.*, 2007) y obtener agua de la atmósfera.

Adicionalmente, se ha comprobado que la glicina betaína (GB) salvaguarda las proteínas funcionales, las enzimas y los lípidos del aparato fotosintético y mantiene el flujo de electrones a través de las membranas tilacoidales (Farooq *et al.*, 2012).

Sustancias de crecimiento vegetal

Existen ciertas sustancias de crecimiento que se producen dentro de las plantas llamadas fitohormonas o que se aplican externamente como las reguladoras de crecimiento, que rigen el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las fitohormonas son indispensables en pequeñas cantidades para modular el crecimiento de las plantas (Farooq *et al.*, 2009), siendo las más analizadas las auxinas, las giberelinas (GA₃), las citoquininas (Cks), el etileno y el ácido abscísico (ABA). De estos, las GA₃ y las Cks son promotoras de crecimiento mientras que el etileno y el ABA tienen efectos inhibidores de crecimiento (Taiz y Zeiger, 2010). Por lo general, bajo un estrés por sequía, existirá un aumento de la acumulación de retardadores de crecimiento a expensas de los que promueven el crecimiento para así regular el balance hídrico de las plantas (Farooq *et al.*, 2009).

Sistema de defensa antioxidante

Un menor abastecimiento de agua a las plantas promueve un estrés oxidativo por la excesiva producción de las especies reactivas de oxígeno (EROs). La disminución de la entrada de CO₂ con el cierre estomático o las limitaciones de las actividades enzimáticas y el deterioro del aparato fotosintético bajo estrés hídrico regulan negativamente la fotosíntesis generando una variedad de EROs como el anión superóxido (O₂*-), el oxígeno singlete (¹O₂), el peróxido de hidrógeno (H₂O₂), el radical alcoxilo (RO-) y el radical hidroxilo (OH*) (Flexas y Medrano, 2002; Lawlor y Cornic, 2002). Estas EROs son sumamente reactivas y degradan el metabolismo de la planta mediante el daño oxidativo a los lípidos, proteínas y otras macromoléculas ante una falta de sistemas de protección. Las plantas atenúan las EROs a través de su mecanismo de defensa antioxidante con componentes enzimáticos y no enzimáticos (Farooq *et al.*, 2012).

De los antioxidantes enzimáticos tenemos a la superóxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), la peroxidasa (POX), la glutatión reductasa (GR) y la ascorbato peroxidasa (APX), mientras que entre los antioxidantes no enzimáticos se tiene el ácido ascórbico, el a-tocoferol glutatión reducido, b-caroteno, los salicilatos, los solutos compatibles como la prolina, la GB y la zeaxantina que se acumulan en plantas superiores bajo condiciones de estrés para evitar daños oxidativos (Farooq *et al.*, 2012).

2.2. SELENIO

El selenio (Se) es un elemento indispensable en la dieta de humanos y animales, cumple importantes funciones como antioxidante para mejorar el sistema inmune del ser humano. De la misma manera cumple esa función en las plantas, aunque no se ha comprobado su esencialidad en la nutrición de las mismas, por lo que se encuentra en el grupo de los elementos beneficiosos activando su sistema de defensa ante la presencia de las especies reactivas de oxígeno (EROs) (Chauhan *et al.*, 2019; Hossain *et al.*, 2021; Lanza y Reis, 2021; Natasha *et al.*, 2018).

2.2.1. Selenio en el suelo

El contenido promedio de Se en los suelos varía entre 0.4 y 1 mg kg⁻¹, mientras que los suelos deficientes en Se tienen concentraciones totales inferiores a 0.5 mg kg⁻¹. El nivel de Se en los suelos varía debido a la relación directa entre el Se y el material parental, el pH y las condiciones redox. Las rocas como el granito, la caliza, la arenisca y los esquistos contienen Se en concentraciones que oscilan entre 0.01 y 0.08 mg kg⁻¹; pero, también se sabe que las rocas sedimentarias son las que tienen la mayor cantidad de Se. Los suelos enriquecidos en Se reportan los mayores contenidos, los cuales son superiores a 1200 mg kg⁻¹ (Chauhan *et al.*, 2019; Natasha *et al.*, 2018; Schiavon *et al.*, 2020).

Kabata y Pendias (2001) indican que la presencia del Se en el suelo tiene diferentes fuentes:

- Litogénico: el contenido de Se en el material parental es variado.
- Pedogénico: existe mayor contenido de Se en los horizontes A y B de los suelos, ya sea por la fijación de la materia orgánica o minerales arcillosos.
- Atmosférico: deposición de Se por precipitaciones, especialmente cerca del océano debido a que básicamente está presente en el aire por emisiones volcánicas, industriales y volatilización de mar y suelo.

- Fitogénico: volatilización a partir de plantas y microorganismos del suelo y quema de vegetación con alto contenido de Se.
- Antropogénico: el agrícola por la aplicación a los suelos en forma foliar, tratamientos de semillas y fertilizantes fosfatados, y el industrial por la fundición o residuos de algunos metales.

Dependiendo de los procesos que ocurren en el suelo como la mineralización, inmovilización, oxidación, reducción, volatilización y absorción, el Se puede estar presente como Se (-II), Se (-I), Se (0), Se (IV) y Se (VI). La condición redox del Se determina su biodisponibilidad, que a su vez está fuertemente influenciada por el pH del suelo y los procesos redox del entorno. Asimismo, el comportamiento del Se también es afectado por la presencia de coloides, las condiciones biológicas, el contenido de Se y los iones coexistentes en competencia como su relación con la materia orgánica del suelo que influencia la movilidad y biodisponibilidad del Se en función de la formación de complejos y la actividad microbiana. La dinámica de estos factores determina la cantidad de Se en el suelo y la eficiencia de los fertilizantes aplicados. Dado que la biodisponibilidad del Se para las plantas está controlada por varios factores asociados al suelo, la interacción de los mismos puede resultar beneficiosa o perjudicial considerando que el suelo es el componente intermedio del suministro de Se dentro de la cadena alimentaria. El Se en sus formas químicas de menor disponibilidad (por ejemplo, Se (0), Se (-II)) y la capacidad de absorción de los coloides se ven favorecidos por las condiciones reductoras y ácidas. Aunque el Se (IV) es menos soluble y biodisponible que el Se (VI), es predominante en ambientes moderadamente oxidativos y en ambientes ácidos y húmedos, mientras que el Se (VI) prevalece en ambientes fuertemente oxidativos, alcalinos y cálidos y posee alta afinidad a las superficies de los coloides, especialmente a las formas de óxidos (Chauhan et al., 2019; Natasha et al., 2018; Schiavon et al., 2020).

Davis *et al.* (2002) detalla los niveles de Se en el suelo, en la planta y en solución del suelo (Tabla 1).

Tabla 1: Contenido de Se en el suelo, en planta y en solución suelo

Clasificación	Se total en el suelo	Se en planta	Se en solución suelo
del suelo	mg kg	-1	ug L ⁻¹
No selenífero	≤2	<1	<50
Selenífero	>2	≥1	≥ 50

2.2.2. Selenio en la planta

En los últimos 15 años, ha crecido el interés en conocer la manera como se absorbe y comporta el Se en las plantas por su importancia en la alimentación humana. Las raíces absorben el Se en forma de selenato, selenito o compuestos orgánicos (selenocisteína y selenometionina); pero, no en su forma coloidal primaria (Martinelli, 2011). Sin embargo, las plantas toman el Se principalmente como selenato y en un grado mucho menor como selenito (Broadley *et al.*, 2006).

El selenato ingresa a las células de la raíz mediante los transportadores de sulfato que tienen en sus membranas plasmáticas (Broadley *et al.*, 2006). Asimismo, en la raíz el selenato se envía al xilema y se transporta hasta los brotes, donde es asimilado en compuestos orgánicos y se redistribuye en la planta de modo similar al azufre, mientras que el selenito se realiza por el transportador fosfato, convirtiéndose fácilmente en selenato (Matamoros, 2001) y compuestos orgánicos (Martinelli, 2011). Adicionalmente, Matamoros (2001) indica que la absorción de selenito implica un gasto de energía, en comparación al selenato que es independiente de ésta, por lo que se sostiene que la planta solo tomará selenito que se encuentra en la solución del suelo.

Por otra parte, INTAGRI (2018) hace referencia a aquellas plantas que tienen capacidad de acumular Se, permitiendo clasificarlas en tres grupos; pero, de forma general, se almacena más en brotes, flores y hojas jóvenes.

- Acumuladoras de Se: llamadas también hiperacumuladoras, pues estas plantas asimilan Se preferentemente sobre S. Llegan a acumular hasta 10 000 o 15 000 mg kg⁻¹ de Se sin sufrir toxicidad, ya que dicho elemento se almacena en compuestos no proteicos y la formación de estos es un mecanismo desarrollado para evitar la toxicidad por este elemento. Algunas especies que se encuentran en este grupo son las: Brassicaceae, Fabaceae y Asteraceae.
- Semi-acumuladoras: denominadas también acumuladoras secundarias. Este tipo de plantas pueden llegar a almacenar hasta 1 000 mg kg⁻¹ de Se. Por lo general, las plantas de este grupo son tolerantes a suelos salinos; además, no tienen vía específica para Se y acumulan al Se en forma de selenato en hojas y Se-metilselenocisteína en flores. A este grupo pertenecen los siguientes géneros: Aster, Astragalus, Brassica y Comandra.

- No acumuladoras: A este grupo pertenecen la mayoría de plantas cultivadas y son aquellas que contienen menos de 25 mg kg⁻¹ y no almacenan más de 100 mg kg⁻¹ cuando se cultivan en suelos seleníferos. Por lo general, contienen altas cantidades de selenometionina y selenato. Dentro de este grupo las monocotiledóneas almacenan menos Se que las dicotiledóneas.

a. Efectos benéficos del selenio en la planta

La aplicación de Se a las plantas posibilita que manifiesten bajos niveles de peroxidación lipídica y alta actividad de enzimas antioxidantes; así como, ayuda a mejorar la resistencia al estrés oxidativo ocasionado por la radiación ultravioleta. Dicho estímulo de los mecanismos de resistencia permite a las plantas protegerse contra daños originados por estrés hídrico y salino debido al incremento de la prolina endógena, de los iones magnesio y fósforo y de la actividad de la catalasa. Además, favorece la protección ante un cambio de temperaturas, ya sea alta o baja, y a la presencia de metales pesados. El Se es importante porque ayuda en la acumulación de horas luz con lo que mejora la disponibilidad de energía y por consiguiente aumenta el rendimiento (INTAGRI, 2018).

El Se también ayuda en la protección de las plantas contra el estrés biótico, ya sea por enfermedades o herbívoros, dado que forma parte de compuestos orgánicos proteicos, no proteicos y/o volátiles. Este tipo de defensa puede darse por un tema de repelencia (dimetilseleniuro) o toxicidad (selenocisteína), ya sea por almacenamiento o volatilización de los compuestos de Se. El efecto tóxico del Se para los herbívoros y ciertos patógenos permiten un menor uso de plaguicidas y fungicidas, mejorando de alguna manera la producción de los cultivos (INTAGRI, 2018).

Por otra parte, algunas investigaciones señalan que el Se juega un rol importante en la polinización, de manera que, ayuda a mejorar la reproducción y producción de semillas; asimismo, estimula la producción de reguladores de crecimiento, tales como el ácido jasmónico y el etileno (INTAGRI, 2018).

b. Efectos tóxicos del selenio en la planta

Altas concentraciones de Se en las plantas generan diversos síntomas como la inhibición del crecimiento, clorosis de las hojas, blanqueamiento y necrosis de hojas, disminución de síntesis de proteínas y muerte temprana. La toxicidad del Se en las plantas se debe a las interacciones que tiene con el metabolismo del S, ya que el Se reemplaza al S en los

aminoácidos que lo contienen como cisteína y metionina dando lugar a selenometionina y selenocisteína, de tal manera que alteran las reacciones bioquímicas y enzimáticas dentro de las células. Otro efecto tóxico del Se se observa cuando existen altas concentraciones de selenato en la planta interfiriendo en la síntesis de glutatión, lo que ocasiona la disminución de las defensas del cultivo (INTAGRI, 2018).

La volatilización del Se es otro mecanismo de toxicidad; sin embargo, esta dependerá de las especies que se cultiven, por ejemplo, una planta de remolacha azucarera tiene menor volatilización que el arroz o el brócoli (INTAGRI, 2018).

2.2.3. Selenio en la salud humana y animal

El suelo es la primera fuente de abastecimiento de Se para animales y humanos, condicionando su ingreso a través de cadenas tróficas y condiciones edáficas. El Se es un microelemento esencial para el organismo humano y animal e interviene en varios procesos metabólicos en asociación con proteínas (Vinchira y Muñoz-Ramírez, 2010). La fertilización de las plantas con Se combate la escasa transferencia de este elemento desde el suelo a la cadena alimentaria y contribuye enriqueciendo los alimentos y mejorando la salud humana (Gupta y Gupta, 2017; Natasha *et al.*, 2018; Winkel *et al.*, 2015). A la vez transforma sus formas inorgánicas a Se orgánico, aumentando su eficiencia de asimilación y las cantidades ingeridas, lo que no se logra con el uso de suplementos que mayormente contienen selenito y selenato (Lopes *et al.*, 2017).

La ingestión diaria de Se debe encontrarse en el rango de 11 a 900 µg g⁻¹, suficiente para cumplir funciones biológicas y evitar problemas por toxicidad (Fordyce *et al.*, 2000). Incluso se recomienda 55 µg al día, ya que ese valor representa la cantidad necesaria para maximizar la actividad de la GSH-Px, enzima de gran importancia en la protección celular (Vinchira y Muñoz-Ramírez, 2010).

Es bien conocido el beneficio como antioxidante del Se; pero, no es el único. También se considera que tiene efectos positivos en la fertilidad, en la correcta actividad de la tiroides e incluso tiene poder antiinflamatorio; así como, un mejoramiento de la respuesta inmune y efectos anticancerígenos usando niveles mayores a los requeridos (100 y 200 µg al día, respectivamente) (Vinchira y Muñoz-Ramírez, 2010).

Sin embargo, la deficiencia y el exceso de dicho elemento causa considerables daños en la salud. Su deficiencia ocasiona envejecimiento, artritis, cáncer, inmunodeficiencia, distrofia

muscular, entre otros, mientras que una intoxicación crónica origina la seleniosis, enfermedad que se caracteriza por la pérdida del cabello, cambio en la forma de las uñas, trastornos gastrointestinales y funcionamiento anormal del sistema nervioso (Vinchira y Muñoz-Ramírez, 2010).

2.3. CULTIVO DE QUINUA (Chenopodium quinoa Willd)

La quinua tiene un alto valor nutricional. Su contenido de proteínas varía entre 13.81 y 21.9 %, lo cual también depende de la variedad. Por su alto contenido de aminoácidos esenciales, es considerada como el único alimento que proporciona todos los aminoácidos fundamentales y el balance de los mismos es superior que en trigo, cebada y soya (FAO, 2011).

2.3.1. Histórico

Las características botánicas de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) fueron detalladas por primera vez por Willdenow en 1778 (FAO, 2011). Es una especie oriunda de Sudamérica cuyo centro de origen va desde el sur del nudo de Pasco hasta el altiplano boliviano por la amplia diversidad de ecotipos observados (Gandarillas, 1977) y que recién de allí fue trasladada hacia el norte hasta Colombia y hacia el sur hasta Chile (Bukasov, 1981).

Según la clasificación botánica de Gandarillas, la mayor diversidad de quinuas cultivadas se encuentra alrededor del lago Titicaca, entre el Cuzco (Perú) y el lago Poopó (Bolivia). Finalmente, por las accesiones colectadas y estudiadas del Ecuador, Perú y Bolivia y por la ubicación de las razas se evidencia que la mayor variabilidad de quinuas se localiza alrededor del lago Titicaca donde se cultivan 9 de las 17 razas identificadas hasta la fecha (Tapia *et al.*, 1979).

2.3.2. Aspectos generales

a. Taxonomía

Mujica *et al.* (2010) detallan que la quinua es una planta que se clasifica en la división Magnoliophyta, clase Magnoliopsida, subclase Caryophyllidae, orden Caryophyllales, familia Amaranthaceae, género Chenopodium, sección Chenopodia y subsección Cellulata. Asimismo, Giusti (1970) señala que el género Chenopodium es el principal dentro de la familia Chenopodiaceae y tiene amplia distribución mundial, con cerca de 250 especies.

b. Ciclo vegetativo

Mujica (1988) señala que el periodo vegetativo de la quinua varía desde los 90 hasta los 240 días. Gomez y Aguilar (2016) refieren 190 días como el promedio para 17 genotipos en condiciones de la costa peruana y FAO (2011) indica de 110 a 210 días para accesiones de la colección boliviana.

c. Características botánicas y morfológicas

La quinua es una planta herbácea anual, dicotiledónea, de amplia dispersión geográfica, que muestra especiales características de acuerdo a las diversas zonas agroecológicas donde se cultiva (Mujica *et al.*, 2010). La germinación de la quinua empieza a pocas horas de tener humedad, su raíz es de tipo pivotante vigorosa que puede llegar a medir hasta 60 cm de profundidad (Quelal, 2010); no obstante, Gómez y Aguilar (2016) mencionan que la longitud de la raíz puede variar desde 0.8 a 1.5 m, haciendo énfasis en que su crecimiento está determinado por su genotipo, el perfil del suelo, nutrición, humedad y otros componentes; alcanzando en casos de sequía hasta 1.8 m de profundidad.

El tallo principal puede o no ser ramificado; asimismo, la altura dependerá del ecotipo, raza, densidad de siembra y de las condiciones ambientales de cultivo. Además, es cilíndrico a la altura del cuello y se transforma en anguloso a la altura de las ramas y hojas, ya que las hojas son alternas dando una estructura insólita (FAO, 2011; Mujica *et al.*, 2010). La coloración es variable, puede ser de verde a rojo, algunas veces presentan estrías y también axilas pigmentadas de color rojo a púrpura. En general, a la madurez el color del tallo se torna de un color crema o rosado con diferentes intensidades (Gómez y Aguilar, 2016; Mujica *et al.*, 2010).

Las hojas, como todas las dicotiledóneas, está conformada por el peciolo y la lámina. Los peciolos son de largo variable, finos y acanalados. Los que se originan en el tallo son más largos, mientras que los que nacen de las ramas primarias son más cortos. El color del peciolo también es variado, logrando ser verde, rosado, rojo y púrpura. Por otra parte, las láminas son polimórficas dentro de la misma planta, presentando generalmente tres nervios principales que nacen del peciolo, las láminas basales son más grandes y pueden ser romboidales o triangulares, y las hojas superiores alrededor de la panoja son lanceoladas (Tapia *et al.*, 1979). Asimismo, Mujica *et al.* (2010) señalan que pueden estar cubiertas por cristales de oxalatos de calcio tanto en el haz como en el envés, siendo muy higroscópicas,

la cual le confiere a la planta la capacidad de captar la humedad atmosférica nocturna y ayuda a disminuir la transpiración por humedecimiento de las células guarda de los estomas.

Tapia *et al.* (1979) mencionan que la quinua tiene una inflorescencia racimosa y por la disposición de las flores en el racimo se considera como una panoja, que varía de 15 a 70 cm de longitud. Normalmente se encuentra en el ápice de la planta o las ramas. Presenta un eje principal, secundario y terciario; además, la forma y posición de los glomérulos se clasifican en amarantiformes o laxas, intermedias y glomerulatas o compactas. Además, el tipo de inflorescencia está asociado al tamaño de los granos, presentando las panojas compactas, granos más pequeños (Gómez y Aguilar, 2016).

Las flores de la quinua son pequeñas, incompletas, sésiles y desprovistas de pétalos, carente de pétalos, constituida por una corola formada por cinco tepaloides, sepaloides, lo cual también pueden ser hermafroditas y pistiladas (Mujica *et al.*, 2010). El fruto es un aquenio, formado por el perigonio en forma de estrella que lleva dentro a la semilla, siendo este seco e indehiscente en la mayoría de las variedades (Meza, 2016); además, de presentar 3 partes bien definidas: a) el epispermo que es la capa que cubre la semilla, la que contiene la saponina y la que se desprende fácilmente cuando se frota, b) el embrión que está formado por dos cotiledones y la radícula y c) el perispermo que es el principal tejido de almacenamiento y está constituido en su mayoría por granos de almidón (Gómez y Aguilar, 2016; Mujica *et al.*, 2010).

d. Fenología

Gómez y Aguilar (2016) presentan las fases fenológicas del cultivo de quinua y su duración en días (Tabla 2).

Tabla 2: Valores promedios de la duración de las fases fenológicas del cultivo de quinua

	Fases y subfases	Promedio (días)	Rango (días)
0.0 - 0.9	Germinación	05	03-08
1.0 - 1.9	Desarrollo vegetativo	33	33-38
2.0 - 2.9	Ramificación	33	33-38
3.0 - 3.9	Desarrollo del botón floral	45	31-68
4.0 - 4.9	Desarrollo de la inflorescencia	60	39-97
5.0 - 5.9	Floración	77	45-132
6.0 - 6.9	Antesis	82	52-136
7.0 - 7.9	Crecimiento y estado acuoso	100	61-147
8.0 - 8.9	Fruto estado lechoso	114	70-164
9.0 - 9.9	Fruto estado de masa	136	83-190

e. Mecanismos de tolerancia de la quinua

Resistencia a la sequía

Mujica y Jacobsen (1999) señalan que la quinua es una planta resistente a la sequía porque además de sobrevivir en condiciones de escasa humedad, es capaz de producir grano y materia verde económicamente aceptable y rentable debido a una serie de modificaciones y mecanismos. Los mecanismos pueden ser:

- Morfológicos: menor tamaño de planta.
- Fisiológicos: menor transpiración.
- Anatómicos: menor número y tamaño de estomas.
- Fenológicos: acortamiento del período de floración.
- Bioquímicos: mayor síntesis de prolina.

Permitiéndole acumular energía y nutrientes, lo cual le ayuda a mantener sus funciones vitales y acumular fotosintatos en sus órganos de reserva, como son los granos.

Por otro lado, Jensen *et al.* (2000) consideran otros 3 tipos de mecanismos de defensa de la quinua para soportar la falta de humedad, clasificándolas de la siguiente manera:

- Mecanismo de tolerancia: la capacidad de tolerar la sequía se da gracias a cambios en el comportamiento de la planta, ya sea por una menor pérdida de agua de los estomas por un aumento en su capacidad de absorción de humedad tanto del suelo como del ambiente o por permanecer inactiva sin llevar a cabo sus funciones.

- Mecanismo de resistencia: resiste al déficit de humedad debido a mecanismos controlados por genes involucrados en el proceso de síntesis de proteínas y almidones, los cuales son transmitidas a sus descendientes.
- Mecanismo de evasión: eludir y escapar de los efectos de la sequía debido a características propias de un cultivar, tales como: precocidad, mayor extensión de su sistema radicular y exploración de agua de las mismas, entre otras.

Resistencia a sales

La quinua ha demostrado su capacidad de acumular iones de sal en sus tejidos con el fin de controlar y ajustar el potencial de agua de la hoja. Esto permite que las plantas mantengan la turgencia celular y reduzcan la transpiración bajo condiciones salinas, evitando daños fisiológicos (Jacobsen y Mujica, 2001).

Resistencia a heladas

El principal mecanismo de la quinua para resistir a las heladas es porque tolera la formación de hielo en las paredes celulares y la posterior deshidratación de las células sin sufrir daños irreversibles. También, un alto contenido de azúcares solubles implica un alto nivel de tolerancia a las heladas y causa una reducción en la temperatura de congelación y la temperatura letal media (TL 50) (Jacobsen *et al.*, 2003).

2.3.3. Requerimientos del cultivo

a. Requerimientos climáticos

La quinua crece y se adapta desde el nivel del mar hasta los 4000 m.s.n.m., dando lugar al surgimiento de diversos tipos de quinuas llamados ecotipos. Este cultivo se adapta desde las condiciones más calurosas y secas (costa desértica) hasta los más fríos, lluviosos o secos (valles, interandino, sierra alta y altiplano), siendo el rango de temperatura entre 15 a 25°C para un crecimiento y desarrollo óptimo. Por otro lado, estas plantas, dependiendo del estado fenológico en el que se encuentren, toleran heladas y temperaturas altas, siendo más resistentes en su etapa de desarrollo vegetativo y formación de la inflorescencia, ya que desde floración hasta estado de grano pastoso esas condiciones generarán esterilidad del polen, aborto de flores, muerte de estigmas y estambres, impidiendo la formación de polen y por ende la formación del grano (Gómez y Aguilar, 2016).

La quinua se cultiva dentro de un rango de precipitación de 300 mm a 1000 mm, considerándose el rango óptimo de 500 a 800 mm. Es importante considerar que la quinua es tolerante a la sequía, a través de diversos mecanismos que van desde su sistema radicular muy ramificado y profundo hasta la disminución de la transpiración a través de la regulación de las células guardas. Este cultivo presenta genotipos de días cortos, de días largos e incluso indiferentes al fotoperiodo, mostrando una buena adaptación de tan solo 12 horas diarias de luz en el hemisferio sur sobre todo en los Andes de Sudamérica, mientras que en el hemisferio norte y zonas australes con días de hasta 14 horas de luz crece adecuadamente; así como, ocurre en las áreas nórdicas de Europa (Gómez y Aguilar, 2016).

b. Requerimientos edáficos

La quinua puede crecer en diferentes tipos de suelos, prefiriendo aquellos de perfil franco, de buen drenaje y con alta cantidad de materia orgánica. También requiere de un buen contenido de nutrientes, siendo bastante exigente en nitrógeno y calcio, moderadamente en fósforo y poco en potasio. Sin embargo, también muestra adaptabilidad a suelos franco arenosos, arenosos o franco arcillosos (Mujica *et al.*, 2010). Asimismo, este cultivo presenta un amplio rango de crecimiento y desarrollo a diferentes pH del suelo. Algunos estudios describen que se han encontrado variedades de quinua cultivadas en suelos con pH desde 4.5 hasta 9.0. No obstante, dichos estudios concluyen que la quinua alcanzaría un desarrollo óptimo a un pH neutro; así como, soportaría concentraciones salinas de hasta 52 mS cm⁻¹. Considerando siempre que existen diferentes genotipos para cada condición adversa que se presenta (Gómez y Aguilar, 2016; Mujica *et al.*, 2010).

c. Fertilización

Referente al abonamiento químico Tapia *et al.* (1979) recomienda la fórmula 80-40-0 en base a algunos estudios realizados. La primera aplicación se realiza durante la siembra y se mezcla la mitad del nitrógeno y todo el fosfato, ya sea a chorro continuo o debajo de la semilla. La segunda aplicación del nitrógeno se sugiere efectuarla cuando se hace el deshierbo o en el aporque.

Por otro lado, Gandarillas y Tapia (1976) indican en base a ciertos ensayos conducidos en la Estación Experimental de Patacamaya, Bolivia, lo siguiente:

- La dosis de fertilización 80-0-0 genera una respuesta uniforme en el cultivo dando económicamente más beneficios.

- La aplicación con urea debe realizarse al momento de la siembra, pues tiene un efecto inmediato sobre la germinación y desarrollo de la plántula.
- La falta de humedad al momento de aplicar urea en la siembra puede generar toxicidad en la planta.
- La aplicación de urea incrementa el contenido de proteínas en la planta.

En general, la quinua tiene una alta respuesta al nitrógeno, mientras que con el fósforo es menos notable y con el potasio casi no se ve aumento de los rendimientos (Tapia *et al.*, 1979).

2.4. INTERCAMBIO GASEOSO

La fotosíntesis, la respiración y la transpiración son procesos que involucran el intercambio gaseoso con la atmósfera, de tal manera que determinan el crecimiento de las plantas (Taiz y Zeiger, 2010). El intercambio de CO₂, O₂ y vapor de agua entre las hojas y el aire circundante es controlado por los estomas, los cuales pueden abrirse o cerrarse dependiendo de la turgencia de las células guardas (Farooq *et al.*, 2012).

El transporte de agua es fundamental para la fijación del carbono y el intercambio de gases en las especies vegetales. Esta interacción de la arquitectura hidráulica y el control del intercambio gaseoso a nivel foliar puede ser medido por la asimilación de CO_2 (A), la conductancia estomática (g_s) y la transpiración (E) (Vilagrosa $et\ al.$, 2012).

2.5. CLOROFILA

Las plantas poseen un conjunto único de pigmentos que impulsan el proceso fotosintético, siendo el pigmento más importante la clorofila (Crang *et al.*, 2018). Esta biomolécula cromófora se encuentra en las membranas tilacoides de los cloroplastos y está involucrada directamente en el proceso de absorción y conversión de la energía luminosa (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El contenido de clorofila en las hojas es un indicador muy útil para determinar el estado fisiológico de la planta, por lo que varía en respuesta a diferentes condiciones, como las causantes de estrés, la capacidad fotosintética o el estado de desarrollo de las plantas (Casierra *et al.*, 2012). Los métodos más conocidos para extraer y cuantificar este pigmento fotosintético son el espectrofotométrico, fluorométrico y el de cromatografía líquida; asimismo, el SPAD que es un medidor portátil que permite determinar el contenido relativo de clorofila en el campo (Melgarejo, 2010).

2.6. HORMESIS

La hormesis es una condición adaptativa bifásica de dosis-respuesta (estimulación – inhibición) caracterizado por una activación a dosis bajas y una supresión a dosis altas (Calabrese, 2014). Los efectos activadores o inhibidores pueden ser beneficiosos o perjudiciales y dependen de la magnitud del estímulo o del resultado de los procesos biológicos compensatorios que surgen tras la ruptura en la homeostasis del organismo (Calabrese y Baldwin, 2002).

III. METODOLOGÍA

3.1. UBICACIÓN

La prueba biológica en macetas se realizó en el Laboratorio e Invernadero de Fertilidad del Suelo "Sven Villagarcía Hermosa" del Departamento Académico de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM).

Departamento: Lima

Provincia: Lima

Distrito: La Molina

Coordenadas: 12° 04′ 46" S/76° 56′ 45" O

Altitud: 243 m.s.n.m.

3.2. MATERIAL VEGETAL

Se utilizó semillas de quinua de la variedad Salcedo INIA producidas por el Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA) en la Estación Experimental Agraria Illpa, la cual está ubicada en el distrito de Paucarcolla, provincia de Puno, departamento de Puno.

La quinua Salcedo INIA se obtuvo por selección surco-panoja a partir de la introducción de material genético de la cruza de las variedades "Real Boliviana" x "Sajama" realizada en Patacamaya. Fue introducida en Puno en 1989 y se adaptó a las condiciones del altiplano, los valles interandinos y la costa, entre los 1284 a 3950 m.s.n.m. Es una variedad precoz con periodo vegetativo de 150 días, tolerante al mildiu y resistente a heladas. Su grano es grande (1.8 a 2 mm de diámetro) y de color blanco y alcanza rendimientos de 2500 kg ha⁻¹ (Gómez y Aguilar, 2016; INIA, 2013).

3.3. SUELO

3.3.1. Colecta del suelo

El suelo fue colectado dentro de los primeros 20 cm de profundidad del campo experimental "Libres 1" de la UNALM (Figura 1), el cual está localizado en una llanura aluvial.



Figura 1: Colecta del suelo en el campo experimental "Libres 1"

3.3.2. Preparación del suelo

Después de la colecta, el suelo fue mullido, secado al aire (Figura 2a) por aproximadamente diez días y tamizado usando un tamiz de 2 mm (Figura 2b), obteniéndose TFSA (tierra fina seca al aire).



Figura 2: Preparación del suelo: a. secado al aire y b. tamizado

3.3.3. Características físico-químicas del suelo

Una vez tamizado el suelo, se tomaron submuestras aleatorias de la TFSA para formar la muestra compuesta que fue enviada al Laboratorio de Análisis de Suelos, Plantas, Aguas y Fertilizantes (LASPAF) del Departamento Académico de Suelos de la Facultad de Agronomía de la UNALM para su análisis y los métodos utilizados fueron: textura del suelo por el método de Bouyoucos, pH y conductividad eléctrica en solución acuosa 1:1 utilizando potenciómetro y conductivímetro, carbonato de calcio por el método gasovolumétrico, materia orgánica por el método Walkey y Black, fósforo disponible por el método Olsen modificado, potasio disponible mediante extracción con acetato de amonio 1N a pH 7.0, el calcio, magnesio, potasio y sodio cambiables por el método de absorción atómica y capacidad de intercambio catiónico por el método de saturación con acetato de amonio 1N a pH 7.0 (Bazán, 2017).

En la tabla 3 se muestran las características físico-químicas del suelo utilizado en el experimento, el cual presenta textura franco arcillosa, reacción moderadamente alcalina y no es salino. Además, su tenor de materia orgánica es bajo y el contenido de fósforo y potasio disponibles son altos, estos últimos sugieren que fue un suelo sometido a intensa fertilización. Su capacidad de intercambio catiónico es baja y sus relaciones catiónicas están dentro del rango esperado (Ca/Mg=7.8, Mg/K=2.1, K/Na=1.5), excepto la relación del calcio y el potasio que registra una ligera deficiencia de potasio (Ca/K=16.3). Asimismo, es un suelo deficiente en Se porque contiene 0.26 mg Se kg⁻¹, valor determinado por la metodología descrita por Vega-Ravello *et al.* (2022).

Tabla 3: Análisis de caracterización de suelo

Característica	Unidad	Valor	Calificación
Arena	%	38	
Limo	%	30	
Arcilla	%	32	
Clase textural		Fr Ar	Textura fina
$pH_{(1:1)}$		8.09	Moderadamente alcalino
$CE_{(1:1)}$	dS m ⁻¹	0.83	No salino
CaCO ₃	%	3.00	Medio
Materia orgánica	%	1.15	Bajo
P disponible	mg kg ⁻¹	21.40	Alto
K disponible	mg kg ⁻¹	379	Alto
CIC	cmol _c kg ⁻¹	14.88	Bajo
Ca^{2+}	cmol _c kg ⁻¹	12.06	Alto
Mg^{2+}	cmol _c kg ⁻¹	1.57	Medio
K^+	cmol _c kg ⁻¹	0.74	Alto
Na^+	cmol _c kg ⁻¹	0.51	Bajo
$Al^{3+}H^+$	cmol _c kg ⁻¹	0.00	
PSB	%	100	Elevado

Fuente: Laboratorio de Análisis de Suelos, Plantas, Aguas y Fertilizantes (LASPAF)

3.3.4. Estimación de la capacidad de campo del suelo en humedad gravimétrica (Hg)

La capacidad de campo (CC) del suelo en humedad gravimétrica (Hg) se estimó utilizando la TFSA secada en estufa a 105 °C. La TFSA presentaba todas las características físicas del suelo con que se trabajó en las macetas.

Se pesaron muestras de 100 g de suelo seco a estufa (7 repeticiones) y se colocaron en recipientes de plástico de 250 cm³ previamente perforados en la base con orificios que permitieron que el agua en exceso drenara y no se perdiera suelo. Los recipientes fueron colocados en un soporte que permitió el drenaje del agua y la colecta de la misma.

Al inicio de la evaluación se taparon los orificios para evitar la pérdida de agua y seguidamente se adicionó 100 cm³ o g de agua para saturar el suelo. Se esperó hasta que el agua tomara contacto con todo el suelo y toda la muestra presentara humedad homogénea. Después, se destaparon los orificios y se dejó drenar el agua en exceso por 24 h y para evitar pérdida por evaporación se colocó bolsas plásticas en la superficie de los recipientes.

Adicionalmente se determinó el contenido de humedad gravimétrica de la TFSA, para lo cual se pesó 50 g, se secó en la estufa a 105 °C y se registró el nuevo peso del suelo seco a

estufa. La capacidad de campo del suelo en humedad gravimétrica estimada fue de 27.7 % (Tabla 4) y la humedad gravimétrica del suelo seco al aire usado en el experimento fue de 5% (Tabla 5).

Tabla 4: Estimación de capacidad de campo del suelo en humedad gravimétrica

(Repetición	Suelo después de 24 h* (g)	Agua retenida en el suelo a CC (cm³ o g)
R1	127.6	27.6
R2	128.3	28.3
R3	127.4	27.4
R4	127.8	27.8
R5	128.1	28.1
R6	125.9	25.9
R7	128.9	28.9
Promedio	127.7	27.7

^{*} Peso del suelo drenado (100 g de suelo seco a estufa + 100 cm³ de agua) después de 24 h

Tabla 5: Determinación de humedad gravimétrica del suelo seco al aire

Suelo seco al aire	Suelo seco a estufa	Hg
(g)	(g)	(%)
50.00	47.61	5.00

3.4. AGUA DE RIEGO

3.4.1 Características químicas del agua de riego

El agua empleada para el riego de las macetas pertenece a la localidad de Huachipa. Considerando la clasificación del nomograma de Riverside es C₃-S₁ y se caracteriza por tener una alta concentración de sales solubles (0.86 dS m⁻¹) y bajo peligro de contribuir con Na al suelo y de desagregarlo (RAS de 0.53). De acuerdo con los parámetros de FAO, su riesgo a salinizar los suelos es de ligero a moderado y no afectaría la infiltración. Además, no generaría toxicidad por sodio, cloro y boro; sin embargo, presenta de ligera a modera restricción de uso por la concentración de nitratos y bicarbonatos. El agua es dura y bajo condiciones favorables, su alto contenido de Ca y Mg tendería a precipitar con los bicarbonatos (Tabla 6).

Tabla 6: Análisis de químico del agua de riego

Características	Unidades	Huachipa	
рН		7.07	
C.E. (1:1)	$dS m^{-1}$	0.86	
RAS		0.53	
Boro	${ m mg~L^{-1}}$	0.40	
Suma de cationes (+)		8.78	
Calcio	meq L-1	6.50	
Magnesio	meq L-1	1.13	
Potasio	meq L-1	0.11	
Sodio	meq L-1	1.04	
Suma de aniones (-)		8.64	
Nitratos	meq L-1	0.14	
Carbonatos	meq L-1	0.00	
Bicarbonatos	meq L-1	3.36	
Sultatos	meq L-1	3.04	
Cloruros	meq L-1	2.10	
Clasificación		C ₃ -S ₁	

Fuente: Laboratorio de Análisis de Suelos, Plantas, Aguas y Fertilizantes (LASPAF)

3.5. MATERIALES Y EQUIPOS

3.5.1. Insumos

- Arena
- Humus
- Urea (46 % N)
- Superfosfato triple (46 % P₂O₅)
- Cloruro de potasio (60 % K₂O)
- Selenato de sodio (Na₂SeO₄, 98 %, Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA)
- Agua destilada

3.5.2. Materiales

- Bandeja almaciguera de 98 celdillas
- Sacos de 50 kg.
- Tamiz de 2 mm.
- Etiquetas

- Macetas (40 unidades) (TCA 30-Maruplast, 30 cm de diámetro mayor, 19 cm de diámetro menor, 21.1 cm de altura y 10 L de capacidad)
- Bolsas plásticas (160 x 240 x 40 mm) para colocar dentro de las macetas
- Vasos precipitados de 50 mL, 100 mL y 500 mL
- Pabilo
- Cinta de embalaje
- Jeringa de 60 mL
- Malla individual
- Tijera de podar
- Bolsas de papel N° 2
- Bolsas de papel N° 4
- Plumón

3.5.3. Equipos e instrumentos de medición

- Micropipeta 5 mL
- CIRAS -3 (Portable Photosynthesis System)
- SPAD (Portable chlorophyll meter)
- Computadora
- Potenciómetro y conductivímetro
- Estufa
- Balanza digital
- Wincha

3.6. DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El experimento se estableció como un Diseño Completamente al Azar (DCA) en un arreglo factorial 2 x 5 con cuatro repeticiones. Los factores en estudio fueron dos condiciones hídricas en el suelo: irrigada (capacidad de campo) y con estrés hídrico (restricción del riego en llenado de grano) y cinco dosis de Se, obteniéndose un total de 10 tratamientos (Tabla 6) y 40 unidades experimentales.

El Se fue aplicado al suelo como selenato de sodio (Na₂SeO₄, 98 %, Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA) y el estrés hídrico fue establecido a través del método de la Fracción Transpirable de Agua del Suelo (FTAS).

Tabla 7: Tratamientos en estudio

Tratamientos	Factor 1 Condición hídrica del suelo	Factor 2 Dosis de Se (mg kg ⁻¹)
T1	Irrigado	0.00
T2	Irrigado	0.25
T3	Irrigado	0.50
T4	Irrigado	1.00
T5	Irrigado	2.00
T6	Estrés hídrico	0.00
T7	Estrés hídrico	0.25
Т8	Estrés hídrico	0.50
T9	Estrés hídrico	1.00
T10	Estrés hídrico	2.00

Los datos obtenidos fueron procesados y analizados utilizando el programa R (R Core Team, 2021). Las diferencias estadísticas fueron determinadas por análisis de varianza y las medias de los tratamientos fueron comparadas a través de la prueba Tukey a un $\alpha = 0.05$.

3.7. INSTALACIÓN Y MANEJO DEL EXPERIMENTO

3.7.1. Producción de plántulas en bandeja almaciguera

La investigación se inició con la producción de plántulas de quinua con el propósito de que el material vegetal a utilizar en cada unidad experimental fuera homogéneo. Se utilizó una bandeja almaciguera de 98 celdas y como sustrato humus + arena en relación 1:1. En cada celda se colocó de 4 a 6 semillas en un pequeño orificio previamente hecho al centro de la celda y fueron cubiertas con una pequeña capa del mismo sustrato (Figura 3). El riego se realizó por inmersión en función a la necesidad de las plántulas. Cuando las plántulas presentaron dos hojas verdaderas completamente extendidas, se procedió al desahije, dejando una plántula por celda.



Figura 3: Siembra de quinua en bandeja almaciguera

3.7.2. Instalación de macetas y trasplante

Las macetas se rotularon con etiquetas y fueron recubiertas internamente con bolsas de plástico con la finalidad de evitar la pérdida de agua por lixiviación y permitir sellar herméticamente el suelo cuando se inicie la condición de estrés hídrico. Usando una balanza digital se registró el peso de la maceta con la bolsa de plástico y se colocó 7 kg de suelo seco a estufa, considerando que el suelo usado estaba seco al aire y tenía 5 % de humedad gravimétrica (Tabla 5). Las macetas fueron distribuidas en las mesas en DCA.

Las plántulas se trasplantaron cuando presentaron 4 hojas verdaderas completamente extendidas (Figura 4).



Figura 4: Trasplante de plántulas a macetas

3.7.3. Fertilización y aplicación de Se

La dosis de fertilización aplicada fue de 210 - 200 - 150 mg kg⁻¹ suelo de N, P₂O₅ y K₂O, respectivamente, la cual se fraccionó en tres momentos y tuvo como fuentes: urea (46 % N), superfosfato triple (46 % P₂O₅) y cloruro de potasio (60 % K₂O). El primer fraccionamiento se efectuó antes del trasplante (0 días), aplicándose el 25 % N, 100 % P₂O₅ y 50 % K₂O. Para incorporar esta primera fracción se separó un tercio del volumen de suelo de cada una de las macetas e individualmente se mezcló con los fertilizantes granulados. El segundo fraccionamiento se realizó a los 20 días después del trasplante (ddt) y se aplicó en solución el 37.5 % N y el 50 % K₂O. Finalmente, el tercer fraccionamiento se efectuó a los 40 ddt y se aplicó en solución el 37.5 % N.

El Se fue aplicado en solución a los 7 ddt como selenato de sodio (Na₂SeO₄, 98%, Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA), en base a la dosis de cada tratamiento (Tabla 8).

Tabla 8: Dosis de Se y cantidad de selenato de sodio por kilogramo de suelo

Dosis de Se	Selenato de sodio (98%)	
	mg kg ⁻¹	
0.00	0.00	
0.25	0.60	
0.50	1.20	
1.00	2.39	
2.00	4.79	

3.7.4. Riego

El aporte hídrico estuvo basado en mantener el contenido de humedad en el suelo a capacidad de campo, el cual fue de 27.7 % peso/peso (Tabla 4). El riego fue monitoreado diariamente a través del peso de las unidades experimentales durante todo el ciclo del cultivo; por ello, cada día a la misma hora se registró el peso de las 40 macetas y luego se reponía el agua perdida con respecto a su peso a capacidad de campo (Tabla 9).

Tabla 9: Riego de las unidades experimentales a capacidad de campo en humedad gravimétrica

Peso	Unidad	Valor
Maceta + bolsa de plástico	g	500
Suelo seco a estufa	g	7000
Maceta + bolsa de plástico + suelo seco a estufa	g	7500
Agua a capacidad de campo	g	1938
Unidad experimental a capacidad de campo	g	9578

En las primeras tres semanas se consideró despreciable el peso de las plántulas; de allí en adelante se sumó el peso de planta al peso de la unidad experimental, el cual se obtuvo pesando plantas de unidades experimentales que se instalaron adicionalmente para evaluaciones destructivas.

El riego en todos los tratamientos siguió este mismo patrón hasta el final del ciclo del cultivo (antes de secar el grano en planta), excepto durante el tiempo que duró la condición de restricción de agua en los tratamientos con estrés hídrico, en los cuales se reanudó el riego a capacidad de campo al finalizar este periodo.

3.7.5. Establecimiento del estrés hídrico para la diferenciación de los tratamientos

La diferenciación de los tratamientos se realizó a los 59 ddt, cuando el cultivo atravesaba una de sus etapas más sensibles a la falta de agua: llenado de granos. Los tratamientos irrigados continuaron recibiendo su riego a capacidad de campo y los tratamientos con estrés hídrico fueron sometidos a restricción del riego, en ambos siempre monitoreando diariamente los pesos.

El estrés hídrico se trabajó en función al método de la Fracción Transpirable de Agua del Suelo (FTAS) o su expresión en inglés "Fraction of Transpirable Soil Water (FTSW)", que de acuerdo con Jacobsen *et al.* (2009) se determina diariamente con la siguiente fórmula:

$$FTSW = \frac{WTn - WTf}{TTSW}$$

donde:

- WTn: Peso actual de la maceta de un determinado día, el cual se monitorea diariamente durante el periodo de estrés hídrico
- WTf: Peso de la maceta en el momento en que la tasa de transpiración de las plantas estresadas es el 10 % de las plantas control o peso de la maceta cuando el Ratio de Transpiración (RT) es 0.1
 - RT es la relación de la pérdida de agua por transpiración del día de los tratamientos con estrés hídrico con respecto de la pérdida de agua por transpiración del día de su tratamiento irrigado y se calcula diariamente con los datos del monitoreo de los pesos durante el periodo de estrés hídrico
- TTSW: Diferencia entre el peso de la maceta a capacidad de campo y el peso de la maceta cuando la tasa de transpiración de las plantas estresadas disminuya al 10 % de las plantas control

El establecimiento del estrés hídrico se inició con el riego de rutina a capacidad de campo de todas las unidades experimentales. Inmediatamente después, con ayuda de un pabilo se sellaron herméticamente las bolsas conteniendo el suelo con el objetivo de que la transpiración sea la única forma de pérdida de agua (Figura 5) y se pesaron todas las macetas. A partir de ese momento, los tratamientos con estrés hídrico no recibieron riego y su contenido de humedad fue monitoreado diariamente a través del método de la FTAS. En los tratamientos irrigados se realizó un pequeño orificio a sus bolsas para posibilitar el ingreso del pivote de la jeringa, con la cual se suministraba diariamente el riego requerido para que

su suelo alcance su capacidad de campo, los orificios eran cubiertos con cinta de embalaje al finalizar el aporte hídrico (Figura 6).

Los tratamientos con estrés hídrico estuvieron sujetos a restricción del riego por cinco días, donde un RT de 0.1 fue el indicador del final de este periodo (Anexo 1); su riego a capacidad de campo fue reanudado después de registrar los pesos de todas las macetas.



Figura 5: Inicio del estrés hídrico



Figura 6: Aporte del riego a los tratamientos irrigados durante el periodo de estrés hídrico

3.7.6. Secado de los granos

Al final del ciclo del cultivo se redujo la cantidad de agua aplicada a la espera de la humedad comercial de los granos (alrededor del 12 %) y para evitar la pérdida de granos y follaje se colocó mallas individuales (Figura 7).



Figura 7: Secado de los granos

3.7.7. Cosecha

La cosecha se realizó después de la etapa de grano pastoso, cuando la planta alcanzó la madurez de cosecha que se caracteriza por tener la panoja seca (157 ddt). Se cortaron las plantas desde la base del tallo y seguido se separaron las hojas, el tallo y la panoja de cada unidad experimental y se colocaron en bolsas de papel previamente identificadas (Figura 8a).

El trillado, venteado y selección de granos (Figura 8b) se realizó de forma manual, los granos se colocaron en bolsa de papel y los residuos del trillado y venteado se juntaron a la biomasa del tallo. Los granos seleccionados fueron pesados en una balanza digital y después todas las muestras de granos, hojas y tallos se secaron en la estufa a 70 °C por 24 h (Bazán, 2017) para obtener su biomasa seca. Finalmente, cada muestra fue molida (Figura 8c) para su posterior análisis químico.



Figura 8: a. Panoja en bolsa de papel, b. Trillado, venteado y selección de granos y c. Muestras molidas

3.8. VARIABLES EN ESTUDIO

3.8.1. Durante el crecimiento del cultivo

a. Altura de planta

El registro de la altura de planta se realizó una vez por semana y el mismo día durante todo el ciclo del cultivo, desde los 15 ddt hasta el inicio de la cosecha. Con una wincha se midió desde la base de la planta hasta el final de la última hoja completamente expandida.

3.8.2. Al final del estrés hídrico

a. Intercambio gaseoso

El intercambio gaseoso y el índice SPAD fueron evaluados al final de la condición de estrés hídrico (64 ddt) entre las 8 y 11 am y se estandarizó evaluar la hoja más joven completamente madura y expandida (entre la cuarta y quinta hoja por debajo de la inflorescencia o brote).

El intercambio gaseoso se evaluó utilizando un sistema de medición de fotosíntesis portátil (CIRAS-3, PP System, Hitchin, UK), el cual fue calibrado y usado para medir conductancia estomática (g_s - mol H_2O m⁻² s⁻¹), tasa de transpiración (E - mmol H_2O m⁻² s⁻¹) y tasa fotosintética instantánea (A - μ mol CO_2 m⁻² s⁻¹). La eficiencia de carboxilación instantánea (E_iC - mol aire⁻¹) y eficiencia de uso de agua (WUE - μ mol CO_2 mmol⁻¹ H_2O) fueron estimadas a través de la relación A/C_i (concentración interna de CO_2 en la cámara subtomatal) y A/E, respectivamente. El CIRAS-3 fue configurado a densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos de 1000 μ mol m⁻² s⁻¹, déficit de presión de vapor de 2.66 kPa, flujo de bomba de 500 μ mol s⁻¹, temperatura del bloque de 25 °C y concentración de CO_2 del ambiente.

El CIRAS-3 es un equipo que consta de una consola integrada para el manejo de las configuraciones y una pinza que incluye la cámara PLC3-U que mide el intercambio de gas en las hojas, brindando así información útil para el estudio macroscópico de la respuesta de las plantas al ambiente, tales como: CO₂ referencial, CO₂ diferencial, H₂O referencial, H₂O diferencial, fotosíntesis, transpiración y evaporación, conductancia estomática y otros (PP Systems, 2014).

b. Índice SPAD o cantidad relativa de clorofila

El índice SPAD fue evaluado con el medidor portátil de clorofila (SPAD-502, Konica-Minolta, Japón). El valor registrado por unidad experimental fue el promedio de las lecturas de tres regiones de la hoja (base, medio y ápice); las mediciones obtenidas en cada región de la hoja fueron calculadas a partir del promedio de tres lecturas.

El medidor de clorofila Minolta SPAD-502 es un instrumento portátil que determina la cantidad relativa de clorofila presente en las hojas de la planta, cuyo valor se calcula en unidades SPAD. El principio de medida de estos valores SPAD se basa en la diferencia de densidad óptica en dos regiones de longitud de onda, roja e infrarrojo, y su valor numérico será proporcional a la cantidad de clorofila presente en la hoja (Konica Minolta).

3.8.3. En cosecha

a. Biomasa seca

La biomasa seca se determinó eliminando el agua libre por medio del calor, siendo necesario someter a las muestras a temperaturas que aseguren su secado. La biomasa seca de las hojas, tallos y granos se obtuvo al pesar el material vegetal después de haber sido secado en la estufa a 70 °C como lo refiere Bazán (2017).

b. Concentración de Se en granos

La concentración de Se en granos fue determinada a través de la digestión de la biomasa seca de granos con ácido nítrico de acuerdo al método USEPA 3051A (USEPA, 2007) y cuantificada por espectrometría de absorción atómica con atomización en horno de grafito (GFAAS) (Vega-Ravello *et al.*, 2022).

c. Nitrógeno, P y K acumulado en granos

La concentración de N en los granos fue determinada por digestión con ácido sulfúrico y titulación por el método de Kjeldahl (Bazán, 2017). La concentración de P y K en los granos fue cuantificada usando el método USEPA 3051A (USEPA, 2007) para digerir la biomasa seca en ácido nítrico y las concentraciones de P y K fueron medidas a través de ICP-OES (Vega-Ravello *et al.*, 2022).

La acumulación de nutrientes en los granos se calculó multiplicando la biomasa seca de los granos por su respectiva concentración de N, P y K.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

4.1. Concentración de Se en granos de quinua

La concentración de Se en los granos de quinua se vio afectada por la interacción de la condición hídrica del suelo y la dosis de Se. Bajo las condiciones de este suelo deficiente en Se (0.26 mg kg⁻¹) (Tabla 1), la planta de quinua responde positivamente a la aplicación de dosis crecientes de Se al suelo, incrementando las concentraciones de Se en los granos a mayor aporte del mismo (Figura 9). La absorción y distribución de Se depende de la especie vegetal, su ciclo fenológico y las condiciones del suelo (salinidad y pH) (Gupta y Gupta, 2017). Al usarse como fuente el selenato de sodio, la concentración de Se en los granos se vio favorecida puesto que la quinua se cultivó en un suelo de pH = 8.09 (Tabla 3), lo cual promovió una mayor solubilidad y disponibilidad del selenato cuando se aplicó en el suelo (Hossain *et al.*, 2021).

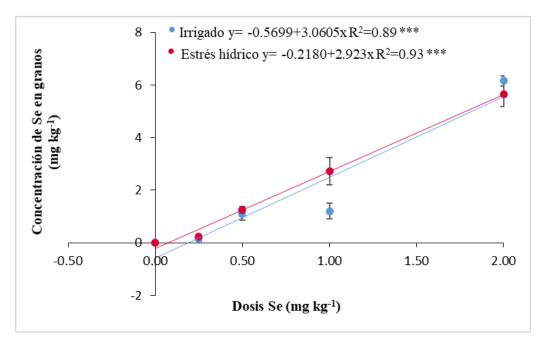


Figura 9: Concentración de Se en granos

4.2. Efecto de la aplicación edáfica de Se en la fisiología de la quinua sometida a estrés hídrico

4.2.1. Intercambio gaseoso

La interacción de las dosis de Se y las condiciones hídricas del suelo influenciaron muy significativamente el intercambio gaseoso. En las diferentes dosis de Se, el estrés hídrico afectó negativamente la conductancia estomática (g_s) (Figura 10), tasa fotosintética instantánea (A) (Figura 11), eficiencia instantánea de carboxilación (E_iC) (Figura 12) y eficiencia de uso de agua (WUE) (Figura 13). Por otro lado, la tasa de transpiración (E) sólo fue influenciada por la condición hídrica independientemente de las dosis de Se (Figura 14).

La conductancia estomática (g_s) para condiciones normales de irrigación muestra valores mayores, puesto que la planta absorbe sin inconvenientes el CO_2 del medio. Mientras que para la condición de estrés hídrico se observó una evidente disminución de la absorción del dióxido de carbono. Asimismo, a pesar de no existir diferencia significativa entre las dosis de Se bajo los tratamientos de estrés hídrico, se puede observar la tendencia a elevar el consumo de CO_2 a bajas dosis, lo que revela que la planta trata de mejorar su g_s a esos niveles (Figura 10).

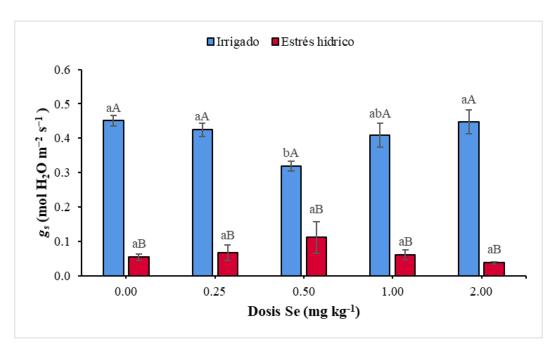


Figura 10: Conductancia estomática (g_s). Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo en cada dosis de Se y las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se en cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=4)

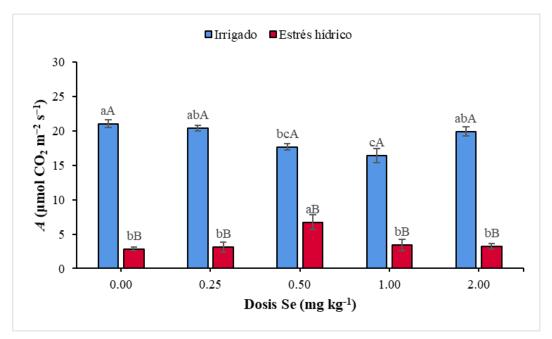


Figura 11: Tasa fotosintética instantánea (*A*). Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo en cada dosis de Se y las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se en cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=4)

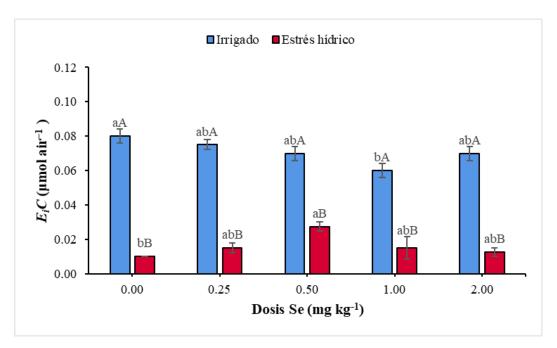


Figura 12: Eficiencia instantánea de carboxilación (E_iC). Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo en cada dosis de Se y las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se en cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=4)

Por otro lado, bajo condiciones de estrés hídrico, las dosis de 0.50 y 1.00 mg Se kg⁻¹ mostraron mayor eficiencia de uso de agua (*WUE*) (Figura 13). Mientras que en la tasa de transpiración (*E*) se observó una disminución drástica de los valores para las plantas sometidas a estrés hídrico (Figura 14). Andrade *et al.* (2018) y Nawaz *et al.* (2015) muestran patrones similares en sus estudios realizados en los cultivos de arroz y trigo, respectivamente. Adicional a ello, Nawaz *et al.* (2015) y Reis *et al.* (2015) detallaron que una condición de sequía reduce el potencial hídrico del suelo, el cual tiene influencia directa sobre la transpiración, la fotosíntesis, la apertura estomática y el metabolismo antioxidante de la planta. En tal sentido, el Se desempeña un papel importante en la mitigación de esta condición debido a su capacidad para regular el estado hídrico de las plantas (Habibi, 2013), reducir las EROs y mantener de la integridad de las membranas celulares (Gupta y Gupta, 2017).

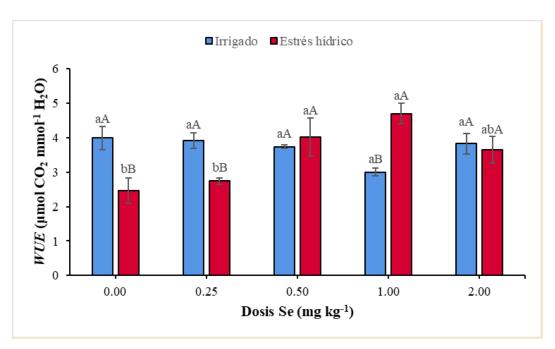


Figura 13: Eficiencia de uso del agua (*WUE*). Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo en cada dosis de Se y las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se en cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=4)

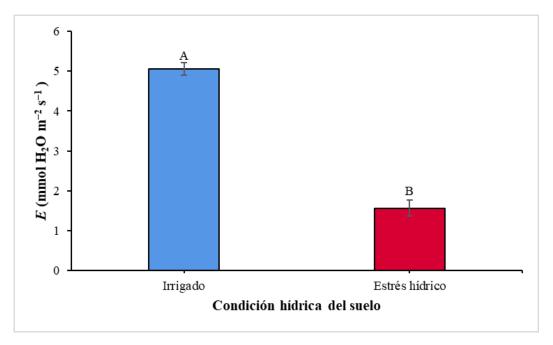


Figura 14: Tasa de transpiración (*E*). Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo independiente de cada dosis de Se, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=20)

4.2.2. Cantidad relativa de clorofila

El índice SPAD resultó solo ser alterado por la condición hídrica del suelo, obteniéndose un mayor valor en los tratamientos sometidos a estrés hídrico (Figura 15). Pese a que el estrés hídrico se caracteriza generalmente por una reducción en el contenido de la clorofila (Andrade *et al.*, 2018), en esta investigación se encontraron resultados opuestos. Esto podría atribuirse a la metodología de medición y/o a un efecto de concentración por la presencia de hojas de menor tamaño y menos hidratadas, lo cual genera el aumento del número de células por unidad de área, tal como lo constatan Chaves-Barrantes *et al.* (2018) en el cultivo de frijol. De manera similar reportaron Lozano (2015) y Vega-Ravello *et al.* (2022) para el cultivo de papa y frijol, respectivamente.

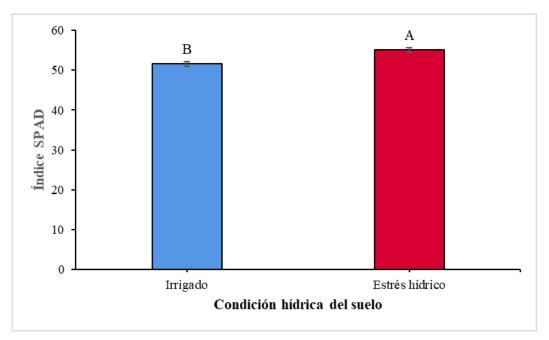


Figura 15: Índice SPAD. Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo independiente de cada dosis de Se, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=20)

4.3. Efecto de la aplicación edáfica de Se en el crecimiento de la quinua sometida a estrés hídrico

4.3.1. Altura de planta

Los factores en estudio y la interacción de los mismos no influenciaron en la altura final de las plantas de quinua (Figura 16 y Anexo 9); sin embargo, la dosis de Se y la condición

hídrica del suelo afectaron significativamente la tasa de crecimiento de manera independiente (Figura 17 y Anexo 12).

Es evidente que los tratamientos irrigados tienen alturas similares. Pero, a pesar no presentar diferencia estadística, si se analiza el comportamiento de los tratamientos en condición de estrés hídrico, su control obtuvo un tamaño inferior al del control del tratamiento irrigado reflejando la respuesta esperada de una planta que sufre restricción en el suministro de agua. Asimismo, los tratamientos con dosis de Se de 0.25 a 1 mg kg⁻¹ tienden a iguales alturas y mayores al control, sugiriendo que el Se mitigó el impacto ante la falta de agua. Mientras que en su dosis más alta de Se (2 mg kg⁻¹), la altura se reduce, lo que nos lleva a suponer que esa dosis fue perjudicial y el efecto negativo fue acentuado por el estrés hídrico (Figura 16). Contrariamente a los resultados mostrados, Andrade *et al.* (2018) y Aissa *et al.* (2018) reportaron que las alturas en las plantas de arroz y sorgo, respectivamente, fueron más altas bajo condiciones irrigadas. Además, Andrade *et al.* (2018) afirmó que la altura de la planta aumentó con las dosis de Se independientemente de la condición hídrica del suelo y el tratamiento a la dosis de Se de 0.5 mg kg⁻¹ fue el que creció más.

De acuerdo al análisis de las ecuaciones de las curvas de crecimiento, las tasas de crecimiento diferencian sus comportamientos. La tasa de crecimiento del tratamiento con estrés hídrico a la dosis de Se de 0.5 mg kg⁻¹ tiende a comportarse como las de los tratamientos irrigados que reciben Se, lo que permite que iguale sus alturas, sugiriendo que esta dosis (0.5 mg Se kg⁻¹) en condición de estrés hídrico tiene el potencial para promover el normal crecimiento de la planta de quinua (Figura 17).

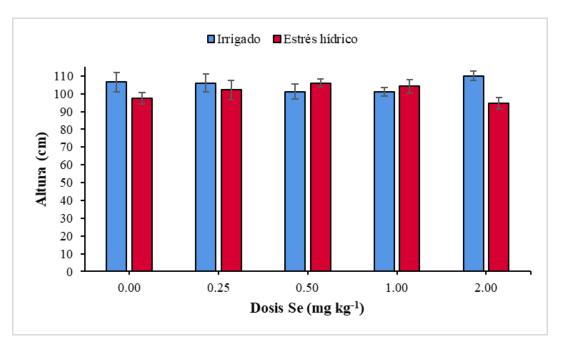


Figura 16: Altura final de planta

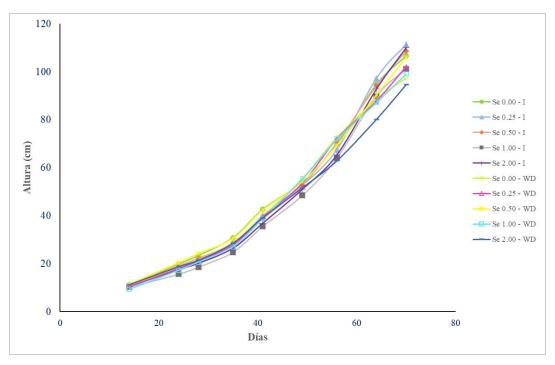


Figura 17: Curva de crecimiento sigmoidea a lo largo del ciclo del cultivo de quinua

4.4. Efecto de la aplicación edáfica de Se en producción de biomasa de la quinua sometida a estrés hídrico

4.4.1. Biomasa seca de granos

Los resultados obtenidos muestran diferencias estadísticas muy significativas para la condición hídrica del suelo (Figura 18) y la dosis de Se (Figura 19), independientemente.

Para el factor condición hídrica del suelo se corroboró que bajo estrés hídrico se redujo la producción de granos (Figura 18). Los resultados obtenidos guardan relación con la literatura, donde una condición de sequía en la etapa de llenado de grano es crítica porque dificulta la formación del mismo (Farooq *et al.*, 2012). Dicha afirmación, también se ve reflejada en las investigaciones realizadas por Andrade *et al.* (2018) y Habibi (2013) para el cultivo de arroz y cebada, respectivamente.

En el factor dosis de Se fue observado que existe cierto potencial para la dosis 0.5 mg kg⁻¹, puesto que se obtuvo un efecto positivo en la biomasa seca de los granos, contrastante a los datos obtenidos con las dosis de 1.00 y 2.00 mg Se kg⁻¹, las cuales generaron un efecto negativo, disminuyendo la producción de granos (Figura 19). Esto podría atribuirse al efecto hormesis, donde a dosis bajas de Se producen efectos benéficos o estimulantes, mientras que a altas dosis ocurren efectos tóxicos o inhibidores (Mendoza-Morales *et al.* 2019).

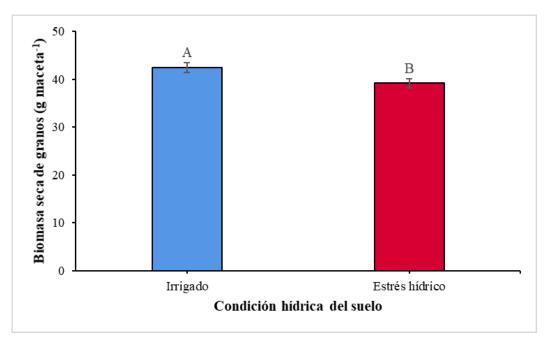


Figura 18: Biomasa seca de granos en relación a la condición hídrica del suelo. Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo independiente de cada dosis de Se, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=20)

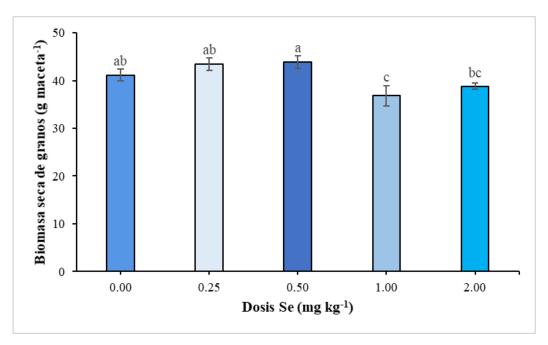


Figura 19: Biomasa seca de granos en relación a la dosis de Se aplicada. Las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se independiente de cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=8)

4.4.2. Biomasa seca total

En la biomasa seca total no se observó un efecto visible en los tratamientos que estuvieron en condiciones normales de irrigación, puesto que estadísticamente todos son iguales. Mientras que en condiciones de estrés hídrico se observó que el Se generó un efecto positivo, reflejado nuevamente en la dosis de 0.5 mg Se kg⁻¹, donde se obtuvo una mayor producción de biomasa seca total (Figura 20). Estos resultados se explicarían por el efecto benéfico que genera la aplicación del Se en la planta que promueve su sistema de defensa, el cual permite mantener la integridad de la membrana celular y regular el potencial hídrico ante condiciones de estrés generando una mejora en la eficiencia de uso de agua y una mayor producción de biomasa, tal como lo encontraron Boldrin *et al.* (2013) y Vega-Ravello *et al.* (2022) en los cultivos de arroz y frijol, respectivamente. Asimismo, Yao *et al.* (2009) obtuvieron resultados similares a esta investigación con la dosis de 0.5 mg Se kg⁻¹ en el cultivo de trigo.

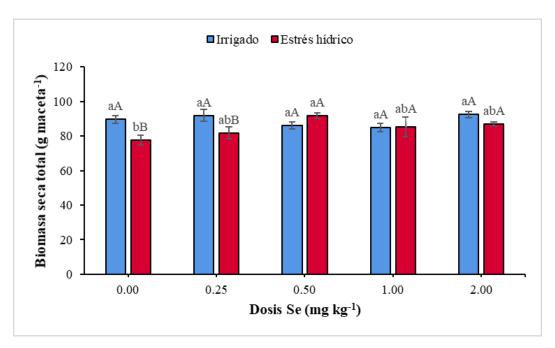


Figura 20: Biomasa seca total. Las letras mayúsculas comparan las medias de las condiciones hídricas del suelo en cada dosis de Se y las letras minúsculas comparan las medias de las dosis de Se en cada condición hídrica del suelo, según la prueba de Tukey (al 5 % de probabilidad). Las barras verticales indican el error estándar de los valores medios (n=4)

4.5. Efecto de la aplicación edáfica de Se en la absorción de nutrientes por la quinua sometida a estrés hídrico

4.5.1. Acumulación de N, P y K en granos

La acumulación de N, P y K en granos fue modificada por la interacción de las dosis de Se y la condición hídrica del suelo (Anexos 15, 16 y 17).

Las cantidades acumuladas de N (Figura 21), P (Figura 22) y K (Figura 23) en granos en función a las dosis Se se ajustaron a modelos cuadráticos en las dos condiciones hídricas del suelo evaluadas.

a. Acumulación de nitrógeno

En condiciones irrigadas, dosis de Se de hasta 1.00 mg kg⁻¹ genera un beneficio en la acumulación del nutriente, pero que a la dosis máxima de 2.00 mg Se kg⁻¹ se observó una caída de los valores (Figura 21). Dicha reacción pudo deberse a un efecto por toxicidad, tal como resultó en la investigación realizada por Cabral *et al.* (2020), donde demostró el efecto nocivo de la dosis de 2.00 mg Se kg⁻¹ en el cultivo de arroz. Por otro lado, en condiciones de estrés hídrico, la dosis más baja es la genera mayor acumulación de nitrógeno (Figura

21). Esta respuesta guarda relación con lo mencionado por Schiavon y Pilon-Smits (2017), quienes destacan la función protectora del Se ante condiciones de estrés en las plantas, pues en respuesta a la producción de especies reactivas de oxígeno (EROs) induce la síntesis de compuestos nitrogenados, la actividad de enzimas y metabolitos antioxidantes. Asimismo, señalan que el Se puede afectar el metabolismo del N al obstruir la captación de molibdeno (Mo), cofactor de la nitrato reductasa, enzima que promueve la conversión de nitrato a nitrito en la asimilación del N; por lo que, una disminución de esta enzima podría afectar la síntesis de aminoácidos.

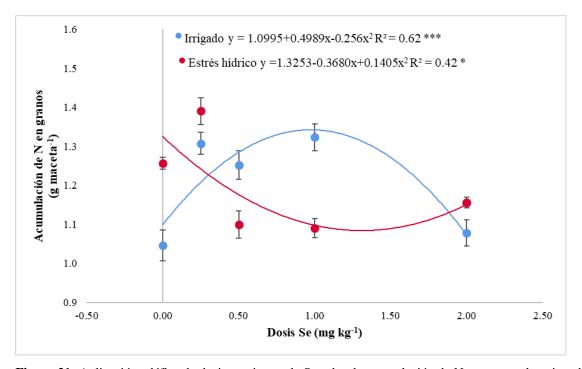


Figura 21: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de N en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico

b. Acumulación de fósforo

En condiciones de riego normal se observó que hay mayor acumulación del nutriente con dosis de hasta 1.00 mg Se kg⁻¹; pero, a la dosis alta se observó una disminución drástica de los valores. Mientras que, en condiciones de estrés hídrico, la dosis de 0.25 mg Se kg⁻¹ fue la que obtuvo mayor acumulación de P (Figura 22). La literatura refiere que la influencia del Se en las plantas depende de la concentración del P por estar en forma aniónica en la solución suelo (INTAGRI, 2018), pero las actuales investigaciones reportan resultados contradictorios de la interacción Se-P (Zhou *et al.*, 2020). En un estudio en el cultivo arroz se demostró que la acumulación de P en los tejidos disminuye en respuesta al aumento de

los niveles de Se, mientras un exceso de Se genera fitotoxicidad (Cabral *et al.*, 2020). Asimismo, cuando el cultivo fue lechuga, encontraron que el Se al estar involucrado en la absorción y acumulación de minerales que cumplen un rol importante en el metabolismo, puede influir en la actividad y permeabilidad de la membrana celular (Matraszek y Hawrylak, 2009).

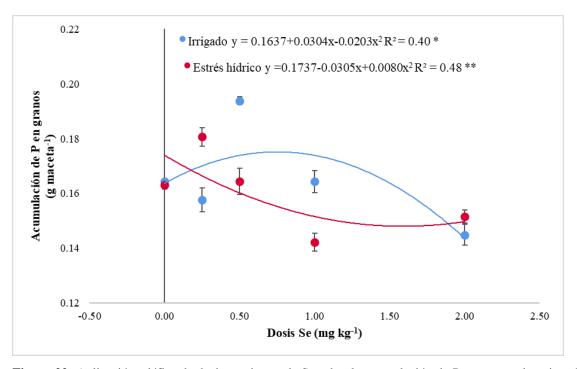


Figura 22: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de P en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico

c. Acumulación de potasio

El comportamiento del K fue análogo al del N y P. En condiciones de riego normal, se llegó a acumular más potasio con la dosis de 0.50 mg Se kg⁻¹ y con las dosis más altas se produjo el efecto contrario. En tanto que, para las condiciones de estrés hídrico, se observó una mayor acumulación del nutriente con la dosis de 0.25 mg Se kg⁻¹ (Figura 23), tal como lo obtuvieron Pazurkiewicz-Kocot *et al.* (2003) y Yao *et al.* (2013) en el cultivo de maíz y trigo, respectivamente. Este comportamiento del incremento del K puede encontrar soporte en que el K habría contribuido en el ajuste osmótico de la planta, interviniendo en los mecanismos para mantener la turgencia y la conductancia estomática (Patakas *et al.*, 2002).

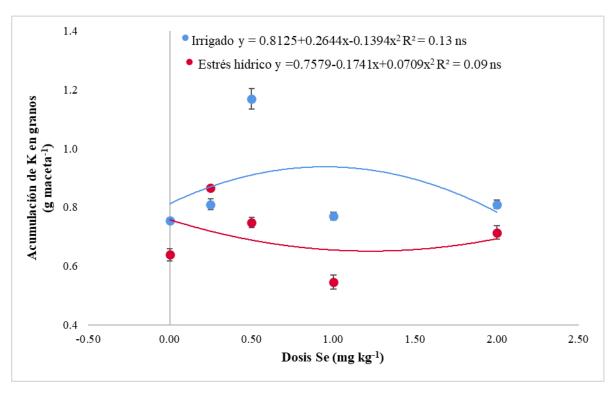


Figura 23: Aplicación edáfica de dosis crecientes de Se sobre la acumulación de K en granos de quinua bajo condiciones irrigadas y de estrés hídrico

V. CONCLUSIONES

El Se fue absorbido por la quinua y la concentración de Se en sus granos se correlaciona positivamente con las dosis crecientes de Se aplicadas al suelo. Bajo estrés hídrico se redujo la producción del cultivo de quinua independiente a la aplicación de Se.

- La presencia de Se en los tratamientos con estrés hídrico mejoró el intercambio gaseoso, donde la dosis de 0.5 mg kg⁻¹ incrementó la tasa fotosintética instantánea (*A*), la eficiencia de carboxilación instantánea (*E_iC*) y la eficiencia del uso del agua (*WUE*) y la dosis de 0.25 mg kg⁻¹ acrecentó la acumulación de N, P y K.
- La altura de las plantas de quinua no fue afectada por los factores en estudio ni por la interacción de las mismas.
- La condición de estrés hídrico disminuyó la producción de la biomasa seca de granos independiente de la dosis de Se. Mientras que la dosis de 0.5 mg Se kg⁻¹ aumentó la biomasa seca de granos, independiente a la condición hídrica.
 El tratamiento con estrés hídrico a 0.5 mg Se kg⁻¹ favoreció a formar mayor biomasa

seca total.

VI. RECOMENDACIONES

- Seguir correctamente la metodología de la FTAS, puesto que se puede correr el riesgo que las plantas no se recuperen al retribuirle agua una vez finalizado el estrés hídrico.
- Controlar los factores sanitarios para no incrementar la condición de estrés en las plantas.
- Se recomienda verificar, en el equipo CIRAS-3, el tipo de cámara que porta la pinza y el área foliar que esta abarca. Además, se sugiere esperar la estabilización de las variables para registrar valores reales.
- Se recomienda evaluar el índice de área foliar (IAF) para complementar los resultados del contenido relativo de clorofila.
- Evaluar otras dosis de Se, considerando que la aplicación de bajas dosis al suelo (0.25 y 0.50 mg kg⁻¹) atenuó el efecto del estrés hídrico en las variables evaluadas.
- Enfocar futuros estudios sobre:
 - El efecto del Se en la tolerancia de los cultivos de importancia económica a la reducción de las láminas de riego y otros factores bióticos y abióticos.
 - La importancia de incrementar el contenido de Se en las plantas para la salud humana y animal.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Abdul, C., Gopi, R., Sankar, B., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sridharan, R., y Panneerselvam, R. (2007). Studies on germination, seedling vigour, lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *South African Journal of Botany*, 73(2), 190–195. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2006.11.001
- Aissa, N., Malagoli, M., y Radhouane, L. (2018). An Approach to Alleviate the Impact of Drought Stress with Selenium Amendment. *Iranian Journal of Science and Technology, Transaction A: Science*, 42(1), 283–288. https://doi.org/10.1007/s40995-018-0511-2
- Andrade, F., da Silva, G., Guimarães, K., Barreto, H., de Souza, K., Guilherme, L., Faquin, V., y Reis, A. (2018). Selenium protects rice plants from water deficit stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 164, 562–570. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.08.022
- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (2008). Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana, Madrid. https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal200 8Azcon..pdf
- Bazán, R. (2017). Manual de procedimientos de los análisis de suelos y agua con fines de riego (Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA) (ed.)). Ministerio de Agricultura y Riego (MINAGRI). https://repositorio.inia.gob.pe/bitstream/inia/504/1/Bazan-Manual_de_procedimientos_de_los.pdf
- Blum, A. (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential Are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, *56*(11), 1159–1168. https://doi.org/10.1071/AR05069
- Boldrin, P., Faquin, V., Ramos, S., Boldrin, K., Ávila, F., y Guilherme, L. (2013). Soil and foliar application of selenium in rice biofortification. *Journal of Food Composition and Analysis*, *31*(2), 238–244. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2013.06.002

- Broadley, M., White, P., Bryson, R., Meacham, M., Bowen, H., Johnson, S., Hawkesford, M., McGrath, S., Zhao, F., Breward, N., Harriman, M., y Tucker, M. (2006). Biofortification of UK food crops with selenium. *Proceedings of the Nutrition Society*, 65(2), 169–181. https://doi.org/10.1079/pns2006490
- Bukasov, S. (1981). *Las plantas cultivadas en México, Guatemala y Colombia*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. Publicación Miscelánea N° 20.
- Cabral Gouveia, G. C., Galindo, F. S., Dantas Bereta Lanza, M. G., Caroline da Rocha Silva, A., Pereira de Brito Mateus, M., Souza da Silva, M.,...Reis, A. R. dos. (2020). Selenium toxicity stress-induced phenotypical, biochemical and physiological responses in rice plants: Characterization of symptoms and plant metabolic adjustment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 202. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110916
- Calabrese, E. J. (2014). Hormesis: a fundamental concept in biology. *Microbial Cell*, *1*(5), 145. https://doi.org/10.15698/MIC2014.05.145
- Calabrese, E. J., y Baldwin, L. A. (2002). Defining hormesis. *Human and Experimental Toxicology*, 21(2), 91–97. https://doi.org/10.1191/0960327102ht217oa
- Casierra-Posada, F., Ávila-León, O., y Riascos-Ortíz, D. (2012). Cambios diarios del contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de caléndula bajo sol y sombra. *Temas Agrarios*, *17*(1), 2012. https://doi.org/10.21897/rta.v17i1.697
- Cechin, I., Rossi, S., Oliveira, V., y Fumis, T. (2006). Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. *Photosynthetica* 2006 44:1, 44(1), 143–146. https://doi.org/10.1007/S11099-005-0171-2
- Chauhan, R., Awasthi, S., Srivastava, S., Dwivedi, S., Pilon-Smits, E., Dhankher, O., y Tripathi, R. (2019). Understanding selenium metabolism in plants and its role as a beneficial element. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 49(21), 1937–1958. https://doi.org/10.1080/10643389.2019.1598240
- Chaves-Barrantes, N. F., Polanía, J. A., Muñoz-Perea, C. G., Rao, I. M., y Beebe, S. E. (2018). Caracterización fenotípica por resistencia a sequía terminal de germoplasma de frijol común. *Agronomía Mesoamericana*, 29(1), 1. https://doi.org/10.15517/MA.V29I1.27618

- Chimenti, C., Marcantonio, M., y Hall, A. (2006). Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Research*, 95(2–3), 305–315. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.003
- Correia, M., Osório, M., Osório, J., Barrote, I., Martins, M., y David, M. (2006). Influence of transient shade periods on the effects of drought on photosynthesis, carbohydrate accumulation and lipid peroxidation in sunflower leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 58(1–3), 75–84. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.06.015
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. (2018). Plant anatomy. A concept-based approach to the structure of seed plants. *Plant Anatomy*, 725
- D'Amato, R., Regni, L., Falcinelli, B., Mattioli, S., Benincasa, P., Dal Bosco, A., Pacheco, P., Proietti, P., Troni, E., Santi, C., y Businelli, D. (2020). Current Knowledge on Selenium Biofortification to Improve the Nutraceutical Profile of Food: A Comprehensive Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(14), 4075–4097. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c00172
- Davis, J., Steffens, T., Engle, T., Mallow, K., y Cotton, S. (2002). *Diagnosing selenium toxicity*. Colorado State University. Cooperative extensión N° 6.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2011). *La Quinua: Cultivo milenario para contribuir a la seguridad alimentaria mundial*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), Oficina Regional para América Latina y el Caribe. http://www.fao.org/docrep/017/aq287s/aq287s.pdf
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2017). Water for Sustainable Food and Agriculture A report produced for the G20 Presidency of Germany. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. www.fao.org/publications
- Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Ahmad, N., y Saleem, B. A. (2009). Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4), 237–246. https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2009.00365.x
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., y Siddique, K. H. M. (2012). Drought Stress in Plants: An Overview. In R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress* (pp. 1–33). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1

- Farooqi, Z., Ayub, M., Zia ur Rehman, M., Sohail, M., Usman, M., Khalid, H., y Naz, K. (2020). Regulation of drought stress in plants. In D. K. Tripathi, V. P. Singh, D. K. Chauhan, S. Sharma, S. M. Prasad, N. K. Dubey, & N. Ramawat (Eds.), *Plant Life Under Changing Environment* (1st editio, pp. 77–104). Academic Press. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-818204-8.00004-7
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., y Sharkey, T. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. In *Plant Biology* (Vol. 6, Issue 3, pp. 269–279). https://doi.org/10.1055/s-2004-820867
- Flexas, J., y Medrano, H. (2002). Energy dissipation in C3 plants under drought. *Functional Plant Biology*, 29(10), 1209–1215. https://doi.org/10.1071/FP02015
- Fordyce, F., Guangdi, Z., Green, K., y Xinping, L. (2000). Soil, grain and water chemistry in relation to human selenium-responsive diseases in Enshi District, China. *Applied Geochemistry*, *15*(1), 117–132. https://doi.org/10.1016/S0883-2927(99)00035-9
- Gandarillas, H. (1977). *Genética y origen de la quinua*. Castelar, Argentina, Instituto de Fitotecnia. Boletín Genético N° 8. pp. 3-14.
- Gandarillas, H. y Tapia, G. (1976). Requerimientos de fertilizantes en la quinua, Altiplano Central de Bolivia. En *Convención Internacional de Quenopodiáceas, Potosí, Bolivia*. IICA. Informes de Conferencias, Cursos y Reuniones N° 96.
- Giusti, K. (1970). El género Chenopodium en la Argentina: I. Número de cromosomas. Darwiniana. *Instituto de Botánica Darwinion*, 16:98-105. Recuperado de https://www.jstor.org/stable/23213870.
- Gómez, L., y Aguilar, E. (2016). *Guía de cultivo de la quinua* (Segunda ed). Organización de las Naciones Unidas para la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura y Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima.
- Gowda, V., Henry, A., Yamauchi, A., Shashidhar, H., y Serraj, R. (2011). Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. In *Field Crops Research* (Vol. 122, Issue 1, pp. 1–13). https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.001
- Gupta, M., y Gupta, S. (2017). An overview of selenium uptake, metabolism, and toxicity in plants. *Frontiers in Plant Science*, 7. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02074

- Habibi, G. (2013). Effect of drought stress and selenium spraying on photosynthesis and antioxidant activity of spring barley. *Acta Agriculturae Slovenica*, 101(1), 31–39. https://doi.org/10.2478/ACAS-2013-0004
- Hinojosa, L., González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F., y Murphy, K. M. (2018).
 Quinoa abiotic stress responses: A review. *Plants*, 7(4).
 https://doi.org/10.3390/plants7040106
- Hossain, A., Skalicky, M., Brestic, M., Maitra, S., Sarkar, S., Ahmad, Z., Vemuri, H., Garai, S., Mondal, M., Bhatt, R., Kumar, P., Banerjee, P., Saha, S., Islam, T., y Laing, A. M. (2021). Selenium Biofortification: Roles, Mechanisms, Responses and Prospects.
 Molecules, 26(4), 881. https://doi.org/10.3390/molecules26040881
- INIA (Instituto Nacional de Innovación Agraria). (2013). *Quinua Salcedo INIA*. Recuperado de: http://repositorio.inia.gob.pe/handle/inia/78.
- INTAGRI. (2018). *Papel del selenio en la nutrición vegetal*. Recuperado de https://www.intagri.com/articulos/nutricion-vegetal/papel-del-selenio-en-la-nutricion-vegetal.
- Jacobsen, S. (2003). The worldwide potential for quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Food Reviews International, 19(1–2), 167–177. https://doi.org/10.1081/FRI-120018883
- Jacobsen, S., Liu, F., y Jensen, C. (2009). Does root-sourced ABA play a role for regulation of stomata under drought in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Scientia Horticulturae*, 122(2), 281–287. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.05.019
- Jacobsen, S. y Mujica, A. (2001). Avances en el conocimiento de resistencia a factores abióticos adversos en la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.). En Jacobsen, S. y Portillo, Z. (Eds). *Memorias, Primer Taller Internacional sobre Quinua: Recursos Genéticos y Sistemas de Producción*. (pp. 10-15) Lima, Perú. Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Jacobsen, S., Mujica, A., y Jensen, C. (2003). The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to adverse abiotic factors. *Food Reviews International*, 19(1–2), 99–109. https://doi.org/10.1081/FRI-120018872
- Jensen, C., Jacobsen, S., Andersen, M., Núñez, N., Andersen, S., Rasmussen, L., y Mogensen, V. (2000). Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying. In *European Journal of Agronomy* (Vol. 13). www.elsevier.com/locate/eja

- Kabata-Pendias, A., y Pendias, H. (2001). *Trace elements in soils and plants*. Department of Soil Science and Land Protection. Florida, United States of America. CRC Press.
- Kavar, T., Maras, M., Kidrič, M., Šuštar-Vozlič, J., y Meglič, V. (2008). Identification of genes involved in the response of leaves of *Phaseolus vulgaris* to drought stress. *Molecular Breeding*, 21(2), 159–172. https://doi.org/10.1007/s11032-007-9116-8
- Kiani, S., Talia, P., Maury, P., Grieu, P., Heinz, R., Perrault, A., Nishinakamasu, V., Hopp, E., Gentzbittel, L., Paniego, N., y Sarrafi, A. (2007). Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Science*, *172*(4), 773–787. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.12.007
- Kirkham, M. (2014). Principles of soil and plant water relations, 2nd Edition. *Principles of Soil and Plant Water Relations*, 2nd Edition, 1–579. https://doi.org/10.1016/C2013-0-12871-1
- Konica Minolta. Chlorophyll meter SPAD-502 Instruction Manual. https://www.konicaminolta.com.cn/instruments/download/manual/pdf/SPAD502_Manual.pdf
- Lanza, M., y Reis, A. (2021). Roles of selenium in mineral plant nutrition: ROS scavenging responses against abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, *164*, 27–43. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.04.026
- Lawlor, D. W., y Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 275–294. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Lei, Y., Yin, C., y Li, C. (2006). Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of Populus przewalskii. *Physiologia Plantarum*, *127*(2), 182–191. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00638.x
- Liu, H., Wang, X., Wang, D., Zou, Z., y Liang, Z. (2011). Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in Salvia miltiorrhiza Bunge. *Industrial Crops and Products*, *33*(1), 84–88. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2010.09.006

- Lopes, G., Ávila, F. W., y Guilherme, L. (2017). Comportamento de selênio no solo e sua implicação para a saúde humana. In *Ciencia e Agrotecnologia* (Vol. 41, Issue 6, pp. 605–615). Federal University of Lavras. https://doi.org/10.1590/1413-70542017416000517
- Lozano, F. (2015). Eficiencia de uso de agua en quince genotipos de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de estrés hídrico por sequía. (Tesis Ing. Agr.). Universidad Nacional Agraria La Molina., Lima, Perú.
- Martinelli, K. (2011). Biofortificação do arroz, do brócolis e do rabanete com selênio e predição de sua disponibilidade no solo. (Tesis maestría en Agricultura tropical y subtropical). Instituto Agronômico de Campinas, Sao Paulo, Brasil.
- Matamoros, A. (2001). Distribución espacial de selenio en suelos y su comportamiento geoquímico local al oriente de los Municipios de Utica y Villeta. Bogotá, Colombia. Subdirección de Georreconocimiento.
- Matraszek, R. y Hawrylak, B. (2009). Macronutrients accumulation in useable parts of lettuce as affected by nickel and selenium concentrations in nutrient solution. *Fresenius Environmental Bulletin*. 18(6): 1059-1065. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/259182210_Macronutrients_accumulation_in _useable_parts_of_lettuce_as_affected_by_nickel_and_selenium_concentrations_in_nut rient_solution
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulías, J., y Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89, 895–905. https://doi.org/10.1093/aob/mcf079
- Melgarejo, L. (2010). *Experimentos en Fisiología Vegetal*. Universidad Nacional de Colombia. https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2019/02/Melgarejo-2010.pdf
- Mendoza-Morales, L., Mendoza-González, A., Mateo- Cid, L., y Rodríguez-Dorantes, A. (2019). Analysis of the effect as biostimulants of *Sargassum vulgare* and *Ulva fasciata* extracts on *Lens esculenta* growth. *Mexican Journal of Biotechnology*, 4(4), 15–28. https://doi.org/10.29267/MXJB.2019.4.4.15
- Meza, J. (2016). *Cultivo de La Quinua en Ancash*. Dirección Regional de Agricultura Ancash. Recuperado de https://agroancash.gob.pe/agro/wp-content/uploads/2016/06/libro-quinua.pdf.

- Mujica, A. (1988). Parámetros genéticos e índices de selección en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.). (Tesis doctoral en Ciencias Genéticas). Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- Mujica, A., Izquierdo, J., y Marathee, J. (2010). Quinua ancestral cultivo de los andes. Recuperado de https://www.ciq.org.bo/images/recursosInformacion/repositorioDigital/16%20LIBRO% 20Quinua-ancestral-cultivo-de-los-andes-r-miranda.pdf.
- Mujica, A., y Jacobsen, S. (1999). Fisiología de la resistencia a sequía en quinua (Chenopodium quinoa Willd.). Lima, Perú. CIP, pp. 71–78.
- Natasha, Shahid, M., Niazi, N., Khalid, S., Murtaza, B., Bibi, I., y Rashid, M. (2018). A critical review of selenium biogeochemical behavior in soil-plant system with an inference to human health. *Environmental Pollution*, 234, 915–934. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.12.019
- Nawaz, F., Ahmad, R., Ashraf, M. Y., Waraich, E. A., y Khan, S. Z. (2015). Effect of selenium foliar spray on physiological and biochemical processes and chemical constituents of wheat under drought stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *113*, 191–200. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.12.003
- Okcu, G., Kaya, M., y Atak, M. (2005). Effects of Salt and Drought Stresses on Germination and Seedling Growth of Pea (*Pisum sativum* L.). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 29, 237-242. https://dergipark.org.tr/en/pub/tbtkagriculture/issue/11626/138491
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K., y Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 163(2), 361–367. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00140-1
- Patel, S. (2015). Resurgence of Interest in Ancient Grain Quinoa (*Chenopodium quinoa*):

 An Appraisal. In *Emerging Bioresources with Nutraceutical and Pharmaceutical Prospects* (pp. 91–100). Springer International Publishing. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-12847-4_9

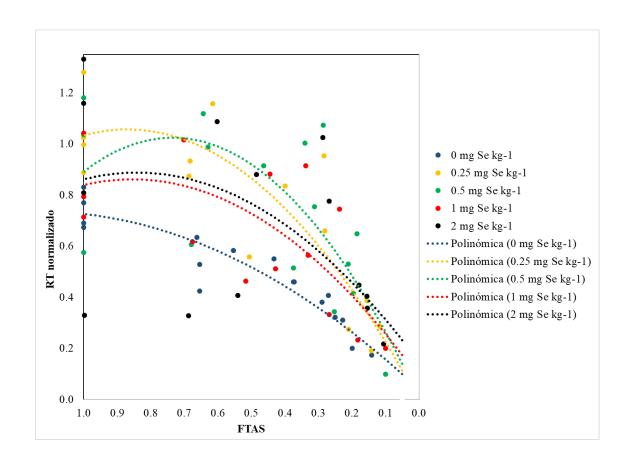
- Pazurkiewicz-Kocot, K., Galas, W., y Kita, A. (2003). The effect of selenium on the accumulation of some metals in *Zea mays* L. plants treated with indole-3-acetic acid. *Cellular & Molecular Biology Letters*. 8(1), 97–103.
- Pérez-Pérez, J., Robles, J., Tovar, J., y Botía., P. (2009). Response to drought and salt stress of lemon "Fino 49" under field conditions: Water relations, osmotic adjustment and gas exchange. *Scientia Horticulturae*, 122(1), 83–90. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.04.009
- PP Systems. (2014). Ciras 3 Portable Photosynthesis System. Operation Manual. Ed. 1.06. https://ppsystems.com/ciras3-portable-photosynthesis-system/
- Proietti, P., Nasini, L., Del Buono, D., D'Amato, R., Tedeschini, E., y Businelli, D. (2013). Selenium protects olive (*Olea europaea* L.) from drought stress. *Scientia Horticulturae*, 164, 165–171. https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2013.09.034
- Quelal, M. (2010). Análisis de la cadena agroproductiva de la quinua (Chenopodium quinoa Willd), en las provincias de Chimborazo e Imbabura. (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador.
- Raina, M., Sharma, A., Nazir, M., Kumari, P., Rustagi, A., Hami, A., Bhau, B. S., Zargar, S. M., y Kumar, D. (2021). Exploring the new dimensions of selenium research to understand the underlying mechanism of its uptake, translocation, and accumulation. *Physiologia Plantarum*, 171(4), 882–895. https://doi.org/10.1111/ppl.13275
- Reddy, A., Chaitanya, K., y Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. In *Journal of Plant Physiology* (Vol. 161, Issue 11, pp. 1189–1202). Elsevier GmbH. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013
- Reis, A., Favarin, J., Gratão, P., Capaldi, F., y Azevedo, R. (2015). Antioxidant metabolism in coffee (*Coffea arabica* L.) plants in response to nitrogen supply. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 27. https://doi.org/10.1007/s40626-015-0045-3
- Sankar, B., Jaleel, C., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., y Panneerselvam, R. (2007). Drought-induced biochemical modifications and proline metabolism in *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. *Acta Bot. Croat*, 66(1), 43–56.

- Schiavon, M., y Pilon-Smits, E. A. H. (2017). Selenium Biofortification and Phytoremediation Phytotechnologies: A Review. *Journal of Environmental Quality*, 46(1), 10–19. https://doi.org/10.2134/JEQ2016.09.0342
- Schiavon, M., Nardi, S., dalla Vecchia, F., y Ertani, A. (2020). Selenium biofortification in the 21st century: status and challenges for healthy human nutrition. *Plant and Soil*, *453*(1–2), 245–270. https://doi.org/10.1007/s11104-020-04635-9
- Serraj, R., y Sinclair, T. (2002) Osmolyte Accumulation: Can It Really Help Increase Crop Yield under Drought Conditions?. *Plant, Cell & Environment*, 25, 333-341. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00754.x
- Singh, B., y Singh, G. (2004). Influence of soil water regime on nutrient mobility and uptake by Dalbergia sissoo seedlings. *Tropical Ecology*, 45(2), 337–340.
- Sun, Y., Wang, C., Chen, H., y Ruan, H. (2020). Response of plants to water stress: A meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 11(June), 1–8. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00978
- Taiz, L., y Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology*. (5° ed.) Massachusetts, United States of America: Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Tapia, M., Gandarillas, H., Alandia, S., Ortiz, R., Otazu, V., Rea, J., Salas, B., y Zanabria, E. (1979). *Quinua y la kañiwa: cultivos andinos*. Bogotá, Colombia. CIID.
- Turner, N., Wright, G., y Siddique, K. (2001). Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 71, 193–231. https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)71015-2
- UN (United Nations). (2021). *The United Nations World Water Development Report 2021: Valuing Water*. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO), Paris. https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000375724
- UN (United Nations). (2022). *The United Nations World Water Development Report 2022: Groundwater: Making the invisible visible*. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO), Paris. https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000380721
- USEPA (United States Environmental Protection Agency). (2007). Method 3051 A: microwave assisted acid digestion of sediments sludges, soils and oils. In *Sw-846: Test Methods* for Evaluation Solid Waste Physical and Chemical Methods (Issue February, pp. 1–30).

- Office of Solid Waste. United States Environmental Protection Agency. https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-12/documents/3051a.pdf
- Vega-Ravello, R. A., de Oliveira, C., Lessa, J., Boas, L., de Castro, E., Guilherme, L., y Lopes, G. (2022). Selenium application influenced selenium biofortification and physiological traits in water-deficit common bean plants. *Crop and Pasture Science*, 73(2), 44–55. https://doi.org/10.1071/CP20519
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero, J., Barigah, T., Cochard, H., y Pelegrín, G. (2012).
 Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. En Aroca, R. (Ed). (2012). *Plant Responses to Drought Stress*. (pp. 63-109) Granada, España. Editorial Springer.
- Vinchira, J., y Muñoz-Ramírez, A. (2010). Selenio: Nutriente objetivo para mejorar la composición nutricional del pescado cultivado. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria* y de Zootecnia, 57(1):48-64. http://www.scielo.org.co/pdf/rfmvz/v57n1/v57n1a05.pdf.
- Winkel, L., Vriens, B., Jones, G., Schneider, L., Pilon-Smits, E., y Bañuelos, G. (2015). Selenium cycling across soil-plant-atmosphere interfaces: A critical review. In *Nutrients* (Vol. 7, Issue 6, pp. 4199–4239). MDPI AG. https://doi.org/10.3390/nu7064199
- WWAP (World Water Assessment Programme). (2003). World Water Development Report, Water for People, Water for Life. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000129726
- Yao, X., Chu, J., y Wang, G. (2009). Effects of selenium on wheat seedlings under drought stress. *Biological Trace Element Research*, 130(3), 283–290. https://doi.org/10.1007/s12011-009-8328-7
- Yao, X., Jianzhou, C., Xueli, H., Binbin, L., Jingmin, L., y Zhaowei, Y. (2013). Effects of selenium on agronomical characters of winter wheat exposed to enhanced ultraviolet-B. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 92, 320–326. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.03.024.
- Zhou, X., Yang, J., Kronzucker, H. J., y Shi, W. (2020). Selenium Biofortification and Interaction With Other Elements in Plants: A Review. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 11). Frontiers Media S.A. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.586421

VIII. ANEXOS

Anexo 1: Fracción transpirable de agua del suelo de los tratamientos con estrés hídrico



Anexo 2: Análisis de varianza (ANVA) de la concentración de Se en granos

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
Seseeds	40	0.96	0.94	28.84

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	189.70	9	21.08	74.06	< 0.0001
Se	184.53	4	46.13	162.08	< 0.0001
stress	0.62	1	0.62	2.17	0.1507
Se*stress	4.56	4	1.14	4.00	0.0102
Error	8.54	30	0.28		
Total	198.24	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	0.00	4	b	A
0.00	WD	0.00	4	c	A
0.25	I	0.16	4	b	A
0.25	WD	0.25	4	c	A
0.50	I	1.10	4	b	A
0.50	WD	1.25	4	c	A
1.00	I	1.21	4	b	В
1.00	WD	2.72	4	b	A
2.00	I	6.16	4	a	A
2.00	WD	5.65	4	a	A

Anexo 3: Análisis de varianza (ANVA) de la conductancia estomática (g_s)

Variable	N	R²	R² Aj	CV
gs	40	0.94	0.93	20.82

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.24	9	0.14	55.86	< 0.0001
Se	0.01	4	1.60E-03	0.66	0.6269
stress	1.18	1	1.18	479.09	< 0.0001
Se*stress	0.05	4	0.01	5.26	0.0025
Error	0.07	30	2.50E-03		
Total	1.31	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	0.45	4	a	A
0.00	WD	0.05	4	a	В
0.25	I	0.42	4	a	A
0.25	WD	0.07	4	a	В
0.50	I	0.32	4	b	A
0.50	WD	0.11	4	a	В
1.00	I	0.41	4	ab	A
1.00	WD	0.06	4	a	В
2.00	I	0.45	4	a	A
2.00	WD	0.04	4	a	В

Anexo 4: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa fotosintética instantánea (A)

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
A	40	0.98	0.97	12.05

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2426.59	9	269.62	141.13	< 0.0001
Se	25.74	4	6.43	3.37	0.0217
stress	2324.18	1	2324.18	1216.54	< 0.0001
Se*stress	76.67	4	19.17	10.03	< 0.0001
Error	57.31	30	1.91		
Total	2483.9	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	21.04	4	a	A
0.00	WD	2.85	4	b	В
0.25	I	20.41	4	ab	A
0.25	WD	3.07	4	b	В
0.50	I	17.67	4	bc	A
0.50	WD	6.70	4	a	В
1.00	I	16.44	4	c	A
1.00	WD	3.41	4	b	В
2.00	I	19.93	4	ab	A
2.00	WD	3.22	4	b	В

Anexo 5: Análisis de varianza (ANVA) de la eficiencia instantánea de carboxilación (E_iC)

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
EiC	40	0.96	0.95	15.26

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.03	9	3.40E-03	76.61	< 0.0001
Se	5.00E-04	4	1.20E-04	2.78	0.0446
stress	0.03	1	0.03	648.61	< 0.0001
Se*stress	1.30E-03	4	3.30E-04	7.44	0.0003
Error	1.30E-03	30	4.50E-05		
Total	0.03	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	0.08	4	a	A
0.00	WD	0.01	4	b	В
0.25	I	0.08	4	ab	A
0.25	WD	0.02	4	ab	В
0.50	I	0.07	4	ab	A
0.50	WD	0.03	4	a	В
1.00	I	0.06	4	b	A
1.00	WD	0.02	4	ab	В
2.00	I	0.07	4	ab	A
2.00	WD	0.01	4	ab	В

Anexo 6: Análisis de varianza (ANVA) de la eficiencia de uso de agua (WUE)

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
WUE	40	0.59	0.47	17.01

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	16.41	9	1.82	4.86	0.0005
Se	3.01	4	0.75	2	0.1192
stress	0.31	1	0.31	0.81	0.374
Se*stress	13.09	4	3.27	8.72	0.0001
Error	11.26	30	0.38		
Total	27.67	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	3.99	4	a	A
0.00	WD	2.46	4	b	В
0.25	I	3.91	4	a	A
0.25	WD	2.74	4	b	В
0.50	I	3.74	4	a	A
0.50	WD	4.02	4	a	A
1.00	I	3.00	4	a	В
1.00	WD	4.70	4	a	A
2.00	I	3.82	4	a	A
2.00	WD	3.64	4	ab	A

Anexo 7: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa de transpiración (E)

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
Е	40	0.86	0.82	24.68

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	126.62	9	14.07	21.09	< 0.0001
Se	0.9	4	0.23	0.34	0.8499
stress	122.38	1	122.38	183.45	< 0.0001
Se*stress	3.34	4	0.84	1.25	0.3105
Error	20.01	30	0.67		
Total	146.64	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	3.26	8	0.29	a
0.25	3.35	8	0.29	a
0.50	3.33	8	0.29	a
1.00	3.54	8	0.29	a
2.00	3.07	8	0.29	a

stress	Medias	n	E.E.	
I	5.06	20	0.18	A
WD	1.56	20	0.18	В

Anexo 8: Análisis de varianza (ANVA) del contenido relativo de clorofila

Variable	N	R²	R² Aj	CV
SPAD	40	0.41	0.23	5.53

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	178.89	9	19.88	2.28	0.0434
Se	18.63	4	4.66	0.54	0.7108
stress	126.78	1	126.78	14.57	0.0006
Se*stress	33.49	4	8.37	0.96	0.4425
Error	260.99	30	8.7		
Total	439.88	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	52.26	8	1.04	a
0.25	54.10	8	1.04	a
0.50	53.17	8	1.04	a
1.00	53.06	8	1.04	a
2.00	54.03	8	1.04	a

stress	Medias	n	E.E.	
I	51.54	20	0.66	В
WD	55.10	20	0.66	A

Anexo 9: Análisis de varianza (ANVA) de la altura final de planta

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
altfinal	40	0.29	0.08	7.64

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	763.16	9	84.80	1.37	0.2438
Se	26.16	4	6.54	0.11	0.9796
stress	167.42	1	167.42	2.71	0.1101
Se*stress	569.59	4	142.40	2.31	0.0812
Error	1852.99	30	61.77		
Total	2616.16	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	106.58	4	a	A
0.00	WD	97.38	4	a	A
0.25	I	106.03	4	a	A
0.25	WD	102.15	4	a	A
0.50	I	101.20	4	a	A
0.50	WD	106.10	4	a	A
1.00	I	101.10	4	a	A
1.00	WD	104.17	4	a	A
2.00	I	109.97	4	a	A
2.00	WD	94.63	4	a	В

Anexo 10: Análisis de varianza (ANVA) del coeficiente "a" de la curva de crecimiento

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
a	40	0.43	0.26	33.20

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	112551.14	9	12505.68	2.55	0.026
Se	39117.51	4	9779.38	2	0.1205
stress	59099.12	1	59099.12	12.06	0.0016
Se*stress	14334.51	4	3583.63	0.73	0.5776
Error	146956.5	30	4898.55		
Total	259507.63	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	179.44	8	24.75	a
0.25	218.06	8	24.75	a
0.50	243.32	8	24.75	a
1.00	169.47	8	24.75	a
2.00	243.78	8	24.75	a

stress	Medias	n	E.E.	
I	249.25	20	15.65	a
WD	172.38	20	15.65	b

Anexo 11: Análisis de varianza (ANVA) del coeficiente "b" de la curva de crecimiento

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
b	40	0.34	0.14	16.01

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	133.16	9	14.8	1.71	0.13
Se	75.33	4	18.83	2.18	0.0955
stress	18.64	1	18.64	2.16	0.1524
Se*stress	39.18	4	9.8	1.13	0.3599
Error	259.42	30	8.65		
Total	392.58	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	17.36	8	1.04	a
0.25	18.14	8	1.04	a
0.50	19.96	8	1.04	a
1.00	16.49	8	1.04	a
2.00	19.87	8	1.04	a

stress	Medias	n	E.E.	
I	19.05	20	0.66	a
WD	17.68	20	0.66	a

Anexo 12: Análisis de varianza (ANVA) de la tasa de crecimiento (x0) de la curva de crecimiento

Variable	N	R²	R² Aj	CV
x0	40	0.47	0.32	14.31

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2552.18	9	283.58	3.01	0.0111
Se	1036.74	4	259.19	2.75	0.0464
stress	1200.41	1	1200.41	12.73	0.0012
Se*stress	315.02	4	78.76	0.84	0.5135
Error	2828.12	30	94.27		
Total	5380.29	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	62.15	8	3.43	a
0.25	68.31	8	3.43	a
0.50	73.18	8	3.43	a
1.00	61.94	8	3.43	a
2.00	73.64	8	3.43	a

stress	Medias	n	E.E.	
I	73.32	20	2.17	a
WD	62.37	20	2.17	b

Anexo 13: Análisis de varianza (ANVA) de la biomasa seca de granos

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
mseed	40	0.58	0.45	8.44

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	484.42	9	53.82	4.54	0.0008
Se	287.62	4	71.9	6.06	0.0011
stress	106.73	1	106.73	9	0.0054
Se*stress	90.07	4	22.52	1.9	0.1365
Error	355.72	30	11.86		
Total	840.14	39			

Se	Medias	n	E.E.	
0.00	41.12	8	1.22	abc
0.25	43.39	8	1.22	ab
0.50	43.86	8	1.22	a
1.00	36.82	8	1.22	c
2.00	38.83	8	1.22	bc

stress	Medias	n	E.E.	
I	42.44	20	0.77	A
WD	39.17	20	0.77	В

Anexo 14: Análisis de varianza (ANVA) de la biomasa seca total

Variable	N	R²	R² Aj	CV
mtotal	40	0.44	0.28	6.73

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	817.39	9	90.82	2.66	0.0214
Se	200.99	4	50.25	1.47	0.2361
stress	189.97	1	189.97	5.56	0.0251
Se*stress	426.43	4	106.61	3.12	0.0294
Error	1025.71	30	34.19		
Total	1843.1	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	89.67	4	a	A
0.00	WD	77.66	4	b	В
0.25	I	91.93	4	a	A
0.25	WD	81.79	4	ab	В
0.50	I	86.17	4	a	A
0.50	WD	91.65	4	a	A
1.00	I	84.98	4	a	A
1.00	WD	85.43	4	ab	A
2.00	I	92.47	4	a	A
2.00	WD	86.90	4	ab	A

Anexo 15: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de N en granos

Variable	N	R²	R² Aj	CV
N	40	0.82	0.77	5.14

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.53	9	0.06	15.34	< 0.0001
Se	0.26	4	0.06	16.36	< 0.0001
stress	9.5E-05	1	9.5E-05	0.03	0.8727
Se*stress	0.27	4	0.07	17.65	< 0.0001
Error	0.11	30	3.8E-03		
Total	0.64	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	1.05	4	b	В
0.00	WD	1.26	4	ab	A
0.25	I	1.31	4	a	A
0.25	WD	1.39	4	a	A
0.50	I	1.25	4	a	A
0.50	WD	1.10	4	c	В
1.00	I	1.32	4	a	A
1.00	WD	1.09	4	c	В
2.00	I	1.08	4	b	A
2.00	WD	1.16	4	bc	A

Anexo 16: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de P en granos

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
P	40	0.82	0.77	4.95

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.01	9	9.7E-04	15.48	< 0.0001
Se	4.9E-03	4	1.2E-03	19.42	< 0.0001
stress	2.2E-04	1	2.2E-04	3.46	0.0366
Se*stress	3.7E-03	4	9.2E-04	14.55	< 0.0001
Error	1.9E-03	30	6.3E-05		
Total	0.01	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	0.164	4	b	A
0.00	WD	0.163	4	ab	A
0.25	I	0.158	4	b	В
0.25	WD	0.181	4	a	A
0.50	I	0.194	4	a	A
0.50	WD	0.164	4	ab	В
1.00	I	0.164	4	b	A
1.00	WD	0.142	4	c	В
2.00	I	0.145	4	b	A
2.00	WD	0.147	4	bc	A

Anexo 17: Análisis de varianza (ANVA) de la acumulación de K en granos

Variable	N	R ²	R² Aj	CV
K	40	0.95	0.94	5.10

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.96	9	0.11	67.23	< 0.0001
Se	0.46	4	0.11	71.97	< 0.0001
stress	0.26	1	0.26	160.61	< 0.0001
Se*stress	0.25	4	0.06	39.15	< 0.0001
Error	0.05	30	1.6E-03		
Total	1.01	39			

Se	stress	Medias	n		
0.00	I	0.755	4	b	A
0.00	WD	0.639	4	cd	В
0.25	I	0.810	4	b	A
0.25	WD	0.867	4	a	A
0.50	I	1.169	4	a	A
0.50	WD	0.748	4	b	В
1.00	I	0.769	4	b	A
1.00	WD	0.546	4	d	В
2.00	I	0.810	4	b	A
2.00	WD	0.714	4	bc	A