

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA



**EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO Y DE LA INOCULACIÓN CON PGPRs SOBRE
LA FISIOLÓGIA Y RASGOS MORFO-ANATÓMICOS DE LA RAÍZ EN ARROZ**

POR

BENJAMÍN GÁLVEZ ROMERO

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN PARA
OPTAR AL TÍTULO DE INGENIERO
AGRÓNOMO**

CHILLÁN – CHILE
2025

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO Y DE LA INOCULACIÓN CON PGPR SOBRE
LA FISIOLOGÍA Y RASGOS MORFO-ANATÓMICOS DE LA RAÍZ EN ARROZ**

POR

BENJAMÍN GÁLVEZ ROMERO

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN PARA
OPTAR AL TÍTULO DE INGENIERO
AGRÓNOMO**

CHILLÁN – CHILE

2025

Aprobada por:

Profesor Asistente, Miguel Garriga C.
Lic. Biología, Dr. Cs.

Guía

Profesor Asistente, Abdelhalim Khaled E.
Ingeniero Agrónomo, Dr. Cs.

Asesor

Profesor Asociado, Macarena Gerding G.
Ingeniero Agrónomo, Dr. Cs.

Asesor

Profesor Asociado, Guillermo Wells M.
Ing. Agrónomo, Mg. Cs.

Decano

RECONOCIMIENTOS

Estudio realizado con el apoyo del proyecto FONDECYT N° 11220151, ANID, Chile.

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
Resumen	1
Summary	2
Introducción	2
Materiales y métodos.....	6
Resultados y discusión	100
Conclusiones	244
Referencias	2525

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

		Página
Tabla 1	Identificación, origen y propiedades fisiológicas de cada cepa.....	8
Tabla 2	Altura de planta y número de macollas en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.....	10
Tabla 3	Área foliar y producción de biomasa en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.....	13
Figura 1	Variables de arquitectura de raíz evaluadas en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.....	16
Figura 2	Cortes histológicos de la base de la raíz (cercano a la corona) teñidos con azul de metileno y fijados con gelatina glicerizada.....	17
Figura 3	Área total de raíz (ATR), diámetro de raíz (DR), área de cilindro central (AC) y diámetro de cilindro central (DC) evaluados en el ápice de la raíz primaria en arroz var. Zafiro, cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras del crecimiento.....	18
Figura 4	Área de xilema periférico (APX), número de metaxilema, área de metaxilema (AM) y área total de xilema en la raíz primaria (ATX), evaluados en el ápice de la raíz primaria en arroz var. Zafiro, cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras del crecimiento.....	20
Figura 5	Contenido de clorofila (SPAD) y parámetros de fluorescencia de la clorofila en arroz cv. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras de crecimiento.....	23

EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO Y DE LA INOCULACIÓN CON PGPRs SOBRE LA FISIOLOGÍA Y RASGOS MORFO-ANATÓMICOS DE LA RAÍZ EN ARROZ

EFFECT OF WATER DEFICIT AND INOCULATION WITH PGPRS ON PHYSIOLOGY AND ROOT MORPHO-ANATOMICAL TRAITS IN RICE

Palabras índice adicionales: arquitectura de raíz, histología, *Bacillus*, *Pseudomonas*.

RESUMEN

El arroz es un cultivo importante en Chile, ya que la producción local cubre cerca del 50 % de la demanda. Su cultivo requiere grandes volúmenes de agua y, dada la situación de escasez hídrica actual, es necesario desarrollar técnicas que permitan su producción en condiciones de déficit hídrico. Este estudio tiene como objetivo evaluar el efecto de la aplicación de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) en rasgos morfo-anatómicos, fisiológicos y de producción de biomasa en arroz cultivado en condiciones de déficit hídrico, durante el desarrollo vegetativo. Se inocularon las plantas con dos *Pseudomonas* spp. y dos *Bacillus* spp. con diferentes mecanismos de acción. Estas fueron cultivadas en condiciones de déficit hídrico y, como testigos, se usaron plantas sin inocular cultivadas bajo inundación y déficit hídrico. La aplicación de PGPRs no tuvo impacto en la altura de la planta, número de macollas, área foliar, área foliar específica y biomasa aérea, así como tampoco en la mayoría de las variables de arquitectura del sistema de raíz y parámetros histológicos de la raíz primaria. En parámetros de fluorescencia de la clorofila hubo diferencias significativas en F_v/F_m , q_L y Φ_{NO} , observándose una tendencia al aumento en las plantas no inundadas en los primeros dos rasgos. En general, no se observó un efecto positivo de la aplicación de PGPR en las plantas de arroz cultivadas en condiciones de déficit hídrico.

SUMMARY

Rice is an essential crop in Chile, as local production accounts for around half of the demand. Its cultivation requires large volumes of water, and given the current water scarcity, techniques that enable its production under water-deficient conditions are needed. This study aimed to evaluate the effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on morpho-anatomical, physiological, and biomass production traits in rice grown under water-deficit conditions during vegetative development. Plants were grown under water deficit conditions and inoculated with two *Pseudomonas* spp. and two *Bacillus* spp. with different mechanisms of action. Non-inoculated plants grown under flooding and water-deficit conditions served as controls. The application of PGPRs had no impact on plant height, number of tillers, leaf area, specific leaf area, and aerial biomass, as well as on most of the root system architecture variables and histological parameters of the taproot. In chlorophyll fluorescence parameters, significant differences were observed in Fv/Fm, qL, and Φ_{NO} , with a tendency for these traits to increase in non-flooded plants. Overall, no positive effect of PGPR application was observed in rice plants grown under water deficit conditions.

INTRODUCCIÓN

El cultivo del arroz comenzó hace casi 10.000 años y su origen probablemente se encuentra en China y en el occidente de África, regiones donde se domesticó y se originaron las especies cultivadas (Paredes *et al.*, 2021). Actualmente es el cultivo comestible más importante del mundo (Gárgano, 2018); constituye un alimento básico para más de la mitad de la población mundial y aporta más calorías por hectárea que el resto de los cereales cultivados (Acevedo, 2006). El arroz ocupa el tercer lugar en superficie cultivada, después del trigo y el maíz, con aproximadamente 165 millones de ha, y el segundo lugar en producción, con 523,5 millones de toneladas (FAO, 2024).

El arroz pertenece a la tribu Oryzeae, familia Poaceae, género *Oryza*, y existen dos especies cultivadas: el arroz asiático o arroz común (*Oryza sativa* L.) y el arroz africano (*Oryza glaberrima* Steud.) (Ge *et al.*, 1999). En el arroz asiático se

distinguen dos subespecies indica y japónica y cinco tipos o grupos de arroz: japónica tropical, japónica templado, aromático, indica y aus (Garris *et al.*, 2005).

Chile es el país más austral del mundo donde se cultiva el arroz (*O. sativa* L.), siendo dicho cultivo restringido por el norte en Villa Alegre en la región del Maule y por el sur en San Nicolás en la Región de Ñuble (Paredes *et al.*, 2021). Debido a que la baja temperatura es un factor determinante en la adaptación de la planta de arroz a la zona arrocería chilena, únicamente se cultiva el arroz japónica templado. En la temporada 2024/2025, la superficie cultivada fue de 19.156 hectáreas y la producción de 130.428 toneladas (ODEPA, 2025). Es importante destacar que la producción nacional cubre menos del 50 % de la demanda, por lo que una cantidad significativa debe importarse.

El arroz es un cultivo altamente demandante de agua para su producción. En Chile, del 80 al 90 % de la superficie utiliza el sistema de siembra de semilla pregerminada en inundación permanente. Bajo estas condiciones, el cultivo utiliza en promedio 18.000 m³ (variando entre 9.000 y 30.000 m³) durante todo el cultivo y tiene una huella hídrica de 1.200 L de agua por kg de grano producido (Paredes *et al.*, 2021). Adicionalmente, el cultivo de arroz se ha visto cada vez más afectado por la escasez de agua en las etapas de floración, formación y llenado del grano, que son fundamentales para la producción de la planta (García *et al.*, 2017). Aunque es posible producir arroz bajo riego, con el sistema inundado se obtiene un mayor rendimiento en grano (Quezada *et al.*, 2013) debido a un mejor control hídrico y de la temperatura.

Debido al elevado consumo de agua en el cultivo de arroz, su productividad y sostenibilidad pueden verse amenazadas por la disminución de las precipitaciones, ocasionada principalmente por el cambio climático (FIA, 2021). La zona central de Chile se encuentra afectada desde el 2010 por una larga sequía, que ha provocado un importante déficit de precipitaciones y ha sido denominada “mega sequía” (Garreaud *et al.*, 2019). Estudios del Servicio Meteorológico de Chile (2021) mostraron una disminución de las precipitaciones en algunas áreas de Chile de hasta 30 % respecto a los promedios históricos. Las proyecciones para Chile sugieren que la disponibilidad de agua podría reducirse entre un 25 % y un 50 %

para 2050, según los escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero y las políticas de adaptación implementadas (IPCC, 2021).

La escasez de agua puede afectar negativamente al cultivo de arroz. El estrés hídrico es uno de los principales factores limitantes de la producción agrícola. En el arroz, el estrés hídrico moderado mejora el rendimiento del cultivo y la eficiencia en el uso del agua, mientras que un déficit severo afecta el crecimiento y conduce a una pérdida de producción (Xu *et al.*, 2016). El estrés hídrico ocurre cuando la demanda de agua supera la disponible durante un periodo de tiempo, lo que provoca el cierre de los estomas y reduce la actividad fotosintética (Camino *et al.*, 2018). Además, produce diversas alteraciones que afectan cada una de las etapas fenológicas del cultivo. En general, el estrés hídrico en arroz produce enrollado de las hojas, hojas reseca, macollaje limitado, reducción de la altura de la planta y del área foliar, retraso de la floración, esterilidad de las espiguillas y un llenado incompleto de los granos (Chaudhary, 2003), lo que reduce el rendimiento de grano.

La raíz es el primer órgano expuesto al estrés hídrico, que puede deberse tanto a un nivel insuficiente como a un exceso de agua en el suelo (Kim *et al.*, 2015). Las plantas herbáceas tienen un sistema de raíces compuesto por raíces gruesas y raíces nodales/seminales fácilmente distinguibles de las raíces laterales más finas (Fitter, 2002). Las raíces gruesas brindan anclaje a las plantas y determinan la arquitectura y la profundidad de penetración en las capas del suelo (Henry *et al.*, 2011). Los cambios en la relación raíz-brote pueden compensar la deficiencia de humedad y mantener la conductancia estomática en condiciones de estrés por sequía (Maseda *et al.*, 2006). En las raíces de arroz sometidas a estrés hídrico se altera la expresión de las acuaporinas, lo cual está directamente asociado con la conductividad hidráulica de la raíz. Los déficits hídricos extremos limitan el crecimiento y el desarrollo de las raíces debido a una mayor resistencia del suelo y a una menor disponibilidad de agua (Sakurai *et al.*, 2005). De igual manera, disminuye el crecimiento en grosor de la raíz y se produce una expansión lateral de raíces secundarias y terciarias, lo que propicia una mayor exploración del suelo, ya que las raíces de menor diámetro son más eficientes en la absorción de agua (Kim *et al.*, 2020). La disminución de la superficie radicular se compensa con el aumento

de la producción de pelos radiculares y de la expresión de acuaporinas. La formación de aerénquimas (tejido generado a partir de la adaptación a condiciones de inundación, facilitando la difusión de oxígeno atmósfera-raíz) también se ve afectada, lo que provoca un aumento significativo que contribuye a un transporte de gases más eficiente y mitiga los efectos negativos del estrés hídrico sobre la respiración celular y el metabolismo radicular (Henry *et al.*, 2019). El estrés hídrico severo en el arroz representa pérdidas de rendimiento económico de 48 a 94 % en la etapa reproductiva y de 60 % en la etapa de llenado de grano (Basnayake, 2006).

Para mejorar la eficiencia en el uso del agua en el cultivo de arroz, investigadores trabajan en optimizar el desempeño de las plantas en condiciones de estrés hídrico mediante el uso de bioestimulantes, en especial de rizobacterias del suelo promotoras del crecimiento vegetal (PGPR). Estas bacterias actúan mediante mecanismos directos e indirectos. La estimulación directa del crecimiento de las plantas ocurre a través de mecanismos como proporcionar a las plantas nitrógeno fijado, fitohormonas, hierro secuestrado por sideróforos o fosfato soluble (Lucy *et al.*, 2004, Mohite, 2013; Bouremani *et al.*, 2023), mientras que la estimulación indirecta incluye mecanismos para evitar que los fitopatógenos inhiban el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Raaijmakers *et al.*, 2009).

Bacterias como *Pseudomonas* spp. y *Bacillus* spp. tienen la capacidad de proteger a las plantas frente a diversas condiciones de estrés, debido a su excelente capacidad de colonización de raíces, versatilidad en su actividad catabólica y su capacidad para producir metabolitos y enzimas (Mayak *et al.*, 2004). Varias PGPR poseen actividad desaminasa de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC), precursor del etileno en las plantas. La producción de etileno aumenta en las plantas bajo estrés y su desaminación es uno de los principales mecanismos por los que las bacterias ejercen efectos beneficiosos (Bouremani *et al.*, 2023). Por otro lado, algunas PGPR secretan hormonas promotoras del crecimiento vegetal, en especial el ácido indolacético (IAA), determinante para el crecimiento y desarrollo de las plantas e influyendo en la mejora del desempeño bajo estrés por sequía (Mohite, 2013; Bouremani *et al.*, 2023). La eficacia de las PGPR ha sido ampliamente demostrada en diversas especies vegetales. Por ejemplo, la cepa *Pseudomonas*

koreensis AG-97 ha sido asociada a una mayor longitud y ramificación de raíces en cultivos hortícolas como lechuga (*Lactuca sativa* L.), tomate (*Solanum lycopersicum*) y cilantro (*Coriandrum sativum* L.), lo que se atribuye a su capacidad de producir AIA y solubilizar fósforo (Reyes-Castillo *et al.*, 2019; Arévalo, 2023). Asimismo, la cepa *Bacillus safensis* AG-93, aislada de la rizosfera de ají, ha demostrado estimular el desarrollo radicular y aumentar la tolerancia al estrés térmico en tomate, posiblemente mediante su actividad ACC-desaminasa, que reduciría la concentración de etileno en condiciones de estrés (Rivas, 2017).

Con base en los antecedentes, este estudio tiene como objetivo evaluar el efecto de la aplicación de rizobacterias promotoras del crecimiento (PGPRs) sobre rasgos fisiológicos y morfoanatómicos, así como la producción de biomasa en arroz, variedad Zafiro, cultivado en condiciones de déficit hídrico durante el desarrollo vegetativo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y condiciones de crecimiento

El ensayo se realizó en instalaciones de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Concepción, Campus Chillán. Se utilizó el cultivar de arroz blanco 'Zafiro', que representa aproximadamente el 70 % de la superficie cultivada en el país. Las plantas se establecieron en tubos de PVC de 11 cm de diámetro y 50 cm de altura. En el interior de cada tubo se colocó una bolsa plástica para facilitar la extracción posterior del sistema de raíz. Se utilizó como sustrato una mezcla de perlita y tierra de hoja en proporción 1:1. Antes del establecimiento de las plantas, se determinó la capacidad de retención de agua del sustrato. El riego se realizó manualmente. La fertilización se realizó con solución Hoagland (Hoagland y Arnon, 1938) a la mitad de la fuerza iónica, aplicándose 100 mL semanalmente. El ensayo se llevó a cabo en condiciones controladas en una cámara de crecimiento. La cámara se mantuvo a aproximadamente 25 °C de temperatura (día y noche), humedad 55 ± 5 % y fotoperiodo de 16/8 horas (luz/oscuridad) suplementado con luz artificial mediante lámparas de haluro-metálico y de sodio de 400 W.

Tratamientos y Diseño experimental

Se establecieron seis tratamientos. En cinco de ellos, la humedad del sustrato se mantuvo al 85% de la capacidad de retención de agua, y en el resto las plantas se cultivaron en condiciones de cultivo tradicional bajo inundación (Control inundado; CIND). De los cinco tratamientos no inundados, en uno no se aplicó PGPRs y se utilizó como control (Control déficit hídrico (sin bacterias); CSB), en los restantes las plantas se inocularon con rizobacterias promotoras del crecimiento, correspondientes a cepas de *Pseudomonas* (*P. migulae* AG-77 y *P. koreensis* AG-97) y *Bacillus* (*B. safensis* AG-93 y *B. thuringiensis* AG-86), caracterizadas previamente por su capacidad de producir AIA o ACC desaminasa (Tabla 1).

El ensayo se llevó a cabo de acuerdo con un diseño completamente al azar. Se estableció una planta en cada tubo y se utilizaron 5 plantas (réplicas) por tratamiento, para un tamaño muestral de 30 plantas.

Aplicación de PGPRs

Se obtuvo el inóculo a partir de cultivos puros de bacterias almacenados a -80°C en medio de cultivo caldo nutritivo (CN) con glicerol al 75 % y al 25 %, respectivamente. Para ello, se tomó una azada de caldo bacteriano y se sembró en agar nutritivo, incubándose durante 48 horas a 25°C . Una vez verificada la pureza de los cultivos, se tomó una colonia y se sembró en 150 mL de CN; se agitó durante 24 horas a 25°C y 150 rpm. Para estandarizar las poblaciones bacterianas se hicieron diluciones seriadas del caldo bacteriano con solución salina ($0,89\% \text{ m v}^{-1}$). Para ello, se sembraron 100 μL de cada solución en una placa de Petri con agar nutritivo, que se incubó durante 24 horas a 25°C . Se contaron las colonias y se calculó regresivamente la población de la suspensión bacteriana original. Se ajustó la población de bacterias diluyendo la suspensión bacteriana en sacarosa al 1 % (m v^{-1}) para alcanzar la concentración de 10^7 UFC mL^{-1} . Una vez que las plántulas tuvieron 3 hojas, fueron inoculadas con 1 mL de suspensión bacteriana al 1 % (m/v) aplicada al suelo en la base de la planta.

Las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) utilizadas en este ensayo provinieron del cepario del Laboratorio de Bacteriología de la Facultad de Agronomía de la Universidad Concepción, Campus Chillán.

Tabla 1. Identificación, hospedero y propiedades fisiológicas de cada cepa.

Cepa	Identificación	Hospedero original	Propiedades
AG-77	<i>Pseudomonas migulae</i>	Rizósfera lenteja	Actividad ACC-desaminasa
AG-97	<i>Pseudomonas koreensis</i>	Rizósfera lechuga	Producción AIA, solubilizadora de P
AG-93	<i>Bacillus safensis</i>	Rizosfera ají	Actividad ACC-desaminasa
AG-86	<i>Bacillus thuringiensis</i>	Rizósfera achicoria	Producción de AIA

Mediciones

En el estado fenológico de plena macolla, se colectaron las plantas y se determinó:

Altura de planta

La altura se determinó con una regla metálica. Para ello se consideró la distancia desde la base de la planta hasta el ápice de las hojas extendidas.

Área foliar y área foliar específica

Para determinar el área foliar, se colectó la parte aérea de la planta y se escanearon inmediatamente las hojas. El área foliar se calculó con el programa de análisis de imágenes ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). Posteriormente, las hojas fueron secadas en un horno de aire forzado a 65 °C hasta alcanzar peso constante y pesadas en una balanza analítica. Se determinó el área foliar específica como la relación entre el área foliar y el peso seco ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$).

Materia seca aérea

Con base en la biomasa de hojas previamente determinada y en la biomasa aérea restante, se determinó la materia seca total de la parte aérea. Esta biomasa restante fue igualmente secada y se determinó su peso.

Materia seca de raíz

Se extrajo la bolsa que contenía el sustrato, se rasgó y se lavaron las raíces con agua corriente. Inmediatamente, se colectó un fragmento de la base de la raíz, que se utilizó para el análisis histológico. Los fragmentos de raíz se colocaron en solución FAA (etanol: formaldehído: ácido acético; 50:10:5 %) para su fijación. El resto de la raíz se colocó en tubos plásticos con etanol al 70 % (v/v) y se conservó a 4 °C hasta su análisis posterior. Una vez realizadas las mediciones de arquitectura

de la raíz, se secaron en un horno de aire forzado a 65 °C y se determinó el peso en una balanza analítica.

Análisis histológico de raíz

Los análisis se realizaron de acuerdo con Hendel *et al.* (2021). Se cortaron manualmente secciones transversales de raíz con una cuchilla; el tejido se colocó en un portaobjetos, se tiñó con azul de metileno y se fijó con gelatina glicerizada de Kaiser (Merck KGaA). Las secciones se visualizaron mediante un microscopio Carl Zeiss Axiostar, equipado con una cámara digital Axiocam Erc5s. Mediante el uso del programa de la cámara se determinaron, en cada preparación microscópica, el diámetro de la raíz, el diámetro del cilindro central (estela de la raíz), el área de metaxilema (CMX) y el área de xilema periférico (PX, que consiste en el protoxilema y otros elementos del xilema, excepto el CMX).

Análisis de arquitectura del sistema de raíz

Se tomaron imágenes digitales de alta definición del sistema radical con una cámara fotográfica Powershot Sx700 Hs (Canon, Japón) colocada a 60 cm sobre la raíz. Para ello, el sistema radical se colocó en una cámara oscura y se extendió sobre una bandeja con agua, a fin de reducir la superposición de las raíces. Para analizar las imágenes obtenidas se utilizó el software de código abierto EZ-Rhizo (Armengaud *et al.*, 2009). Previo al análisis, se calibró el software mediante medidas de referencia obtenidas a partir de una regla en la imagen. Se determinaron el diámetro medio de la raíz (DR), el volumen total de la raíz (VTR), la longitud total de la raíz (LTR) y la densidad de la longitud de la raíz ($DLR = LTR / \text{volumen del tubo}$).

Contenido de clorofila y fluorescencia de la clorofila

Se midió en una hoja totalmente expandida, en cada repetición y tratamiento, con el sensor MultispecQ v2.0 (PhotosynQ, EE. UU.). Se obtuvo información de contenido de clorofila (SPAD) y de parámetros de fluorescencia de la clorofila: flujo lineal de electrones (LEF), fracción de centros de reacción abiertos del PSII (qL), rendimiento cuántico del PSII (Φ_{II}), eficiencia cuántica máxima del PSII en condiciones de luz (F_v'/F_m') y rendimiento del apagamiento no fotoquímico debido a procesos inhibidores no regulados de la fotosíntesis (Φ_{NO}). Las mediciones se llevaron a cabo en el estado de plena macolla (término de estudio).

Análisis estadístico

Cada variable se analizó mediante análisis de varianza (ANDEVA), previo a lo cual se comprobaron los supuestos del análisis paramétrico: normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk y homocedasticidad mediante la prueba de Levene. Las medias de cada tratamiento se compararon mediante la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) de Fisher, con un nivel de confianza del 95 %. Los análisis se realizaron con el programa estadístico Statgraphics Centurion 18 (StatPoint Inc., EE. UU.).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Altura de planta y número de macollas

Se considera estrés hídrico cuando la demanda de agua de la planta es mayor que la cantidad disponible durante un periodo de tiempo, y se determina con base en la tasa de transpiración. La reducción de la transpiración provoca el cierre de los estomas y, en consecuencia, la disminución de la actividad fotosintética (Camino *et al.*, 2018). Sin embargo, un déficit hídrico moderado puede mejorar el rendimiento del cultivo y la eficiencia en el uso del agua (Xu *et al.*, 2016).

Tabla 2. Altura de planta y número de macollas en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.

Tratamiento	Altura de planta (cm)	Número de macollas
CIND	52,3 ± 1,8	7,1 ± 3,2
CSB	51,4 ± 1,7	8,0 ± 3,6
BACC	49,7 ± 2,0	6,0 ± 2,7
BAIA	48,8 ± 2,6	6,2 ± 2,8
PACC	47,7 ± 2,5	5,3 ± 2,4
PAIA	52,2 ± 1,9	8,2 ± 3,7

CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacteria, BACC: *Bacillus spp.* productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus spp.* productor de ácido indolacético, PACC: *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indolacético. Valores representan el promedio, seguido del error estándar.

En este estudio se aplicaron distintas PGPR en plantas de arroz cultivadas en condiciones de déficit hídrico. Estas aplicaciones no tuvieron impacto en la altura de

la planta ni en el número de macollas (Tabla 2). Los tratamientos CIND y PAIA tendieron a presentar las mayores alturas de planta, con valores de 52,3 y 52,2 cm, respectivamente, mientras que PACC mostró la menor altura, 8,8 % inferior a la de CIND. En general, las plantas tratadas con PGPR tendieron a presentar una altura menor que la de los controles, excepto en el tratamiento PAIA. Este último presentó una tendencia al aumento, tanto en altura como en número de macollas, lo que pudo deberse a la acción directa del ácido indolacético sobre los tejidos meristemáticos, favoreciendo, en cierta medida, la división y la expansión celular (en comparación con las demás aplicaciones de bacterias), considerando la condición de restricción hídrica. Esta hormona, al modular la plasticidad de la pared celular, podría promover tanto la elongación como la proliferación del tejido vegetativo (Spaepen *et al.*, 2007). Por otro lado, con PACC y BACC (ambas con aplicaciones de ACC desaminasa), se evidenció una tendencia a disminución en altura, lo que posiblemente asociada a que la supresión de etileno endógeno podría no ser suficiente para contrarrestar la inhibición fisiológica impuesta por el déficit hídrico, o bien, que su efecto se exprese con mayor fuerza en parámetros subterráneos o fisiológicos menos evidentes a nivel morfológico (Glick, 2014). En cuanto al número de macollas, PAIA y CSB tendieron a presentar los mayores valores, y resulta interesante que los restantes tratamientos con PGPR tuvieron números de macollas entre 21,6 y 33,7 % inferiores al del control sin bacteria, aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el número de macollas entre los tratamientos. El número de macollas observado en las plantas del tratamiento PAIA fue de 13,7, lo que representa un 3,4 % mayor que el de las plantas de CIND y CSB, respectivamente. En cambio, los tratamientos con *Bacillus spp.* (BACC y BAIA) y *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa (PACC) tendieron a disminuir la altura y número de macollas en comparación con los controles.

Área foliar, área foliar específica y biomasa aérea

El área foliar suele ser una medida directa de la capacidad fotosintética de una planta, mientras que el área foliar específica es un indicador de la eficiencia en la utilización de la biomasa para generar área fotosintética (Poorter *et al.*, 2009). La biomasa aérea, por su parte, representa el crecimiento total de la planta en términos

de materia seca. De modo similar a lo observado en la altura de planta y el número de macollas, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en área foliar, área foliar específica y biomasa aérea (Tabla 3). Las plantas del tratamiento CIND tendieron a presentar la mayor área foliar, que fue 36,7 % mayor que en el control sin bacteria y 30,1 % mayor que el promedio de las plantas tratadas con PGPR. Sin embargo, entre las plantas inoculadas con bacterias, los tratamientos BAIA y PACC mostraron áreas foliares 28,9 % y 10,9 % mayores que en CSB, respectivamente. El área foliar específica mostró tendencias similares a las del área foliar, siendo las plantas del CIND las que tuvieron la mayor y BACC la menor; en este último tratamiento, la diferencia fue de 53,4% respecto a las plantas bajo inundación. Entre los tratamientos con bacterias, la mayor área foliar específica se obtuvo en la condición PACC, seguida de BAIA, tendiendo ambos a tener mayor área foliar específica que el control sin bacteria; específicamente, fueron 12,1 % y 3,1 % mayores que en CSB. En cuanto a la biomasa aérea total, se observó una tendencia similar a los controles, mostrando que las plantas bajo CIND presentaron 10,8 % más biomasa que la obtenida en CSB. Sin embargo, en esta variable, tres de los tratamientos con bacterias tendieron a mostrar mayor biomasa aérea que el control inundado, siendo en los tratamientos con PGPR, en promedio, 4,5 % y 14,9 % mayores que CIND y CSB, respectivamente. Entre los tratamientos con bacteria destacan BACC y BAIA, que generaron 24,9 % y 20,3 % más de biomasa que el control sin bacteria. Es relevante destacar que el tratamiento BACC tendió a generar las menores áreas foliares y áreas foliares específicas entre los tratamientos con PGPR, pero, al mismo tiempo, en este tratamiento se obtuvo la mayor biomasa de área, lo que indica una mayor biomasa de tallo. Lo anterior puede explicarse con base en procesos de aclimatación de la planta para aumentar la eficiencia en el uso de recursos; una menor área foliar específica puede indicar una mayor densidad de tejidos foliares, lo que contribuye a una mayor eficiencia en el uso del agua y de los nutrientes (Calderini *et al.*, 2000). Esto es particularmente beneficioso en condiciones en las que los recursos son limitados, lo que permite a la planta invertir más en estructuras que soportan la biomasa, como, en este caso, el tallo.

Tabla 3. Área foliar y producción de biomasa en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.

Tratamiento	Área foliar (cm ²)	Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)	Biomasa aérea (g)
CIND	206,3 ± 21,1	40,4 ± 5,4	5,3 ± 0,4
CSB	130,6 ± 11,4	32,8 ± 6,4	4,7 ± 0,8
BACC	114,2 ± 16,1	18,8 ± 3,2	6,3 ± 0,5
BAIA	183,7 ± 46,4	33,8 ± 7,2	5,9 ± 0,9
PACC	146,6 ± 33,7	37,3 ± 10,7	4,5 ± 0,6
PAIA	132,3 ± 8,7	24,6 ± 2,3	5,5 ± 0,2

CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacteria, BACC: *Bacillus spp.* productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus spp.* productor de ácido indolacético, PACC: *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indolacético. Valores representan el promedio, seguido del error estándar.

Las bacterias productoras de ACC desaminasa pueden disminuir los niveles de etileno en las plantas, una fitohormona que, a altas concentraciones, inhibe el crecimiento vegetal. La reducción del etileno favorece un desarrollo más vigoroso de los tejidos del tallo, lo que se traduce en un aumento de la biomasa aérea. Además, es posible que esta modulación hormonal inducida por las PGPR haya generado una redistribución del uso de los recursos al interior de la planta, priorizando el crecimiento estructural del tallo por sobre el desarrollo foliar. En particular, como se mencionó anteriormente, la actividad de la ACC desaminasa podría haber permitido una expansión sostenida del tallo como respuesta adaptativa al estrés hídrico, lo cual es coherente con estrategias de aclimatación estructural descritas en la literatura (Wang *et al.*, 2005). Por otro lado, el tratamiento BAIA tendió a generar área foliar, área foliar específica y biomasa aérea relativamente altas y mayores que el control sin bacteria, sugiriendo que el AIA producido por *Bacillus spp.* tiene un efecto positivo en el crecimiento vegetativo (Patten, 2002), lo que además evidencia que la producción de AIA puede mantener la tasa de crecimiento en condiciones adversas al favorecer una mayor área fotosintética activa y aumentar la eficiencia en el uso de recursos limitados (Egamberdieva *et al.*, 2017).

Arquitectura del sistema de raíz

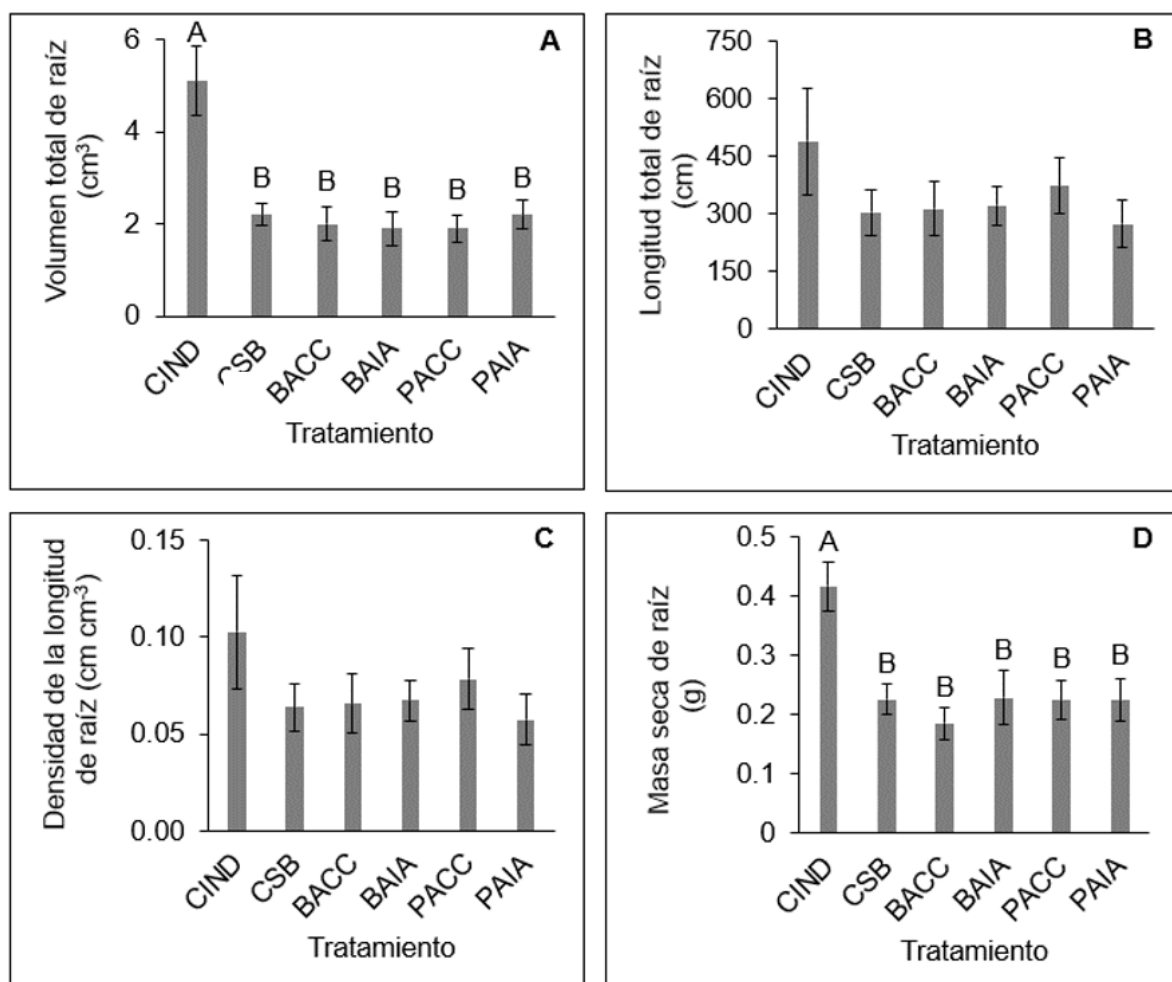
En el arroz, la arquitectura del sistema de raíz es particularmente importante debido a las condiciones del cultivo tradicional en inundación y las necesidades específicas de nutrientes y agua. Es necesario entender las diferencias que se producen en la arquitectura radical tanto en condiciones de inundación como en condiciones de déficit hídrico. En condiciones de inundación, el arroz desarrolla raíces adventicias que emergen de los nudos de la parte aérea del tallo para captar oxígeno del aire (Voesenek *et al.*, 2016). Mientras que en condiciones de déficit hídrico, el arroz desarrolla un sistema de raíces más profundo y extendido para buscar agua en las capas más profundas del suelo (Kamoshita *et al.*, 2002). Las raíces principales se alargan y las ramificaciones se vuelven más densas, lo que contribuye al almacenamiento de agua y le permite sobrevivir durante periodos prolongados sin agua superficial suficiente (Price *et al.*, 2002).

En condiciones de déficit hídrico, las PGPR influyen en la configuración del sistema radicular. Estas bacterias han demostrado tener un impacto significativamente positivo en la arquitectura de la raíz, induciendo cambios en la longitud total de la raíz, expresado en la promoción del crecimiento y elongación de las raíces debidas a la producción de auxinas, así como un aumento en el número de raíces laterales debido a la producción de auxinas y citoquininas, todo lo cual genera un aumento en el volumen de raíz y superficie de absorción, propiciando un crecimiento más robusto del sistema de raíces y una mejora en la absorción de agua y nutrientes (Lugtenberg *et al.*, 2009).

Aunque no de manera estadísticamente significativa, la tendencia al aumento de la longitud total de raíz y de la densidad de raíz en el tratamiento con PACC podría estar asociada a una reconfiguración del sistema radicular en respuesta a una menor señalización de etileno, lo que permite una mayor elongación axial en condiciones de déficit hídrico (Glick, 2014). Este patrón es coherente con lo reportado en otras gramíneas, donde la inoculación con PGPR con actividad ACC desaminasa favorece un desarrollo más profundo del sistema radical, lo que constituye una estrategia adaptativa para maximizar la exploración del perfil edáfico y mejorar la captación hídrica (Gao *et al.*, 2021). Sin embargo, la escasa respuesta

observada en PAIA puede sugerir que la producción de AIA pudo ser más efectiva en condiciones edáficas específicas, ya que su efecto depende de umbrales hormonales precisos para inducir la ramificación lateral y la expansión del volumen radicular (Spaepen *et al.*, 2007).

Figura 1. Variables de arquitectura de raíz evaluadas en plantas de arroz var. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas e inoculado con rizobacterias promotoras del crecimiento.



CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacteria, BACC: *Bacillus spp.* productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus spp.* productor de ácido indol acético, PACC: *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indol acético. Valores representan el promedio, seguido del error estándar. Letras diferentes presentan diferencias estadísticamente significativas según prueba de DMS de Fisher ($p \leq 0,05$).

El volumen total de raíz (Figura 1A) y la biomasa seca de raíz (Figura 1D) están estrechamente relacionados. En ambos casos se observó el mismo efecto; se produjo una biomasa de raíz significativamente mayor en las plantas del control inundado, la cual se diferenció de la de los demás tratamientos. El volumen de raíz en CIND fue 5,1 cm³, siendo 2,5 veces mayor que el promedio de los tratamientos no inundados, esto puede atribuirse a la disponibilidad constante del factor hídrico, que facilita un crecimiento más vigoroso del sistema radicular, la abundancia de agua disponible promueve la expansión radicular debido a la menor resistencia hidráulica y una mayor eficiencia en la absorción de nutrientes (Karban *et al.*, 2014).

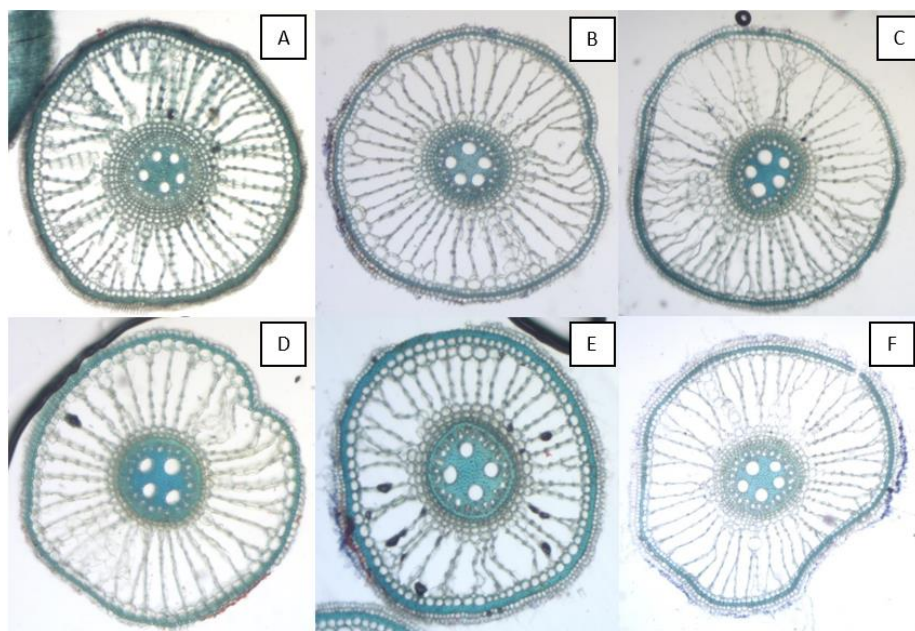
De modo similar, la masa seca de raíz fue de 0,2 g en CIND y 1,9 veces mayor que el promedio de los demás tratamientos; si bien los tratamientos con PGPR no alcanzaron los niveles del control inundado, mostraron una tendencia a aumentar la biomasa radicular en comparación con el control sin bacterias. Esto se debe a que las PGPR mejoran la eficiencia en la absorción de nutrientes y de agua, lo que favorece el crecimiento radicular incluso en condiciones de estrés (Lucy *et al.*, 2004). La longitud total de raíz (Figura 1B) y la densidad total de raíz (Figura 1C) no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos. Sin embargo, de manera similar, las plantas de CIND tendieron a presentar los mayores valores en estas variables. Las plantas del tratamiento CIND tuvieron una longitud total de raíz de 487,8 cm, lo que fue 1,5 veces mayor que el promedio de los demás tratamientos. Aunque no existieron diferencias entre los tratamientos sin inundación, se observó, en general, una tendencia a una mayor longitud de raíz en los tratamientos con PGPR, a excepción de PAIA, lo cual fue más evidente en PACC, en el cual la longitud de raíz fue 18,5 % mayor que el control sin inundar, aunque de igual manera sin llegar a ser una diferencia estadísticamente significativa. En la densidad de longitud de raíz se observó una tendencia similar, siendo esta 10,5 % mayor en PACC que en CSB. En general, los resultados indican que las condiciones de inundación fueron críticas para el desarrollo radicular en este estudio y que la adición de bacterias promotoras del crecimiento no compensa la falta de inundación en términos de crecimiento radicular, aun cuando se observó una tendencia a mayor

longitud total de raíz y biomasa seca con la aplicación de *Pseudomonas* spp. productora de ACC desaminasa.

Análisis histológico de la raíz primaria

Los mecanismos de aclimatación de la planta de arroz para enfrentarse a condiciones de déficit hídrico son fundamentales para su supervivencia y la conservación de su funcionalidad. El uso de análisis histológicos de la raíz permite identificar cambios anatómicos en el diámetro de la raíz, en la estructura del xilema y en las áreas del metaxilema central y periférico, entre otros. La caracterización histológica es esencial no solo para comprender la fisiología ante el estrés, sino también para guiar el mejoramiento genético del arroz, orientado al desarrollo de cultivares más resistentes al déficit hídrico, lo cual tiene implicaciones directas en la seguridad alimentaria global (Uga *et al.*, 2020).

Figura 2. Imágenes de cortes histológicos de la base de la raíz (cercano a la corona) teñidos con azul de metileno y fijados con gelatina glicerizada.

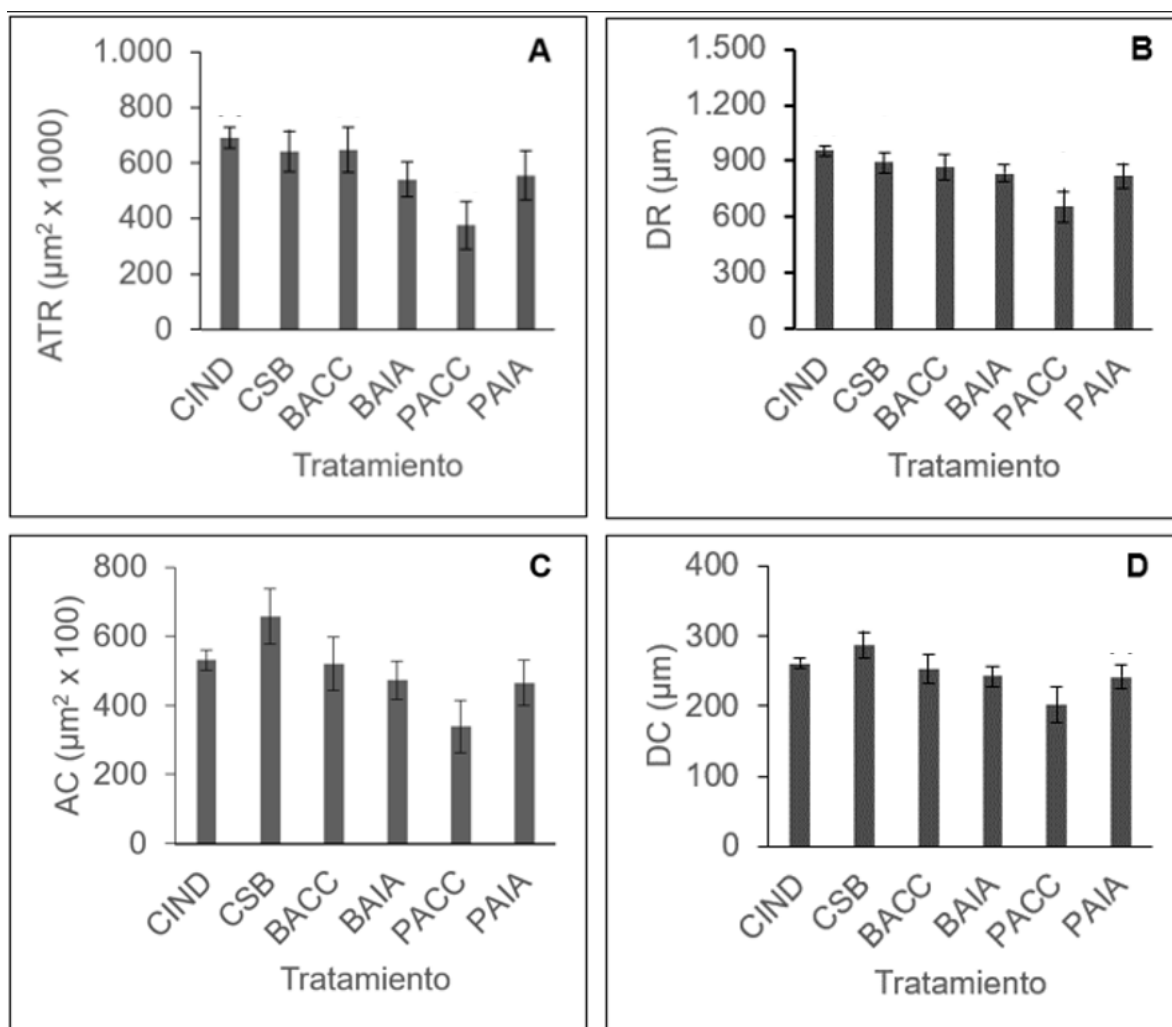


A: Control inundado, B: Control sin bacteria, C: *Bacillus* spp. productor de ACC desaminasa, D: *Pseudomonas* spp. productor de ACC desaminasa, E: *Pseudomonas* spp. productor de ácido indolacético y F: *Bacillus* spp. productor de ácido indolacético.

En la Figura 2 se muestran cortes histológicos de la raíz primaria. En el área total de raíz no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los

tratamientos (Figura 3A). Sin embargo, el tratamiento con *Pseudomonas* spp. productora de ACC desaminasa tendió a disminuir el crecimiento radicular en comparación con los otros tratamientos inoculados y los controles (CIND y CSB), específicamente, PACC disminuyó un 45,8 % en comparación con CIND (mayor diferencia porcentual), mientras que al comparar con CSB corresponde a una disminución de 41,5 %.

Figura 3. Área total de raíz (ATR), diámetro de raíz (DR), área de cilindro central (AC) y diámetro de cilindro central (DC) evaluados en el ápice de la raíz primaria en arroz cv. Zafiro, cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras del crecimiento.



CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacterias, BACC: *Bacillus* spp. productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus* spp. productor de ácido indolacético, PACC: *Pseudomonas* spp.

productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indolacético. Valores representan el promedio, seguido del error estándar. Letras diferentes presentan diferencias estadísticamente significativas según prueba de DMS de Fisher ($p \leq 0,05$).

En el diámetro de raíz tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas (Figura 3B), aunque se observó una tendencia similar a la de ATR, con CIND mostrando el mayor valor (956,5 μm). Lo anterior coincide con lo reportado por Xiong *et al.* (2003), quienes demostraron que la inundación aumenta el diámetro radicular debido a la reducción del estrés hídrico y a la mejora de la absorción de nutrientes. La reducción de la DR en PACC respecto a CIND fue de 31,3 %.

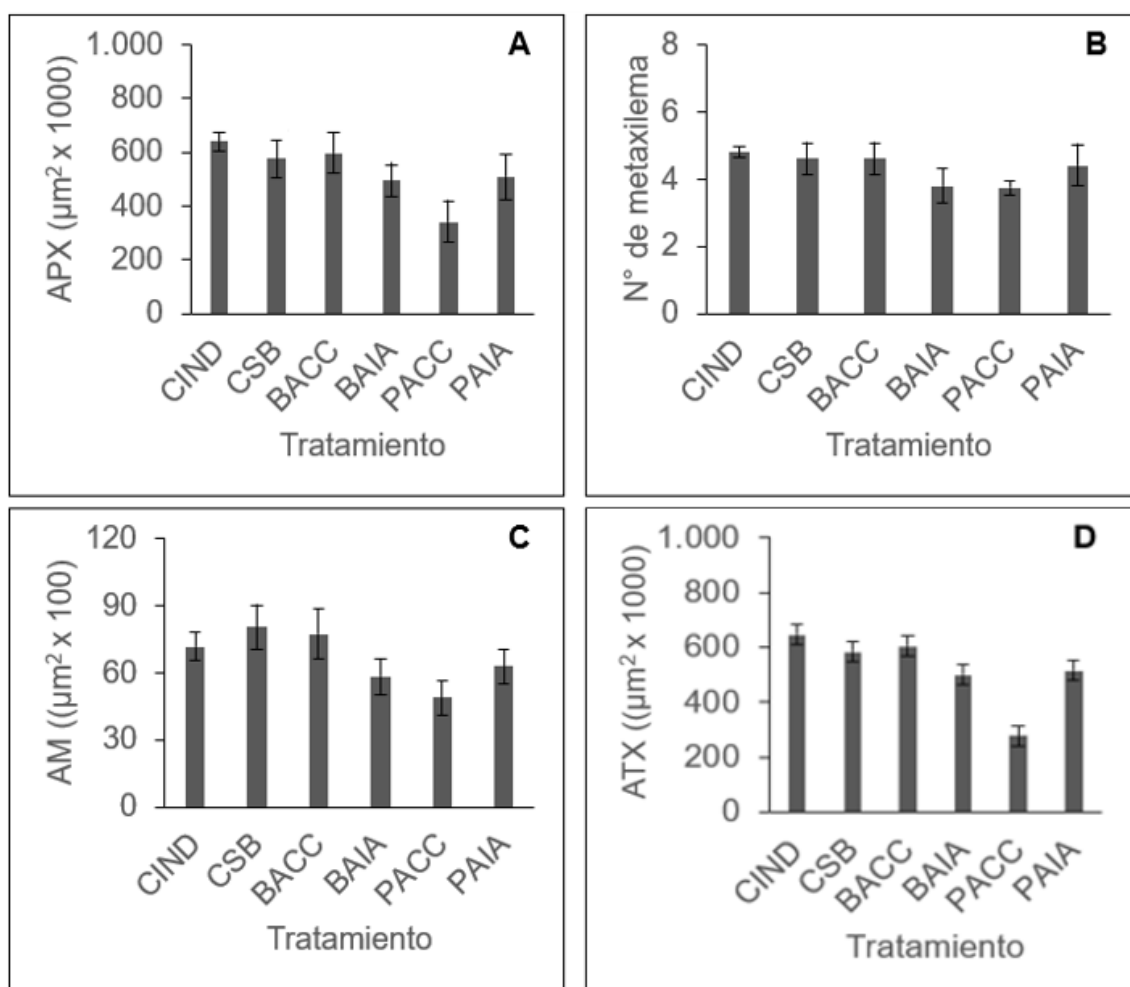
De manera similar, el área del cilindro central de la raíz primaria no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Figura 3C). El tratamiento CSB tendió al mayor valor (65.771,4 μm^2), lo que representa un 93,7 % mayor que el obtenido con PACC (33.957,9 μm^2). En el diámetro del cilindro central, CSB tendió a presentar el mayor valor (286,7 μm), en contraste con PACC, que tuvo el menor (202,1 μm), con una variación del 41,9 % (Figura 3D). Aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas, los tratamientos sin bacterias tendieron a un mayor diámetro del cilindro central. Si nos enfocamos específicamente en la disminución de las variables anatómicas del tratamiento PACC, particularmente en ATR y DC, podría reflejar un ajuste funcional del sistema vascular ante un déficit hídrico, en el que se prioriza la eficiencia hidráulica sobre la capacidad conductiva absoluta (Hacke *et al.*, 2001).

En la figura 4 se muestran los resultados obtenidos para el área de xilema periférico, número de metaxilema, área de metaxilema y área total de xilema en la raíz primaria. De manera similar a lo observado en las otras variables anatómicas, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en ninguna de ellas. En el área de xilema periférico, CIND tendió a mostrar el mayor valor (638.866,3 μm^2) y PACC el más bajo (341.276,0 μm^2) (Figura 4A).

En concordancia con lo anterior, el número de metaxilemas tendió a ser mayor en CIND (4,8) y menor en BAIA y PACC (3,8) (Figura 4B). Se ha establecido que un mayor número de metaxilemas puede mejorar la eficiencia del transporte de agua y nutrientes en las plantas, ayudando a mantener la turgencia y la transpiración bajo condiciones de déficit hídrico, considerándose una respuesta adaptativa a

condiciones de déficit hídrico (Steudle *et al.*, 1998; North *et al.*, 2000), sin embargo, resulta interesante que el CIND tendiera a mostrar el mayor número de metaxilemas. El área de metaxilema tendió a ser mayor en CSB (8.015,3 μm^2), específicamente 12,1 % mayor que en CIND (7.152,4 μm^2), seguida por BACC (7.708,3 μm^2). Finalmente, el área total de xilema mostró una tendencia a ser mayor en CSB (4.254,1 μm^2) y menor en PACC (2.520,7 μm^2), con una diferencia del 68,8 %, mientras que al comparar ambos tratamientos control, encontramos una diferencia de 14,03 % entre CSB y CIND.

Figura 4. Área de xilema periférico (APX), número de metaxilema, área de metaxilema (AM) y área total de xilema en la raíz primaria (ATX), evaluados en el ápice de la raíz primaria en arroz var. Zafiro, cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras del crecimiento.



CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacterias, BACC: *Bacillus spp.* productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus spp.* productor de ácido indolacético, PACC: *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indolacético. Valores representan el promedio, seguido del error estándar. Letras diferentes presentan diferencias estadísticamente significativas según prueba de DMS de Fisher ($p \leq 0,05$).

Aunque no se obtuvieron diferencias estadísticas en ninguna de las variables anatómicas evaluadas en la raíz principal, se mostraron algunas tendencias, por ejemplo, en ATR, AC y APX tendieron a aumentar en la inoculación con *Bacillus* con respecto al control sin inocular. El diámetro del cilindro central es crucial para la eficiencia en el transporte de nutrientes y agua a través del xilema; un mayor diámetro implica un flujo más robusto y continuo (Kramer *et al.*, 1995; Hacke *et al.*, 2001).

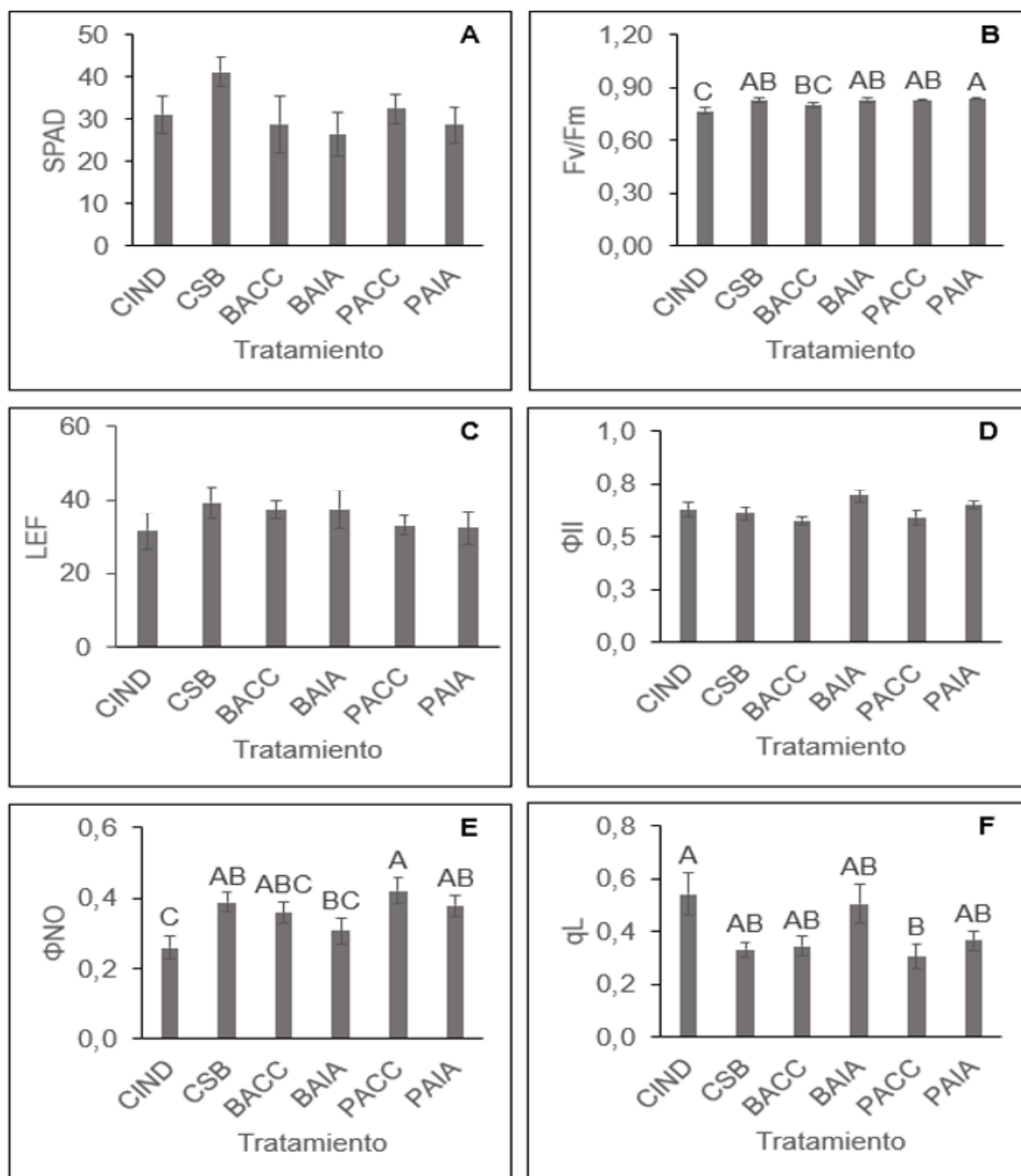
Contenido foliar de clorofila y parámetros de fluorescencia de la clorofila

El contenido de clorofila en las plantas es un parámetro crítico para evaluar su capacidad fotosintética. Esta molécula es esencial para la captura de luz y la conversión de la energía luminosa en energía química. En condiciones óptimas, las plantas de arroz mantienen niveles adecuados de clorofila, lo que facilita una transferencia eficiente de energía al fotosistema II (PSII), utilizada en procesos de fotofosforilación y de generación de ATP y NADPH (Maxwell *et al.*, 2000), y posibilita una alta tasa de fotosíntesis (Niu *et al.*, 2022). Las condiciones de estrés hídrico provocan la disrupción de la estructura de los cloroplastos y reducen la síntesis de clorofila (Chaves *et al.*, 2016). Además, el estrés hídrico altera el equilibrio redox celular, lo que induce una mayor producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), que contribuyen a la degradación de la clorofila y dañan los componentes del fotosistema (Zhou *et al.*, 2017). La disminución del contenido de clorofila, a su vez, se refleja en una menor eficiencia fotosintética, que se manifiesta en una reducción de la tasa de absorción de CO₂ y de la eficiencia de uso del agua (Ning *et al.*, 2021). En el contenido foliar de clorofila (SPAD), no se observaron diferencias estadísticamente significativas y el tratamiento CSB tendió a mostrar el mayor valor con 41,23 (Figura 5A).

La fluorescencia modulada de la clorofila es una técnica ampliamente utilizada para evaluar la respuesta de las plantas a distintos tipos de estrés abiótico, como el

hídrico. Los parámetros de fluorescencia permiten analizar cualitativa y cuantitativamente la absorción y la utilización de la energía de la luz por el PSII, así como la posible relación con la capacidad fotosintética (Neto *et al.*, 2005).

Figura 5. Contenido de clorofila (SPAD) y parámetros de fluorescencia de la clorofila en arroz cv. Zafiro cultivado en dos condiciones hídricas y con la aplicación de bacterias promotoras de crecimiento.



CIND: Control inundado, CSB: Control sin bacterias, BACC: *Bacillus spp.* productor de ACC desaminasa, BAIA: *Bacillus spp.* productor de ácido indolacético, PACC: *Pseudomonas spp.* productor de ACC desaminasa y PAIA: *Pseudomonas spp.* productor de ácido indolacético. SPAD: Contenido de clorofila, Fv/Fm: Eficiencia cuántica máxima del PSII en condiciones de luz, LEF: Flujo lineal de electrones, Φ II: Rendimiento cuántico del PSII, Φ NO: Rendimiento del apagamiento no fotoquímico debido a procesos inhibidores no regulados de la fotosíntesis y qL: Fracción de centros de reacción abiertos del PSII. Valores representan el promedio y el error estándar. Letras diferentes representan diferencias estadísticamente significativas según prueba de DMS de Fisher ($p \leq 0,05$).

La relación Fv/Fm es una estimación de la eficiencia cuántica máxima de la actividad fotoquímica del PSII cuando todos sus centros de reacción están abiertos (Baker et al., 2004); una disminución de la relación Fv/Fm indica una menor eficiencia cuántica del PSII. Este parámetro presentó un valor menor en el CIND que en el resto de los tratamientos, excepto en BACC (Figura 5B). En general, se observó una tendencia a una mayor Fv/Fm en los tratamientos sin inundar. El flujo lineal de electrones (LEF) no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los distintos tratamientos (Figura 5C); sin embargo, se observa una tendencia al aumento en los tratamientos con *Bacillus* (BACC; BAIA) y, en mayor medida, en el tratamiento control sin bacterias (CSB), con valores de 37,4, 37,6 y 39,2, respectivamente.

El rendimiento cuántico del PSII (Φ II) está estrechamente relacionado con LEF y, de manera similar, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en este parámetro, con una tendencia al aumento en el tratamiento BAIA (0,70), en contraste con BACC (0,59), que mostró el menor valor, con una diferencia de 15,7 % (Figura 5D). La disipación de energía en condiciones de estrés contribuye a proteger la planta frente al daño fotoquímico (Guidi et al., 2012). El comportamiento de Φ NO fue similar al de Fv/Fm, con CIND que tiende a un valor menor de Φ NO y valores menores de CIND respecto de CSB y de los tratamientos con *Pseudomonas spp.* (PACC y PAIA) (Figura 5E). Finalmente, en qL el mayor valor obtenido corresponde al tratamiento CIND (0,54), con una diferencia estadísticamente significativa respecto a PACC (0,31) y una diferencia porcentual del 57 %.

Los resultados indican que los tratamientos bajo déficit hídrico presentaron una tendencia al aumento de la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) y de la eficiencia de disipación de energía por vías no reguladas (Φ NO) como respuesta a esta condición. Sin embargo, no se observaron diferencias entre los tratamientos en el

contenido de clorofila, en Φ_{II} ni en LEF. La respuesta de los parámetros de fluorescencia del PSII, en particular F_v/F_m y Φ_{NO} , sugiere una posible contribución de las PGPR a la estabilización de los mecanismos fotoquímicos bajo condiciones de déficit hídrico. En tratamientos como PAIA y PACC se observó una ligera mejora en la eficiencia cuántica del PSII respecto al control, lo cual puede estar relacionado con la activación de mecanismos de protección frente a especies reactivas de oxígeno (ROS) y con una mejor integración de señales hormonales y antioxidantes mediadas por bacterias (Bouremani *et al.*, 2023). Esta capacidad de modular la eficiencia fotosintética sin alterar el contenido de clorofila podría implicar una mejora en la conservación de energía y una reducción del estrés oxidativo, lo cual es fundamental en estados fenológicos sensibles como el macollamiento. Sin embargo, estos efectos deben evaluarse mediante herramientas complementarias, como el análisis de la expresión génica y la cuantificación de enzimas antioxidantes.

CONCLUSIONES

A través de la evaluación del efecto de la aplicación de rizobacterias promotoras del crecimiento (PGPRs), específicamente *Pseudomonas* spp. y *Bacillus* spp., en rasgos fisiológicos, morfoanatómicos y de producción de biomasa en arroz, variedad Zafiro, cultivado en condiciones de déficit hídrico, durante el estado de desarrollo vegetativo, se puede concluir que:

1. La aplicación de las PGPRs evaluadas no tuvo impacto en la altura de la planta, número de macollas, área foliar, área foliar específica y biomasa aérea.
2. La aplicación de PGPRs no mostró un efecto significativo en las variables de arquitectura del sistema de raíz; únicamente el volumen total de raíz y la masa seca de raíz en el tratamiento inundado fueron significativamente mayores que en el resto de los tratamientos.
3. El análisis histológico de la raíz primaria no detectó diferencias en ninguno de los tratamientos; tampoco se observaron ajustes estructurales significativos derivados de la aplicación de PGPR ni del déficit hídrico.
4. Se requiere, en futuras investigaciones, evaluar estas cepas de PGPR en condiciones de déficit hídrico utilizando suelos arcillosos, para determinar si los

resultados obtenidos responden al tipo de sustrato empleado o a una falta de establecimiento simbiótico efectivo entre las bacterias y el cultivo de arroz, e integrar en este estudio el análisis de colonización efectiva.

REFERENCIAS

1. Acevedo, M.A., W.A. Castrillo and U.C. Belmonte. 2006. Origen, evolución y diversidad del arroz. *Agron. Trop.* 56(2): 151-170.
2. Arévalo, J. 2023. Inoculación de compost con bacterias benéficas: efecto en el crecimiento de cilantro (*Coriandrum sativum* L.) y en su tolerancia al déficit hídrico. Memoria de título, Ingeniero Agrónomo. Universidad de Concepción, Facultad de Agronomía, Chillán, Chile.
3. Armengaud, P., K. Zambaux, A. Hills, R. Sulpice, R.J. Pattison, M.R. Blatt and A. Amtmann. 2009. EZ-Rhizo: integrated software for the fast and accurate measurement of root system architecture. *TPJ.* 57(5): 945-956.
4. Basnayake, J., S. Fukai, and M. Ouk. 2006. Contribution of potential yield, drought tolerance and escape to adaptation of 15 rice varieties in rainfed lowlands in Cambodia. In: N.C. Turner and T. Acuna (eds). 13th Australian Society of Agronomy Conference. 10-14 September, 2006. Perth, Western Australia.
5. Baker, N.R. and E. Rosenqvist. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.* 55(403): 1607-1621.
6. Bouremani, N., H. Cherif-Silini, A. Silini, A.C. Bouket, L. Luptakova, F.N. Alenezi, O. Baranov and L. Belbahri. 2023. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): A rampart against the adverse effects of drought stress. *Water.* 15(3): 418.
7. Calderini, D.F. and M.P. Reynolds. 2000. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* × *T. tauschii*). *Funct. Plant. Biol.* 27(3): 183-191.
8. Camino, C., P. Zarco-Tejada and V. González-Dugo. 2018. Effects of heterogeneity within tree crowns on airborne-quantified SIF and the CWSI as indicators of water stress in the context of precision agriculture. *Remote Sens.* 10(4): 604.
9. Chaudhary, R. 2003. Speciality rices of the world: Effect of WTO and IPR on its production trend and marketing. *JFAE.* (1): 34-41

10. Chaves, M., J. Pereira and J.P. Maroco. 2016. How plants cope with water stress in the field. *Photosynth. Res.* 109(1): 35-53.
11. Egamberdieva, D., S.J. Wirth, V.V. Shurigin, A. Hashem and E.F. Abd_Allah. 2017. Endophytic bacteria improve plant growth, symbiotic performance of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and induce suppression of root rot caused by *Fusarium solani* under salt stress. *Frontiers in microbiology.* (8): 1887.
12. FAO. 2024. Rice market monitor. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
13. FIA. 2021. Agenda de innovación agraria para la cadena del arroz en Chile. Fundación para la Innovación Agraria (FIA). Santiago, Chile.
14. Fitter, A. 2002. Characteristics and functions of root systems. pp. 49–78. In: *Plant Roots* (eds). CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
15. Gao, C., L. Montoya, L. Xu, M. Madera, J. Hollingsworth, E. Purdom and J. Dangl. 2021. Innate root microbiome assembly and adaptive differentiation among European *Arabidopsis* populations. *Nat Ecol Evol.* 5: 1–13.
16. García, A., A. Mariño, M. Paredes, A. Dussaillant y G. Cobo. 2017. Cadena del arroz en Chile. Fundación para la Innovación Agraria. Chile.
17. Garriss, A., T. Tai, J. Coburn, S. Kresovich y S. McCouch. 2005. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics.* 169(3): 1631-1638.
18. Gárgano, C. 2018. Ciencia, Tecnología y Mercado: Investigaciones en Arroz en el INTA Argentino. *JOTMI.* 13(1): 75-83.
19. Garreaud, R., J. Boisier, A. Montecinos, H. Sepúlveda y D. Veloso-Aguila. 2019. The central Chile mega drought (2010-2018): A climate dynamics perspective. *Int. J. Climat.* (40): 421-439.
20. Ge, S., T. Sang, L. Bao-Rung and D. Hong. 1999. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* (96): 14400-14405.
21. Glick, B. 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol. Res.* 169(1): 30–39.
22. Guidi, L. and E. Degl'Innocenti. 2012. Chlorophyll a fluorescence in abiotic stress. *Crop stress and its management: Perspectives and strategies.* Springer Nature. 359 – 398

23. Hacke, U.G. and J.S. Sperry 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics.*, 4(2): 97-115
24. Hendel, E., H. Bacher, A. Oksenberg, H. Walia, N. Schwartz and Z. Peleg. 2021. Deciphering the genetic basis of wheat seminal root anatomy uncovers ancestral axial conductance alleles. *Plant Cell Environ.* 44(6): 1921-1934.
25. Henry, A., V.R.P. Gowda, R.O. Torres, K.L. McNally and R. Serraj. 2011. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): Phenotyping of the Oryza SNP panel in rainfed lowland fields. *Field Crops Res.* (120): 205–214.
26. Henry, A., V.R.P. Gowda, R.O. Torres, K.L. McNally and R. Serraj. 2019. Variability in root traits in rice and its implications for drought resistance. *Field Crops Res.* (220): 85-95.
27. Hoagland, D.R., and D.I. Arnon. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif. Agric. Ext. Publ.* (347): 35–37
28. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2021. Climate change 2021: The physical science basis. Cambridge University Press.
29. Kamoshita, A. 2002. Root architecture and water uptake of rice under drought stress. *Field Crops Res.* 76(1): 21-35
30. Karban, R., W.C. Wetzal, K. Shiojiri, S. Ishizaki, S.R. Ramirez and J.D. Blande. 2014. Deciphering the language of plant communication: volatile chemotypes of sagebrush. *New Phytol.* 204(2): 380-385.
31. Et Kim, Y., H. Hwang, S. Waqas, M. Khan, A. Lee, J. Lee, H. Nguyen and T. Lee. 2015. Comparative analysis of endogenous hormones level in two soybean (*Glycine max* L.) lines differing in waterlogging tolerance. *Front. Plant Sci.* (6): 714.
32. Kim, H., J. Park, and P.J. Seo. 2020. Influence of drought stress on root architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 183(2): 689-701.
33. Kramer, P.J. and J.S. Boyer. 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press, San Diego. University of Delaware. 43(1): 151-152
34. Lucy, M., E. Reed, and B.R. Glick. 2004. Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie van Leeuwenhoek.* (86): 1-25.
35. Lugtenberg, B. and F. Kamilova. 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual review of microbiology.* (63): 541-556.

36. Maseda, P.H. and R.J. Fernandez. 2006. Stay wet or else: Three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* (57): 3963–3977.
37. Maxwell, K. and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51(345): 659-668
38. Mayak, S., T. Tirosh and B.R. Glick. 2004. Plant growth promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomato and pepper. *Plant Sci.* (166): 525-530
39. Mohite, B. 2013. Isolation and characterization of indole acetic acid (IAA) producing bacteria from rhizospheric soil and its effect on plant growth. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* (13): 638–649.
40. Neto, A.T., E. Campostrini, G.J. Oliveira, and R.E. Bressan-Smith. 2005. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Sci. Hortic.* 104(2): 199-209.
41. Ning, T., C. Zhang, and X. Li. 2021. The impact of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in rice. *Field Crops Res.* Vol: 270, 108207.
42. Niu, S., M. Han and Q. Liu. 2022. Changes in chlorophyll content and photosynthetic efficiency in rice under water stress conditions. *J. Plant Physiol.* 262: 153-165.
43. North, G.B. and P.S. Nobel. 2000. Heterogeneity in water availability alters cellular development and hydraulic conductivity of roots of desert succulents. *Annals of Botany.* 85(2): 247-255.
44. ODEPA 2025. Boletín de cereales, enero 2025. Oficina de Estudios y Políticas Agrarias (ODEPA)
45. Paredes, M., V. Becerra, H. Uribe, G. Carracelas y G. Donoso. 2021. 100 años del cultivo del arroz en Chile en un contexto internacional. 1920-2020. (Tomo I) Libro INIA N° 40. Chillán, Chile.
46. Patten, C. L., and B.R. Glick. 2002. Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in the development of the host plant root system. *Appl. Environ. Microbiol.* 68(8): 3795-3801.
47. Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I.J. Wright and R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 182(3): 565-588

48. Price, A. and K.A. Steele. 2002. The effect of drought stress on root and shoot development in rice. *Plant Physiol.* 128(1), 73-82
49. Quezada, C., S. Hernaíz, I. Vidal, R. Alvarado, R. Gallegos and W. Yañez. 2013. Selection of rice genotypes (*Oryzwa sativa*) with high nitrogen agronomic efficiency in an Acuic Durixererts soil, central-southern Chile. *Cien. Inv. Agr.* 40(2): 375-385.
50. Raaijmakers, J., T. Paulitz, C. Steinberg, C. Alabouvette y T. Moënné-Loccoz. 2009. La rizosfera: un patio de recreo y un campo de batalla para los patógenos del suelo y los microorganismos beneficiosos. *Suelo vegetal* (321): 341–361
51. Reyes-Castillo, A., M. Gerding, P. Oyarzúa, E. Zagal, J. Gerding, and S. Fischer. 2019. Plant growth-promoting rhizobacteria can improve NPK availability: selection, identification and effects on tomato growth. *Chil. J. Agric. Res.* 79(3): 473-485.
52. Rivas, T. 2017. Respuesta de plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) inoculadas con bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) al estrés térmico. Memoria de título, Ingeniero Agrónomo. Universidad de Concepción, Facultad de Agronomía, Chillán, Chile.
53. Sakurai, J., F. Ishikawa, T. Yamaguchi, M. Uemura and M. Maeshima. 2005. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant Cell Physiol.* (46): 1568–1577
54. Servicio Meteorológico de Chile. 2021. Informe sobre precipitaciones y disponibilidad de agua en Chile. 5-10.
55. Schneider, C.A., W.S. Rasband, and K.W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods.* (9): 671– 675.
56. Spaepen, S., J. Vanderleyden and R. Remans. 2007. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol. Rev.* 31(4): 425-448
57. Steudle, E. and C.A. Peterson. 1998. How does water get through roots. *J. Exp. Bot.* 49(322): 775-788.
58. Uga, Y., Y. Kitomi, S. Ishikawa and M. Yano. 2020. Genetic improvement for root growth angle to enhance drought avoidance in rice. *PCE.* 43(3): 569-578.
59. Voesenek, L. A. and A.J. Peeters. 2016. Regulation of root and stem growth in flooding conditions. *Plant Biol.* (30): 122-128.

60. Wang, C., E. Knill, B.R. Glick and G. Défago. 2005. Effect of transferring 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase genes into *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 and its gacA derivative CHA96 on their growth-promoting and disease-suppressive capacities. Canadian Journal of Microbiology. 51(3): 149-153.
61. Xiong, L. and J.K. Zhu. 2003. Regulation of abscisic acid biosynthesis. Plant Physiol. 133(1): 29-36.
62. Xu, J., Y. Lv, X. Liu, T. Dalson, S. Yang and J. Wu. 2016. Diagnosing crop water stress of rice using infra-red thermal imager under water deficit condition. IJAB. 18(3): 565-572.
63. Zhou, Y., L. Wang and H. Zhao. 2017. Effects of water deficit on chlorophyll fluorescence and photosynthetic performance in rice. Environ. Exp. Bot. 139: 122-130.