



MODULACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE BIOMOLÉCULAS EN LECHUGA MEDIANTE LA APLICACIÓN DE YODO Y GLUTAMINA

MODULATION OF BIOMOLECULE CONCENTRATION IN LETTUCE BY APPLYING IODINE AND GLUTAMINE

Willian Kenneth Lizárraga-Estrada, Libia Iris Trejo-Téllez, María de la Luz Buendía-Valverde¹, Angel-Villegas-Monter y Fernando Carlos Gómez-Merino*

Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (fernandg@colpos.mx)

RESUMEN

La deficiencia de minerales es un tipo grave de malnutrición que afecta el desarrollo físico y cognitivo del ser humano, y que puede ser prevenido a través de la biofortificación y la bioestimulación. El yodo (I) es un mineral esencial para la salud humana y puede actuar como bioestimulante en plantas, mientras que la glutamina (Gln), un aminoácido no esencial, también presenta efectos bioestimulantes en especies vegetales. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la aplicación de I y Gln en la concentración de biomoléculas en lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas cultivada en hidroponía, como estrategia de biofortificación y bioestimulación. El experimento se realizó en invernadero tipo túnel bajo un diseño completamente al azar con arreglo factorial 4×4 y 12 repeticiones. Se evaluaron cuatro concentraciones de I (0, 10, 20 y 30 μM) suministradas en la solución nutritiva, y cuatro concentraciones de Gln (0, 0.5, 1.0 y 1.5 mM) aplicadas vía foliar. Las plantas de lechuga fueron cosechadas 35 días después del trasplante para determinar la concentración de clorofilas, carotenoides, aminoácidos totales, proteínas totales y ácido ascórbico. Los datos se sometieron a pruebas de normalidad y homogeneidad, seguido de un análisis de varianza y prueba de comparación de medias (Tukey, $P \leq 0.05$). El factor I incrementó significativamente la concentración de proteínas totales, clorofila *a* y la relación clorofila *a*/clorofila *b*, carotenoides y ácido ascórbico. El factor Gln aumentó la concentración de clorofilas *a* y *b*, carotenoides y clorofilas totales. La interacción $I \times \text{Gln}$ mejoró la concentración de clorofilas *a*, *b* y totales, la relación clorofila *a*/clorofila *b*, carotenoides y ácido ascórbico. La aplicación combinada de I y Gln mejoró la concentración de biomoléculas en lechuga, lo que sugiere que su uso constituye una estrategia viable para optimizar la calidad nutracéutica del cultivo.

Palabras clave: *Lactuca sativa*, aminoácidos, Asteraceae, bioestimulación, yoduro de potasio.

SUMMARY

Mineral deficiency is a serious type of malnutrition that affects the physical and cognitive development of humans, and can be prevented through biofortification and biostimulation. Iodine (I) is an essential mineral for human health and can act as a biostimulant in plants, while glutamine (Gln), a non-essential amino acid, also exhibits biostimulating effects in plant species. The aim of this study was to evaluate the effect of I and Gln application on the concentration of biomolecules in lettuce (*Lactuca sativa* L.) cv. Rhodenas grown hydroponically, as a biofortification and biostimulation strategy. The

experiment was conducted in a tunnel-type greenhouse using a completely randomized design with a 4×4 factorial arrangement and 12 replicates. Four concentrations of I (0, 10, 20, and 30 μM) supplied in the nutrient solution and four concentrations of Gln (0, 0.5, 1.0, and 1.5 mM) applied to the leaves were evaluated. Lettuce plants were harvested 35 days after transplanting to determine the concentrations of chlorophylls, carotenoids, total amino acids, total protein and ascorbic acid. The data were subjected to normality and homogeneity tests, followed by analysis of variance and means comparison (Tukey, $P \leq 0.05$). Iodine significantly increased the concentration of total protein, chlorophyll *a*, chlorophyll *a*/chlorophyll *b* ratio, carotenoids and ascorbic acid. Gln increased the concentration of chlorophylls *a* and *b*, carotenoids and total chlorophyll. The $I \times \text{Gln}$ interaction improved the concentration of *a*, *b* and total chlorophylls, the chlorophyll *a*/chlorophyll *b* ratio, carotenoids and ascorbic acid. The combined application of Iodine and Gln improved the concentration of biomolecules in lettuce, suggesting that its use constitutes a viable strategy for optimizing nutraceutical quality of the crop.

Index words: *Lactuca sativa*, amino acids, Asteraceae, biostimulation, potassium iodide.

INTRODUCCIÓN

Además de los 17 elementos esenciales ampliamente reconocidos en la nutrición vegetal (C, H, O, N, P, K, Ca, Mg, S, Cl, Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo y Ni) (Kirkby, 2023), existe una lista de elementos benéficos como el yodo (I), que pueden actuar como bioestimulantes inorgánicos y promover respuestas favorables en las plantas, tales como mejoras en el crecimiento, rendimiento, calidad y tolerancia al estrés abiótico (Singhal *et al.*, 2023; Trejo-Téllez y Gómez-Merino, 2023). El I es un elemento esencial para los seres humanos, cuya deficiencia puede provocar graves problemas de salud como bocio, hipotiroidismo y, en casos severos, alteraciones en el desarrollo cognitivo (Bonofiglio y Catalano, 2020). Para prevenir estas deficiencias, se ha promovido el consumo de sal yodada (Krzepiłko *et al.*, 2019), así como estrategias de biofortificación con I (Ciriello *et al.*, 2023), las cuales también pueden contribuir a mejorar la respuesta fisiológica de las plantas (Kiferle *et*

al., 2021); no obstante, en concentraciones elevadas, el I puede ser tóxico para algunas especies vegetales (Incrocci *et al.*, 2019), aunque a dosis adecuadas puede generar efectos benéficos, tanto en el desarrollo vegetal como en la nutrición humana (Singhal *et al.*, 2023).

La eficiencia de la asimilación del I por las plantas puede mejorar cuando su aplicación se combina con otras sustancias bioestimulantes del crecimiento vegetal (Incrocci *et al.*, 2019); por ejemplo, la combinación de un bioestimulante a base de extracto de algas con la biofortificación con I a bajas concentraciones no solo mitiga los efectos negativos del I, sino que también incrementa el peso de la materia seca del fruto y el contenido de ácido ascórbico en fresa (*Fragaria × ananassa* Duch.) (Consentino *et al.*, 2023).

En el contexto de desafíos globales, como el cambio climático y el agotamiento de los recursos naturales, los cuales impactan negativamente la productividad agrícola (Toromade *et al.*, 2024), los bioestimulantes han emergido como una herramienta eficaz para mejorar el crecimiento, desarrollo, rendimiento y respuestas fisiológicas de las plantas frente al estrés abiótico (Di Sario *et al.*, 2025; Zulfiqar *et al.*, 2024).

Dentro de la clasificación de los bioestimulantes, la glutamina (Gln) pertenece al grupo de los aminoácidos, mientras que el I se clasifica como un bioestimulante inorgánico (du Jardin, 2015). La Gln actúa como fuente de energía metabólica y como precursor de proteínas, ácidos nucleicos y aminoazúcares; además, puede ser absorbida por las células vegetales mediante transportadores específicos de aminoácidos, favoreciendo el crecimiento y desarrollo de la planta (Sarkar *et al.*, 2024). En lechuga (*Lactuca sativa* L.), la Gln en concentraciones de 250 a 500 mg L⁻¹ incrementa significativamente la concentración de clorofilas y carotenoides (Noroozlo *et al.*, 2019); así mismo, en otras especies, se ha reportado que la Gln mejora el crecimiento, la actividad fotosintética, y la acumulación de N y aminoácidos (Han *et al.*, 2022). Por su parte, el I puede inducir efectos positivos en el crecimiento, la tolerancia al estrés abiótico y la actividad antioxidante en plantas (Medrano-Macías *et al.*, 2016; Rivera-Solís *et al.*, 2025).

A pesar de estos avances, existe una limitada comprensión sobre los efectos combinados del yodo y aminoácidos como la glutamina en cultivos hortícolas, particularmente en relación con la modulación simultánea del metabolismo primario y secundario; asimismo, son escasos los estudios que evalúan cómo esta interacción influye en la acumulación de biomoléculas de interés nutricional en especies como la lechuga. En este contexto, el objetivo de la presente investigación fue evaluar el efecto

de la aplicación de yodo (I) y glutamina (Gln), de manera individual y combinada, sobre el metabolismo primario y secundario de la lechuga, mediante la cuantificación de biomoléculas como aminoácidos, proteínas, clorofilas a y b, carotenoides y ácido ascórbico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización

La investigación se llevó a cabo en un invernadero del Área de Nutrición Vegetal del Postgrado de Edafología del Colegio de Postgraduados, ubicado entre las coordenadas 19° 27' 39.76" N y 98° 54' 33.67" O, a 2243 m de altitud, entre mayo y julio de 2024. El invernadero era tipo túnel, con cubierta de plástico y malla antiáfidos. Durante el periodo experimental, la temperatura media mensual fue de 26.8 °C, con media nocturna de 14.5 °C y media diurna de 28.5 °C. La humedad relativa fue de 66 % y la intensidad luminosa de 306 W m⁻².

Material vegetal y condiciones de crecimiento

Se utilizaron semillas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas (Enza Zaden, México), las cuales se sembraron en charolas de 200 cavidades con un sustrato compuesto por turba (PRO-MIX FLX, Premier Horticultura, Canadá) y perlita (Multiperl, México) en proporción 2:1 (v/v), previamente humedecido con agua corriente hasta saturación. Posteriormente, las plántulas se regaron diariamente con solución nutritiva Steiner al 10 % hasta el trasplante, mismo que se llevó a cabo 21 días después de la siembra.

Diseño experimental y tratamientos

El trasplante se realizó en un sistema hidropónico de raíz flotante bajo un diseño completamente al azar con arreglo factorial 4 × 4. Se evaluaron dos factores: yodo (I), en concentraciones de 0, 10, 20 y 30 µM (yoduro de potasio, KI; Sigma Aldrich, EUA), y glutamina (Gln), en concentraciones de 0, 0.5, 1 y 1.5 mM (L-glutamina; Sigma Aldrich, EUA). La combinación de los niveles generó 16 tratamientos, con 12 repeticiones cada uno. La unidad experimental consistió en un contenedor de 12 L con tres plantas. El I se aplicó directamente en la solución nutritiva, mientras que la Gln se aplicó vía foliar.

Manejo de la nutrición

Los nutrimentos se aportaron mediante la solución nutritiva de Steiner (Steiner, 1984), con la siguiente composición de macronutrimentos (mol_c m⁻³): 12 NO₃⁻, 1 H₂PO₄⁻, 7 SO₄²⁻, 7 K⁺, 9 Ca²⁺ y 4 Mg²⁺, y micronutrimentos

(mg L⁻¹): 4.988 Fe, 2.328 Mn, 0.466 Zn, 0.182 Cu, 0.432 B y 0.173 Mo. Al momento del trasplante, la solución nutritiva se utilizó al 10 % de su concentración (0.22 dS m⁻¹), incrementándose al 100 % (2.0 dS m⁻¹) a los 7 días después del trasplante (ddt).

La oxigenación de la solución nutritiva en el sistema hidropónico se realizó mediante bombas de aire para acuario (ELITE® 802, Rolf C., Hagen, Canadá), controladas con un temporizador digital de ocho tiempos (Stern, TEMP-08E, México), programado para oxigenar durante 15 min cada 3 h.

El pH de la solución nutritiva se ajustó diariamente a 5.5 con 1 N H₂SO₄, medido con un medidor portátil (Conductronic, PC-18, México), mientras que la conductividad eléctrica (CE) se mantuvo en 2.0 ± 0.2 dS m⁻¹. La solución nutritiva se renovó semanalmente y el volumen se ajustó diariamente para mantener un nivel constante en los contenedores.

Aplicación de los tratamientos

La aplicación de los tratamientos se inició a los 7 ddt. El I se suministró de manera continua a través de la solución nutritiva durante todo el periodo experimental. La Gln se aplicó por aspersión foliar a los 7, 14 y 21 ddt, por medio de un atomizador y se asperjaron 50 mL de la solución con Gln por planta. Las soluciones de Gln se ajustaron a un pH de 5.6 y se les añadió polisorbato 20 (Tween® 20, Sigma Aldrich, EUA) al 0.1 % como surfactante.

Después de 35 ddt, las plantas se separaron en órganos, y las muestras se colocaron en nitrógeno líquido; luego, se almacenaron en un ultracongelador (Thermo Fisher Scientific, REVCO Elite Series, EUA) a -80 °C para el análisis posterior de biomoléculas.

Variables evaluadas

La concentración de aminoácidos solubles totales se determinó mediante el método de la ninhidrina (Moore y Stein, 1954); para ello, se mezclaron 250 µL del extracto vegetal con 250 µL de solución amortiguadora de citrato de sodio-ácido ascórbico y 500 µL de solución de ninhidrina. La cuantificación se realizó mediante una curva de calibración estándar con leucina y las absorbancias se midieron a 570 nm en un lector de microplacas (Synergy 2 Microplate Reader, BioTek Instruments, EUA).

Proteínas totales

La concentración de proteínas totales se determinó por el método descrito por Bradford (1976), utilizando como estándar albúmina de suero bovino (Sigma Aldrich, EUA). Se mezclaron 20 µL de la muestra con 100 µL del reactivo Bradford, y las lecturas se realizaron a 595 nm en un lector de microplacas (Synergy 2, BioTek Instruments, EUA).

Clorofilas y carotenoides

Para la determinación de clorofilas y carotenoides se utilizaron 0.1 g de tejido foliar, el cual se homogenizó con 2 mL de metanol 80 %. Las muestras se homogeneizaron con vórtice y se incubaron durante 24 h en oscuridad a -4 °C y posteriormente se centrifugaron a 10,000 rpm durante 15 min a 4 °C. El sobrenadante se recuperó y se tomó un volumen de 200 µL que se transfirió a un microtubo de 2 mL donde se mezcló con 1800 µL de metanol 80 %. De esta mezcla, se tomaron 250 µL para la lectura a 666, 653 y 470 nm en un lector de microplacas (Synergy 2 Microplate Reader, BioTek Instruments, EUA). Las concentraciones de clorofila *a*, clorofila *b* y carotenoides totales se calcularon mediante las ecuaciones propuestas por Sumanta *et al.* (2014):

$$\text{Chl } a = 16.72A_{666} - 9.16A_{653}$$

$$\text{Chl } b = 34.09A_{653} - 15.28A_{666}$$

$$C \times + c = (1000A_{470} - 1.63C_a - 104.96C_b) / 221$$

Donde: Chl *a*: clorofila *a*, Chl *b*: clorofila *b*, C *x* + *c*: carotenoides, A: absorbancia.

La concentración de ácido ascórbico se determinó por el método de Tillman (Santos *et al.*, 2016). Para preparar el blanco de referencia, se colocaron 7 mL de solución ácida en un matraz Erlenmeyer y se titularon con la solución Tillman.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron con el programa R-Studio versión 4.3.1. Se verificaron los supuestos de normalidad, independencia de los datos y homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se realizaron análisis de varianza, evaluando efectos principales y de interacción (I × Gln) en el diseño factorial completamente al azar. Finalmente, se llevó a cabo una comparación de medias mediante la prueba de Tukey (P ≤ 0.05).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El factor yodo (I) tuvo efecto significativo en la concentración de proteínas totales, clorofila *a*, carotenoides, relación clorofila *a*/clorofila *b* y ácido ascórbico. El factor glutamina (Gln) influyó significativamente en la concentración de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenoides, clorofilas totales y en la relación clorofilas totales/carotenoides. Se observó una interacción significativa I × Gln en las concentraciones de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenoides, clorofilas totales, ácido ascórbico, y en las relaciones clorofila *a*/clorofila *b* y clorofilas totales/carotenoides (Cuadro 1).

Aunque en lechuga se ha estudiado previamente el efecto individual de aminoácidos como la glutamina (Noroozlo *et al.*, 2019; Rosa *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2025), o de microelementos como el yodo (Dylağ *et al.*, 2025; Smoleń y Sady, 2012; Smoleń *et al.*, 2016), su efecto conjunto, potencialmente sinérgico en la biofortificación con I y la bioestimulación del cultivo no ha sido abordado.

Del Cuadro 1 se puede apreciar que el yodo tuvo efecto significativo en cinco de las ocho variables medidas, la glutamina en cuatro y la interacción de los factores en seis de las ocho. Se ha demostrado que el I puede modular el metabolismo del nitrógeno en plantas y promover su asimilación en diversos compuestos orgánicos (Blasco *et al.*, 2011; Maglione *et al.*, 2022). Resultados similares han sido reportados en pimiento morrón (*Capsicum annuum*

L.) (Cortés-Flores *et al.*, 2016) y en higuera (*Ficus carica* L.) (Rodríguez-Salinas *et al.*, 2022).

Aminoácidos solubles totales

La concentración foliar de aminoácidos solubles totales no mostró variaciones significativas en respuesta a los factores I y Gln, ni a su interacción. Los valores oscilaron entre 177.1 y 268 mg g⁻¹ de materia fresca, lo que indica estabilidad de este pool metabólico bajo las condiciones evaluadas. Esta estabilidad puede ser explicada debido a que los niveles probados para los factores de estudio solo ocasionaron efectos bioestimulantes y no causaron ningún estrés en la planta que resultara en degradación de proteínas o acumulación de aminoácidos libres (Kiferle *et al.*, 2021; Prado *et al.*, 2026).

Aunque la Gln puede ser una fuente importante de N en plantas y tan efectiva como el nitrato de amonio (Kan *et al.*, 2015), su aplicación no necesariamente promueve la acumulación de aminoácidos libres. En *Arabidopsis thaliana*, por ejemplo, no se encontraron diferencias en los perfiles de aminoácidos cuando se suministraron bajas concentraciones de nitrato o Gln como fuente de N; sin embargo, al aplicar 3.5 mM Gln, sí se observaron diferencias significativas (Svietlova *et al.*, 2024). En el híbrido de álamo (*Populus deltoides* × *P. euramericana*) Nanlin895, la aplicación de 0.5 mM Gln solo produjo efectos marginales en el contenido de aminoácidos en hojas, en comparación con plantas testigo que recibieron 2 mM N (1

Cuadro 1. Significancia (valor de *p*) de los factores yodo (I), glutamina (Gln) y de su interacción (I × Gln) en variables determinadas en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas tratadas con yodo en la solución nutritiva y glutamina vía foliar.

Variables	Fuentes de variación		
	I	Gln	I × Gln
Aminoácidos libres totales	0.2734 ns	0.4725 ns	0.0858 ns
Proteínas totales	< 0.0001 *	0.0976 ns	0.0671 ns
Clorofila <i>a</i>	0.0172 *	0.0004 *	0.0030 *
Clorofila <i>b</i>	0.3636 ns	0.0007 *	0.0023 *
Carotenoides	0.0231 *	0.0002 *	0.0055 *
Clorofilas totales	0.0525 ns	0.0006 *	0.0031 *
Clorofila <i>a</i> /clorofila <i>b</i>	< 0.0001 *	0.1149 ns	0.0016 *
Clorofilas totales/carotenoides	0.0516 ns	0.0096 *	0.0961 ns
Ácido ascórbico	< 0.0001 *	0.6096 ns	< 0.0001 *

ns: no significativo, *: significativo con P ≤ 0.05.

mM KNO₃ + 1 mM NH₄Cl) (Han *et al.*, 2022). En el presente estudio, la concentración máxima de Gln aplicada fue de 1.5 mM Gln, lo cual coincide con los resultados reportados en *Arabidopsis*. Por otro lado, la aplicación de 1 mg l dm⁻³ de suelo no modificó la concentración de aminoácidos en espinaca (*Spinacia oleracea* L.) (Smoleń y Sady, 2012), lo cual es consistente con los resultados obtenidos en la presente investigación. Esta carencia de efecto del I en el perfil de aminoácidos puede estar asociada con una ausencia de estrés severo, que a su vez pudiera haber detonado la biosíntesis de estos compuestos, o la degradación de proteínas que hubiesen podido elevar las concentraciones de los mismos (Lima *et al.*, 2023).

Proteínas totales

Las mayores concentraciones foliares de proteínas totales se registraron en las plantas tratadas con 30 µM I. En comparación con el testigo sin aplicación de yodo, se observaron incrementos de 55.6, 44.6 y 65.3 % con la aplicación de 10, 20 y 30 µM I, respectivamente (Figura 1). Esto puede deberse al papel del I en la promoción de un uso más eficiente del N al reducir la actividad de la enzima ureasa, disminuir las pérdidas de N por volatilización e influenciar el metabolismo del N, incrementando su absorción por las raíces de las plantas y modulando la actividad fotosintética en hojas (Cezar *et al.*, 2024). En contraste, la aplicación de Gln no mostró efectos significativos en esta variable, ni se detectó interacción positiva entre ambos factores.

En tomate (*Solanum lycopersicum*), la aplicación de yoduro de potasio (KI) en dosis bajas (5 mg l kg⁻¹) y altas (25 mg l kg⁻¹), ya sea en una sola aplicación o en dosis fraccionadas, incrementó significativamente la concentración total de proteínas (Dávila *et al.*, 2020). Este efecto podría estar relacionado con la estimulación de la asimilación de N, y en consecuencia, con la biosíntesis de proteínas en respuesta a I (Blasco *et al.*, 2011; Kiferle *et al.*, 2021; Lima *et al.*, 2023).

Clorofila a, b, y carotenoides

Las concentraciones foliares más altas de clorofila a se obtuvieron con el suministro de 30 µM I, mientras que las más bajas se encontraron en el tratamiento sin I, con una diferencia del 25.6 %. La aplicación de Gln favoreció la acumulación de clorofila a, con diferencias significativas entre el tratamiento con 0.5 mM Gln (0.80 mg g⁻¹ de materia fresca) y el tratamiento sin Gln. La interacción de ambos factores reveló un efecto sinérgico, con la combinación 30 µM I y 1.5 mM Gln que incrementó la concentración foliar de clorofila a en 148.8 % con respecto al tratamiento sin I y sin Gln (Cuadro 2).

Para la clorofila b, el factor I no mostró efectos significativos; sin embargo, el tratamiento con 0.5 mM Gln incrementó su concentración superando en 40.7 % al tratamiento sin Gln. En cuanto a la interacción, el mayor valor se observó en el tratamiento 0 µM I y 1 mM Gln, lo que representó un incremento del 115 % frente

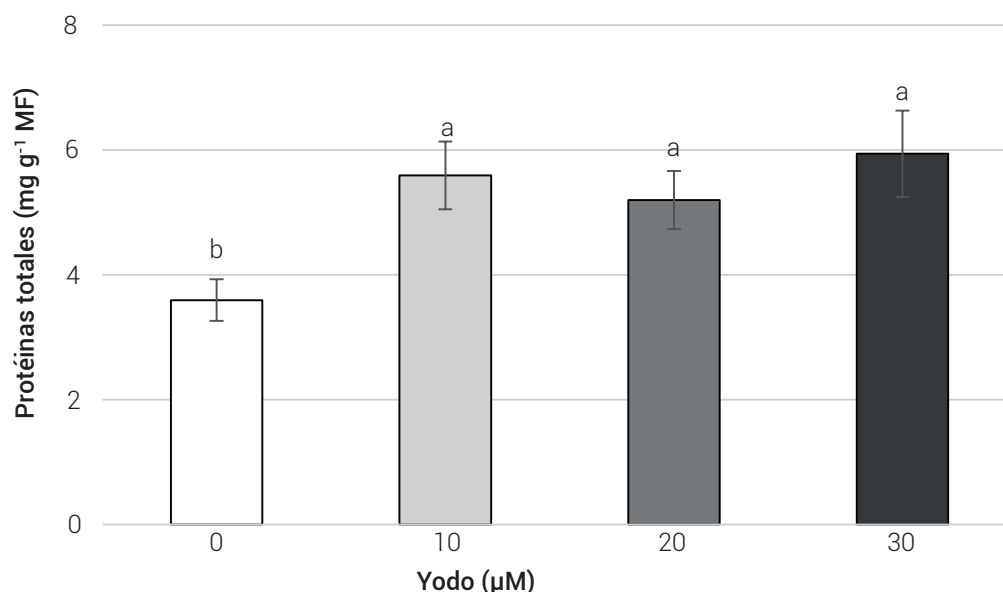


Figura 1. Concentración de proteínas totales en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas tratadas con diferentes concentraciones de yodo en la solución nutritiva. Medias ± DE con letras distintas indican diferencias estadísticas (Tukey, $P \leq 0.05$). MF: materia fresca.

Cuadro 2. Interacción de yodo y glutamina en la concentración de clorofila *a*, clorofila *b*, y carotenoides en lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas.

Yodo (µM)	Glutamina (mM)			
	0	0.5	1	1.5
Clorofila <i>a</i> (mg g ⁻¹ MF)				
0	0.37 ± 0.02 c	0.73 ± 0.09 ab	0.84 ± 0.09 ab	0.54 ± 0.07 bc
10	0.55 ± 0.16 bc	0.79 ± 0.13 ab	0.62 ± 0.03 abc	0.75 ± 0.19 ab
20	0.69 ± 0.18 abc	0.78 ± 0.15 ab	0.60 ± 0.16 abc	0.54 ± 0.13 bc
30	0.65 ± 0.23 abc	0.88 ± 0.14 ab	0.67 ± 0.13 abc	0.91 ± 0.16 a
Clorofila <i>b</i> (mg g ⁻¹ MF)				
0	0.20 ± 0 c	0.41 ± 0.07 ab	0.43 ± 0.07 a	0.25 ± 0.04 bc
10	0.27 ± 0.06 abc	0.38 ± 0.11 abc	0.27 ± 0 abc	0.37 ± 0.12 abc
20	0.30 ± 0.08 abc	0.34 ± 0.07 abc	0.28 ± 0.07 abc	0.26 ± 0.06 abc
30	0.30 ± 0.1 abc	0.38 ± 0.04 abc	0.28 ± 0.06 abc	0.39 ± 0.07 ab
Carotenoides (mg g ⁻¹ MF)				
0	0.08 ± 0.03 b	0.19 ± 0.04 a	0.20 ± 0.04 a	0.13 ± 0.05 ab
10	0.12 ± 0.02 ab	0.19 ± 0.02 a	0.14 ± 0.04 ab	0.17 ± 0.05 a
20	0.15 ± 0.04 ab	0.16 ± 0.01 ab	0.13 ± 0.03 ab	0.12 ± 0.03 ab
30	0.15 ± 0.04 ab	0.20 ± 0.06 a	0.16 ± 0.04 ab	0.21 ± 0.01 a

Medias ± DE con letras diferentes en cada variable respuesta indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Tukey, P ≤ 0.05). MF: materia fresca.

al tratamiento sin I y sin Gln (Cuadro 2). El ensamblaje de complejos estables de captación de luz (LHC) en los cloroplastos de células vegetales requiere la síntesis de clorofila *b*, una reacción que implica la oxigenación del grupo 7-metilo de la clorofila *a* a un grupo formilo, la cual utiliza oxígeno molecular y es catalizada por la enzima clorofilida *a* oxigenasa (CAO) (Eggink *et al.*, 2004). La deficiencia de clorofila *b* provoca vulnerabilidad a la alta intensidad lumínica y al estrés oxidativo, debido a que se altera la organización de las proteínas del tilacoide, lo que a su vez provoca una disrupción en el ensamblaje de los complejos del fotosistema I (PSI), incrementa la fotoinhibición del PSI y reduce la capacidad fotoprotectora (Mao *et al.*, 2025).

En el presente estudio, la ausencia de efecto del I en la concentración de clorofila *b* puede deberse a que este elemento tiene poco efecto sobre la biosíntesis de esta molécula (Kiferle *et al.*, 2021). Por otro lado, la aplicación de aminoácidos puede aumentar la concentración de pigmentos fotosintéticos como

clorofilas (Mohammadipour y Souri, 2019), debido a su posible efecto estimulante sobre la biosíntesis y la inhibición de la degradación de este pigmento (Noroozlo *et al.*, 2019); además, los aminoácidos pueden reducir procesos de oxidación, peroxidación o degradación de los componentes celulares (Souri y Hatamian, 2019). Posiblemente, debido a la restricción de la expansión del área foliar, la glutamina pueda estimular un mayor contenido de clorofila en las hojas (Noroozlo *et al.*, 2019). En sorgo (*Sorghum bicolor*) fertilizado con enmiendas orgánicas ricas en aminoácidos más 100 o 200 kg N ha⁻¹ se observó mayor concentración de clorofila *b* en hojas, lo que se atribuyó a la sobreexpresión de la enzima CAO (Nieves-Silva *et al.*, 2024), esto a su vez estimula la biosíntesis de proteínas de la cadena de transporte de electrones, lo que influye en el aumento de la captación de luz y del rendimiento (Ahmad *et al.*, 2022; Biswal *et al.*, 2012); por lo tanto, los potenciales efectos negativos que pudieron haber ocasionado la alta irradiancia y temperatura registradas durante este estudio podrían haberse prevenido con la aplicación de Gln.

En cuanto a carotenoides, la media del tratamiento testigo ($0.08 \pm 0.03 \text{ mg g}^{-1}$ materia fresca) fue estadísticamente inferior con respecto a las medias observadas en los tratamientos con 0, 10 y 30 μM I + 0.5 mM Gln; 0 μM I + 1.0 mM Gln, así como 10 y 30 μM I + 1.5 mM Gln. El promedio de la concentración de carotenoides observado en estos tratamientos con I + Gln fue 2.42 veces superior al observado en el testigo (Cuadro 2).

Estos resultados coinciden con lo reportado en rábano (*Raphanus sativus* L.) cv. Zlata, ya que al aplicar 0.15 mg KI g^{-1} de semilla, aumentó la síntesis de clorofilas en plántulas (Krzepiřko *et al.*, 2021). El I favorece la acumulación de compuestos bioactivos como los carotenoides y las antocianinas bajo condiciones moderadas de salinidad, lo que contribuye a mejorar la calidad nutricional de los cultivos (Maglione *et al.*, 2022); además, el I contribuye a la formación y mantenimiento de estructuras funcionales encargadas de la fotosíntesis, al incrementar las concentraciones de clorofila *a* y modular directamente la actividad de las enzimas fotosintéticas mediante la yodación de proteínas. Estas proteínas yodadas, detectadas principalmente en vástagos, están asociadas con la maquinaria fotosintética y participan en funciones clave como la estabilización de complejos proteicos y la interacción con moléculas de clorofila. Algunas de estas proteínas forman parte de los complejos captadores de luz, facilitando la unión y correcta orientación de la clorofila,

mientras que otras podrían intervenir en el transporte y ensamblaje dentro de los cloroplastos (Kiferle *et al.*, 2021; Riyazuddin *et al.*, 2023).

Clorofilas totales y relación clorofila *a*/clorofila *b*

El tratamiento con 30 μM I y 1.5 mM Gln ocasionó un aumento de 129.8 % en la concentración de clorofilas totales en comparación con el tratamiento sin I ni Gln. Estos resultados indican un efecto positivo sinérgico entre ambos bioestimulantes en la biosíntesis de pigmentos fotosintéticos (Cuadro 3).

En la interacción de los factores de estudio, el valor más alto de la relación clorofila *a*/clorofila *b* se obtuvo con 30 μM I y 1 mM Gln, lo que representó un incremento de 31.5 % respecto al tratamiento sin I ni Gln. Este patrón sugiere que el suministro conjunto de I y Gln favorece una mayor concentración relativa de clorofila *a*, pigmento directamente involucrado en los centros de reacción del fotosistema II, lo que podría traducirse en una mayor eficiencia fotosintética bajo estas condiciones (Cuadro 3).

En lechuga, la aplicación de KI en dosis de 5 μM no tuvo efectos estadísticamente significativos en la relación clorofila *a*/clorofila *b*, clorofilas totales y carotenoides (Puccinelli *et al.*, 2021). En cacahuete (*Arachis hypogaea* L.), la aplicación de ácido glutámico incrementa significativamente las concentraciones de

Cuadro 3. Interacción de yodo y glutamina en la concentración de clorofilas totales y en la relación clorofila *a*/clorofila *b* en lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas.

Yodo (μM)	Glutamina (mM)			
	0	0.5	1	1.5
Clorofilas totales (mg g^{-1})				
0	$0.57 \pm 0.02 \text{ b}$	$1.14 \pm 0.15 \text{ a}$	$1.25 \pm 0.15 \text{ a}$	$0.79 \pm 0.1 \text{ ab}$
10	$0.82 \pm 0.21 \text{ ab}$	$1.16 \pm 0.25 \text{ a}$	$0.89 \pm 0.03 \text{ ab}$	$1.11 \pm 0.3 \text{ a}$
20	$0.99 \pm 0.26 \text{ ab}$	$1.08 \pm 0.21 \text{ ab}$	$0.88 \pm 0.23 \text{ ab}$	$0.8 \pm 0.2 \text{ ab}$
30	$0.95 \pm 0.33 \text{ ab}$	$1.26 \pm 0.18 \text{ a}$	$0.95 \pm 0.18 \text{ ab}$	$1.31 \pm 0.23 \text{ a}$
Clorofila <i>a</i> /clorofila <i>b</i>				
0	$1.81 \pm 0.12 \text{ c}$	$1.80 \pm 0.2 \text{ c}$	$1.96 \pm 0.1 \text{ bc}$	$2.19 \pm 0.19 \text{ ab}$
10	$2.04 \pm 0.22 \text{ abc}$	$2.14 \pm 0.26 \text{ abc}$	$2.33 \pm 0.07 \text{ ab}$	$2.08 \pm 0.18 \text{ abc}$
20	$2.32 \pm 0.1 \text{ ab}$	$2.28 \pm 0.06 \text{ ab}$	$2.15 \pm 0.08 \text{ abc}$	$2.09 \pm 0.08 \text{ abc}$
30	$2.17 \pm 0.13 \text{ abc}$	$2.31 \pm 0.19 \text{ ab}$	$2.38 \pm 0.07 \text{ a}$	$2.31 \pm 0.09 \text{ ab}$

Medias $\pm$ DE con letras diferentes en cada variable respuesta indican diferencias estadísticas entre tratamientos (Tukey, $P \leq 0.05$).

clorofila *a*, clorofila *b*, la relación de clorofila *a*/clorofila *b*, carotenoides y pigmentos totales respecto al testigo (El-Metwally *et al.*, 2022). La concentración de clorofilas totales representa la suma de clorofilas *a* y *b*, indicando la capacidad fotosintética de la planta. La relación clorofila *a*/clorofila *b* es un índice asociado con el balance de ambos tipos de clorofila; en senescencia, esta relación aumenta por la degradación de la clorofila *b*.

Relación clorofilas totales/carotenoides

La relación clorofilas totales/carotenoides solo fue influenciada por la aplicación foliar de Gln (Figura 2). Cuando no se aplicó Gln (0 mM), se presentó el valor más alto en esta variable, siendo estadísticamente superior al resto de los tratamientos, los cuales no mostraron diferencias significativas entre sí. En comparación con 0 mM Gln, las concentraciones 0.5, 1 y 1.5 mM Gln mostraron reducciones de 8.4, 8.1 y 7.6 %, respectivamente. La relación clorofilas totales/carotenoides es considerada un indicador del estado fisiológico y de la eficiencia fotosintética de las hojas (Casierra-Posada *et al.*, 2012). Una relación elevada de clorofilas/carotenoides sugiere un menor nivel de estrés oxidativo, mientras que un incremento relativo de carotenoides se asocia con mecanismos de fotoprotección y respuesta al estrés ambiental (He *et al.*, 2023). En este sentido, la disminución observada en esta relación con la aplicación de Gln podría atribuirse a un incremento relativo de carotenoides, pigmentos relacionados con procesos de fotoprotección y defensa antioxidante en las plantas de lechuga.

Ácido ascórbico

La combinación de 30 µM I + 0.5 mM Gln produjo la media más alta en cuanto a concentración de ácido ascórbico en hojas de lechuga, la cual fue estadísticamente superior a las medias observadas en los tratamientos en ausencia de yodo combinado con 0 y 0.5 mM Gln, 10 µM I y 0 mM Gln, 20 µM I y 0 Gln, y 30 µM I con 0 y 1.5 mM Gln. Los tratamientos con 10, 20 y 30 µM I incrementaron la concentración foliar de ácido ascórbico en 52.7, 79.7 y 42.1 %, respectivamente, con respecto al tratamiento sin I (Figura 3). En un estudio realizado con diferentes cultivares de lechuga, solo uno de ellos mostró un incremento significativo en la concentración de ácido ascórbico tras la aplicación de I, lo que sugiere que la respuesta en la biosíntesis de este antioxidante podría depender del genotipo (Krzepiłko *et al.*, 2021).

CONCLUSIONES

La aplicación de yodo (I) y glutamina (Gln) en lechuga cultivada en hidroponía modifica la concentración de biomoléculas relacionadas con el metabolismo fotosintético y antioxidante. El yodo incrementó significativamente la concentración de proteínas totales, clorofila *a*, carotenoides, la relación clorofila *a*/clorofila *b* y ácido ascórbico. La glutamina favoreció la concentración de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totales; sin embargo, disminuyó la relación clorofilas totales/carotenoides lo que está asociado con un incremento relativo en la concentración de carotenoides relacionados con mecanismos de fotoprotección y respuesta

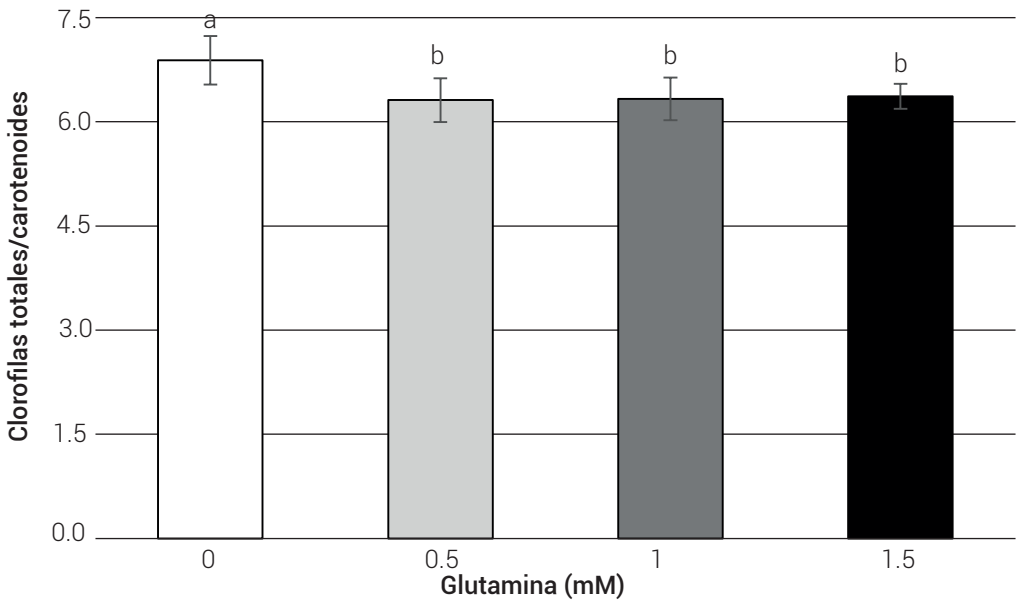


Figura 2. Relación clorofilas totales/carotenoides en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas tratadas con diferentes concentraciones de glutamina vía foliar. Medias ± DE con letras distintas indican diferencias estadísticas (Tukey, P ≤ 0.05).

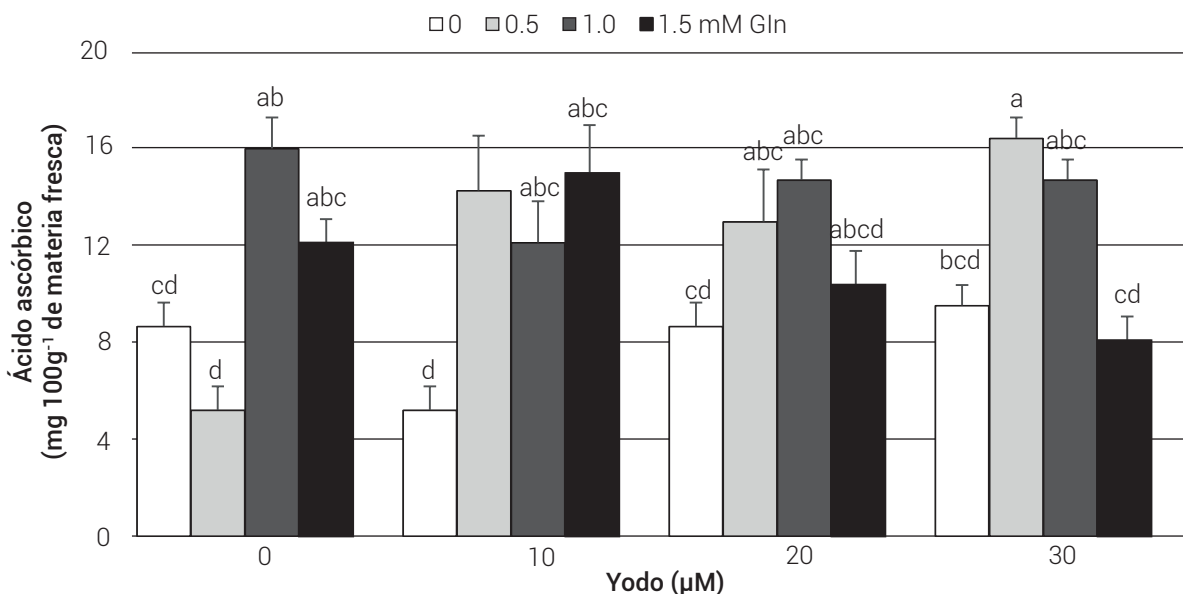


Figura 3. Concentración de ácido ascórbico en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) var. Rhodenas tratadas con diferentes concentraciones de yodo (I) en la solución nutritiva y de glutamina (Gln) vía foliar. Medias $\pm$ DE con letras distintas indican diferencias estadísticas (Tukey, $P \leq 0.05$).

antioxidante. Además, la interacción entre I y Gln influyó significativamente en las concentraciones de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenoides, clorofilas totales y ácido ascórbico, así como en la relación clorofila *a*/clorofila *b* evidenciando respuestas dependientes de la combinación de ambos bioestimulantes. La combinación 30 μ M I + 1.5 mM Gln presentó las mayores concentraciones de clorofila *a*, carotenoides y clorofilas totales, lo que sugiere un efecto aditivo en el metabolismo fotosintético de las plantas de lechuga.

AGRADECIMIENTOS

La Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) otorgó beca de estudios de postgrado a WKLE (CVU 1288485).

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmad I., G. Zhu, G. Zhou, X. Song, M. E. H. Ibrahim and E. G. I. Salih (2022) Effect of N on growth, antioxidant capacity, and chlorophyll content of sorghum. *Agronomy* 12:501, <https://doi.org/10.3390/agronomy12020501>
- Biswal A. K., G. K. Pattanayak, S. S. Pandey, S. Leelavathi, V. S. Reddy, Govindjee and B. C. Tripathy (2012) Light intensity-dependent modulation of chlorophyll *b* biosynthesis and photosynthesis by overexpression of chlorophyllide *a* oxygenase in tobacco. *Plant Physiology* 159:433-449, <https://doi.org/10.1104/pp.112.195859>
- Blasco B., J. J. Rios, R. Leyva, R. Melgarejo, C. Constán-Aguilar, E. Sánchez-Rodríguez, ... and J. M. Ruiz (2011) Photosynthesis and metabolism of sugars from lettuce plants (*Lactuca sativa* L. var. longifolia) subjected to biofortification with iodine. *Plant Growth Regulation* 65:137-143, <https://doi.org/10.1007/s10725-011-9583-0>
- Bradford M. M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72:248-255, [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Bonofiglio D. and S. Catalano (2020) Effects of iodine intake and nutraceuticals in thyroidology: update and prospects. *Nutrients* 12:1491, <https://doi.org/10.3390/nu12051491>
- Casierra-Posada F., O. F. Ávila-León and D. H. Riascos-Ortiz (2012) Cambios diarios del contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de caléndula bajo sol y sombra. *Temas Agrarios* 17:60-71, <https://doi.org/10.21897/rta.v17i1.697>
- Cezar J. V. C., E. G. de Moraes, J. S. Lima, P. A. N. Benevenuto and L. R. G. Guilherme (2024) Iodine-enriched urea reduces volatilization and improves nitrogen uptake in maize plants. *Nitrogen* 5:891-902, <https://doi.org/10.3390/nitrogen5040057>
- Ciriello M., L. Formisano, C. El-Nakhel, A. Zarrelli, M. Giordano, S. De Pascale, ... and Y. Rouphael (2023) Iodine biofortification of four microgreens species and its implications for mineral composition and potential contribution to the recommended dietary intake of iodine. *Scientia Horticulturae* 320:112229, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112229>
- Consentino B. B., L. Vultaggio, N. Iacuzzi, S. La Bella, C. De Pasquale, Y. Rouphael, ... and L. Sabatino (2023) Iodine biofortification and seaweed extract-based biostimulant supply interactively drive the yield, quality, and functional traits in strawberry fruits. *Plants* 12:245, <https://doi.org/10.3390/plants12020245>
- Cortés-Flores C., M. N. Rodríguez-Mendoza, A. Benavides-Mendoza, J. L. García-Cue, M. Tórnoro-Campante y P. Sánchez-García (2016) El yodo aumenta el crecimiento y la concentración de minerales en plántulas de pimiento morrón. *Agrociencia* 50:747-758.
- Dávila R. I. E., L. I. Trejo T., H. Ortega O., A. Juárez M., S. González M., B. Companioni G., ... and A. Benavides M. (2020) Comparison of iodide, iodate, and iodine-chitosan complexes for the biofortification

- of lettuce. *Applied Sciences* 10:2378, <https://doi.org/10.3390/app10072378>
- Di Sario L., P. Boeri, J. T. Matus and G. A. Pizzio (2025) Plant biostimulants to enhance abiotic stress resilience in crops. *International Journal of Molecular Sciences* 26:1129, <https://doi.org/10.3390/ijms26031129>
- du Jardin P. (2015) Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation. *Scientia Horticulturae* 196:3-14, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>
- Dylag A., P. Pawlicki, A. Gałuszka, S. Smoleń and A. Koronowicz (2026) Iodoquinoline-biofortified lettuce as a safe and bioavailable dietary iodine source: *in vivo* study in rats. *Nutrients* 18:36, <https://doi.org/10.3390/nu18010036>
- Eggink L. L., R. LoBrutto, D. C. Brune, J. Brusslan, A. Yamasato, A. Tanaka and J. K. Hooper (2004) Synthesis of chlorophyll *b*: localization of chlorophyllide a oxygenase and discovery of a stable radical in the catalytic subunit. *BMC Plant Biology* 4:5, <https://doi.org/10.1186/1471-2229-4-5>
- El-Metwally I. M., M. S. Sadak and H. S. Saudy (2022) Stimulation effects of glutamic and 5-aminolevulinic acids on photosynthetic pigments, physio-biochemical constituents, antioxidant activity, and yield of peanut. *Gesunde Pflanzen* 74:915-924, <https://doi.org/10.1007/s10343-022-00663-w>
- Han M., M. Xu, S. Wang, L. Wu, S. Sun and T. Su (2022) Effects of exogenous L-glutamine as a sole nitrogen source on physiological characteristics and nitrogen use efficiency of poplar. *Plant Physiology and Biochemistry* 172:1-13, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.12.032>
- He C., J. Sun, Y. Chen, L. Wang, S. Shi, F. Qiu, ... and T. Tagesson (2023) A new vegetation index combination for leaf carotenoid-to-chlorophyll ratio: minimizing the effect of their correlation. *International Journal of Digital Earth* 16:272-288, <https://doi.org/10.1080/17538947.2023.2168772>
- Incrocci L., G. Carmassi, R. Maggini, C. Poli, D. Saidov, C. Tamburini, ... and A. Pardossi (2019) Iodine accumulation and tolerance in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) with green or purple leaves grown in floating system technique. *Frontiers in Plant Science* 10:1494, <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01494>
- Kan C. C., T. Y. Chung, Y. A. Juo and M. H. Hsieh (2015) Glutamine rapidly induces the expression of key transcription factor genes involved in nitrogen and stress responses in rice roots. *BMC Genomics* 16:731, <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1892-7>
- Kiferle C., M. Martinelli, A. M. Salzano, S. Gonzali, S. Beltrami, P. A. Salvadori, ... and P. Perata (2021) Evidences for a nutritional role of iodine in plants. *Frontiers in Plant Science* 12:616868, <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.616868>
- Kirkby E. A. (2023) Introduction, definition, and classification of nutrients. In: Marschner's Mineral Nutrition Plants. Fourth edition. Z. Rengel, I. Cakmak and P. J. White (eds.). Academic Press. London, UK, pp:3-9, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819773-8.00016-2>
- Krzepińko A., R. Prazak, B. Skwaryło-Bednarz and J. Molas (2019) Agronomic biofortification as a means of enriching plant foodstuffs with iodine. *Acta Agrobotica* 72:1766, <https://doi.org/10.5586/aa.1766>
- Krzepińko A., A. Świącilo and I. Zych-Wężyk (2021) The antioxidant properties and biological quality of radish seedlings biofortified with iodine. *Agronomy* 11:2011, <https://doi.org/10.3390/agronomy11102011>
- Lima J. S., O. V. S. Andrade, E. G. de Moraes, G. G. L. Machado, L. C. dos Santos, E. S. de Andrade, ... and L. R. G. Guilherme (2023) KI increases tomato fruit quality and water deficit tolerance by improving antioxidant enzyme activity and amino acid accumulation: a priming effect or relief during stress? *Plants* 12:4023, <https://doi.org/10.3390/plants12234023>
- Maglione, G., E. Vitale, G. Costanzo, F. Polimeno, C. Arena and L. Vitale (2022) Iodine enhances the nutritional value but not the tolerance of lettuce to NaCl. *Horticulturae* 8:662, <https://doi.org/10.3390/horticulturae8070662>
- Mao H. T., X. Pang, T. Li, Y. Qin, Z. W. Zhang, S. Yuan, ... and Y. E. Chen (2025) Chlorophyll *b* is essential for the growth, photoprotection, and photosystem I assembly in wheat. *The Plant Journal* 123:e70442, <https://doi.org/10.1111/tpj.70442>
- Medrano-Macias J., P. Leija-Martínez, S. González-Morales, A. Juárez-Maldonado and A. Benavides-Mendoza (2016) Use of iodine to biofortify and promote growth and stress tolerance in crops. *Frontiers in Plant Science* 7:1146, <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01146>
- Mohammadipour N. and M. K. Souri (2019) Effects of different levels of glycine in the nutrient solution on the growth, nutrient composition, and antioxidant activity of coriander (*Coriandrum sativum* L.). *Acta Agrobotica* 72:1759, <https://doi.org/10.5586/aa.1759>
- Moore S. and W. H. Stein (1954) A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *Journal of Biological Chemistry* 211:907-913, [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)71178-2](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)71178-2)
- Nieves-Silva E., E. Sandoval-Castro, A. Delgado-Alvarado, M. D. Castañeda-Antonio and A. Huerta-De la Peña (2024) Nitrate reductase and glutamine synthetase enzyme activities and chlorophyll in sorghum leaves (*Sorghum bicolor*) in response to organic fertilization. *International Journal of Plant Biology* 15:827-836, <https://doi.org/10.3390/ijpb15030059>
- Noroozi Y. A., M. K. Souri and M. Delshad (2019) Stimulation effects of foliar applied glycine and glutamine amino acids on lettuce growth. *Open Agriculture* 4:164-172, <https://doi.org/10.1515/opag-2019-0016>
- Prado D. T., A. P. V. Quispe, E. G. de Moraes, P. A. N. Benevenute, L. C. dos Santos, J. S. Lima, ... and L. R. G. Guilherme (2026) Iodine as a heat stress mitigator during the flowering phase in maize plants. *Plants* 15:712, <https://doi.org/10.3390/plants15050712>
- Puccinelli M., F. Malorgio, L. Incrocci, I. Rosellini and B. Pezzarossa (2021) Effects of individual and simultaneous selenium and iodine biofortification of baby-leaf lettuce plants grown in two different hydroponic systems. *Horticulturae* 7:590, <https://doi.org/10.3390/horticulturae7120590>
- Rivera-Solís L. L., H. Ortega-Ortiz, A. Benavides-Mendoza, M. L. Flores-López, A. Robledo-Olivo and S. González-Morales (2025) Tomato biostimulation with nanochitosan-iodine complexes: enhancing antioxidant metabolism. *Plants* 14:801, <https://doi.org/10.3390/plants14050801>
- Riyazuddin R., K. Singh, N. Iqbal, N. Nisha, A. Rani, M. Kumar, ... and R. Gupta (2023) Iodine: an emerging biostimulant of growth and stress responses in plants. *Plant and Soil* 486:119-133, <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05750-5>
- Rodríguez-Salinas P. A., F. J. Carballo-Méndez, J. C. Rodríguez-Ortiz, G. Niño-Medina, E. Olivares-Saénz y C. A. Garza-Alonso (2022) Yodo incrementa la concentración de compuestos fenólicos y pigmentos fotosintéticos en tres cultivares de *Ficus carica* L. sometidos a estrés salino. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 13:309-318, <https://doi.org/10.29312/remexca.v13i28.3285>
- Rosa R., J. Franczuk, A. Zaniewicz-Bajkowska, K. Remiszewski and I. Dydiv (2022) Effect of L-glycine on the growth and selected nutritional elements of butterhead lettuce. *Journal of Ecological Engineering* 23:20-28, <https://doi.org/10.12911/22998993/149861>
- Santos D. A., K. P. Lima, P. H. Março and P. Valderrama (2016) Vitamin C determination by ultraviolet spectroscopy and multiproduct calibration. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 27:1912-1917, <https://doi.org/10.5935/0103-5053.20160071>
- Sarkar A., S. V. Pawar, K. Chopra and M. Jain (2024) Gamut of glycolytic enzymes in vascular smooth muscle cell proliferation: implications for vascular proliferative diseases. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Basis of Disease* 1870:167021, <https://doi.org/10.1016/j.bbdis.2024.167021>
- Singhal R. K., S. Fahad, P. Kumar, P. Choyal, T. Javed, D. Jinger, ... and T. Nawaz (2023) Beneficial elements: new players in improving nutrient use efficiency and abiotic stress tolerance. *Plant Growth Regulation* 100:237-265, <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00843-8>
- Smoleń S. and W. Sady (2012) Influence of iodine form and application method on the effectiveness of iodine biofortification, nitrogen metabolism as well as the content of mineral nutrients and heavy metals in spinach plants (*Spinacia oleracea* L.).

- Scientia Horticulturae* 143:176-183, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.006>
- Smoleń S., I. Kowalska, M. Czernicka, M. Halka, K. Kęska and W. Sady (2016) Iodine and selenium biofortification with additional application of salicylic acid affects yield, selected molecular parameters and chemical composition of lettuce plants (*Lactuca sativa* L. var. *capitata*). *Frontiers in Plant Science* 7:1553, <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01553>
- Souri M. K. and M. Hatamian (2019) Aminocheleates in plant nutrition: a review. *Journal of Plant Nutrition* 42:67-78, <https://doi.org/10.1080/01904167.2018.1549671>
- Steiner A. A. (1984) The universal nutrient solution. In: 6th International Congress on Soilless Culture. Wageningen, The Netherlands. pp:633-650.
- Sumanta N., C. I. Haque, J. Nishika and R. Suprakash (2014) Spectrophotometric analysis of chlorophylls and carotenoids from commonly grown fern species by using various extracting solvents. *Research Journal of Chemical Sciences* 4:63-69.
- Svietlova N., L. Zhyr, M. Reichelt, V. Grabe and A. Mithöfer (2024) Glutamine as sole nitrogen source prevents induction of nitrate transporter gene *NRT2.4* and affects amino acid metabolism in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* 15:1369543, <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1369543>
- Toromade A. S., D. A. Soyombo, E. Kupa and T. I. Ijomah (2024) Reviewing the impact of climate change on global food security: challenges and solutions. *International Journal of Applied Research in Social Sciences* 6:1403-1416, <https://doi.org/10.51594/ijarss.v6i7.1300>
- Trejo-Téllez L. I. and F. C. Gómez-Merino (2023) Beneficial elements: novel players in plant biology for innovative crop production. *Frontiers in Plant Science* 14:1303462, <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1303462>
- Zhang L., Z. Wang, T. Huang, J. Peng, C. Sun, Q. Qin, ... and X. Yang (2025) Exogenous application of glycine/nitrate fertilizer at an appropriate ratio enhances lettuce nutritional quality. *Scientia Horticulturae* 350:114365, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2025.114365>
- Zulfiqar F., A. Moosa, N. F. Bermejo and S. Munné-Bosch (2025) Biostimulants: a sufficiently effective tool for sustainable agriculture in the era of climatic change? *Plant Physiology and Biochemistry* 229:110632, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108699>

