



**CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA DE GERMOPLASMA DE ARROZ (*Oryza sativa* L)
POR SU RESPUESTA BAJO CONDICIONES INDUCIDAS DE SUBEMERGENCIA**

KARLA MINDREY SÁNCHEZ LOZANO

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA
PROGRAMA DE BIOLOGIA
VILLAVICENCIO, COLOMBIA
2022**

**CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA DE GERMOPLASMA DE ARROZ (*Oryza sativa* L)
POR SU RESPUESTA BAJO CONDICIONES INDUCIDAS DE SUBEMERGENCIA**

KARLA MINDREY SÁNCHEZ LOZANO

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Bióloga

Director: Jorge Pachón García

M.Sc., Biólogo

Codirector: Eliud García Baquero

M.Sc., Ingeniero Agrónomo

Codirector: Deicy Villalba Rey

Ph.D., M.Sc., Esp., Lic. Matemáticas

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA
PROGRAMA DE BIOLOGIA
VILLAVICENCIO, COLOMBIA
2022**

AGRADECIMIENTOS

A Dios en primer lugar por permitirme culminar mi carrera y por haberme guiado a lo largo de mi vida.

A la Federación Nacional de Arroceros FEDEARROZ-FNA, al centro Experimental Santa Rosa y todo el equipo de trabajo, por la guía y apoyo brindados en la realización del proyecto.

A mis tutores M.Sc. Jorge Pachón, M.Sc. Eliud García y PhD. Deicy Villalba, por la orientación y colaboración durante el desarrollo de este trabajo.

A los jurados M.Sc. Julián Cárdenas y M.Sc. José Ospina, por sus valiosos aportes y sugerencias durante el proyecto.

A la Universidad de los Llanos, a los profesores del programa de biología por contribuir a mi formación profesional y personal a lo largo de estos años.

A mis amigos y compañeros Daniel, Angie, Ana, Brayan, Yulisa, Manuel y Rubén por su apoyo y motivación constante sin las cuales la realización de este proyecto no hubiera sido posible.

TABLA DE CONTENIDO

1. CAPÍTULO 1. Informe final	7
2. RESUMEN.....	7
3. LISTA FIGURAS.....	8
4. LISTA TABLAS	10
5. LISTA SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS	11
6. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	12
7. HIPÓTESIS	14
8. OBJETIVOS	15
8.1. Objetivo general.....	15
8.2. Objetivos específicos	15
9. JUSTIFICACIÓN.....	16
10. MARCO DE REFERENCIA, TEÓRICO O CONCEPTUAL.....	17
10.1. Generalidades del arroz.....	17
10.2. La subemergencia en el arroz.....	19
10.2.1. Efecto de las inundaciones en el desarrollo de la planta de arroz	21
10.2.2. Tolerancia durante la germinación anaerobia (AG)	23
10.2.3. Tolerancia a la subemergencia durante la etapa vegetativa.....	25
11. METODOLOGÍA.....	28
11.1. Área de estudio.....	28
11.2. Caracterización fenotípica de los genotipos de arroz.....	28
11.2.1. Selección de los materiales.....	28
11.2.2. Detección de la tolerancia a la germinación Anaerobia (AG).....	28
11.2.3. Detección de la tolerancia a la subemergencia en el desarrollo vegetativo V4....	31
11.3. Análisis Estadístico.....	35
12. RESULTADOS	36
12.1. Comportamiento de los genotipos durante la germinación anaerobia	36
12.1.2. Supervivencia de los genotipos.....	38
12.1.3. Altura de la plántula	43
12.2. Comportamiento de los genotipos durante su desarrollo temprano vegetativo.....	44
12.2.1. Supervivencia de los genotipos e Índice de crecimiento relativo (RGI)	46
12.2.2. Efecto de la subemergencia en el crecimiento de la planta.....	50

12.2.3. Análisis de clúster por K- Medias y Jerárquico	57
13. DISCUSIÓN.....	59
13.1. Tolerancia a la germinación anaerobia.....	59
13.2. Tolerancia a la subemergencia en desarrollo temprano vegetativo.	61
14. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	64
14.1. Conclusiones	64
14.2. Recomendaciones	65
15. BIBLIOGRAFÍA.....	66
16. ANEXOS.....	79

1. CAPÍTULO 1. Informe final

2. RESUMEN

Las inundaciones prolongadas junto con las variaciones climáticas y el deficiente drenaje de los suelos, generan condiciones de subemergencia que producen bajos porcentajes de germinación y un mal establecimiento de plantas en los cultivos de arroz. Por tal motivo y teniendo en cuenta que las variedades comerciales en Colombia no cuentan con tolerancia a inundaciones, se propuso determinar la respuesta a subemergencia en un panel de 120 genotipos pertenecientes a la colección de parentales del programa nacional de mejoramiento de arroz, en estados iniciales de desarrollo fenológico, mediante la evaluación de rasgos fenotípicos asociados con la tolerancia. Los genotipos mostraron diferencias significativas de supervivencia durante la germinación y el desarrollo vegetativo temprano en respuesta al estrés por inundación. Se identificaron tres genotipos (F-83, F-24, F-313) con tolerancia intermedia a la germinación anaerobia con porcentajes de supervivencia que variaron entre el 75,7% y el 76,7%. Adicional a esto, se identificó un genotipo (F-377) con tolerancia intermedia a la subemergencia durante el desarrollo vegetativo V4, el cual mostró un crecimiento limitado de brotes bajo el agua y una mejor recuperación en comparación a los genotipos susceptibles. Los genotipos identificados pueden considerarse fuentes promisorias de tolerancia a la inundación durante los estados iniciales del desarrollo fenológico para los programas de mejoramiento genético.

Palabras clave: *inundación, germinación, tolerancia a la subemergencia, desarrollo fenológico, genotipos tolerantes*

3. LISTA FIGURAS

Figura 1. Estrategia de escape con bajo nivel de O ₂ (LOES, siglas en ingles) y estrategia de quiescencia con bajo nivel O ₂ (LOQS) en la germinación del arroz en condiciones de sumergimiento (Ma et al.,2020).	24
Figura 2. Las plantas tienen dos mecanismos para sobrevivir al estrés por inundación: Quiescencia y escape (Peña-Castro, 2014).	26
Figura 3. Genotipos de arroz expuestos al estrés por subemergencia durante la germinación. a) Siembra de materiales en bandejas de semillero (2 semillas por alvéolos), b) Ensayo sumergido: materiales sometidos bajo una columna de agua 10 cm por 21 días, c) Materiales que lograron sobrepasar la superficie del agua durante los 21 días y d) Ensayo control: plántulas de 21 días de edad.	30
Figura 4. Establecimiento del ensayo para el desarrollo temprano vegetativo. a y b) plantas de 14 días sometidas a inundación completa (50 cm).	32
Figura 5. Comportamiento de los genotipos de arroz bajo inundación completa. a) genotipos que sobrepasan la superficie del agua a los 14 días de subemergencia, b) genotipos en periodo de recuperación y c) después de los 7 días de recuperación.	33
37	
Figura 6. a) Emergencia de plántulas sobre la superficie del agua a los 12 días de subemergencia	37
Figura 7. Fenotipo de la línea F-24 bajo condiciones de subemergencia y de control. a) plántulas cultivadas durante 21 días en condiciones controladas y b) plántulas que lograron sobrepasar la superficie del agua a los 21 días de estrés.	37
Figura 8. Genotipos de arroz con mejores porcentajes de supervivencia para la tolerancia a la germinación anaerobia durante la primera evaluación. La supervivencia se clasificó si el brote emergía sobre la superficie del agua durante un periodo de tiempo de 21 días ..	39
Figura 9. Diagrama de cajas y bigotes entre el porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos de arroz bajo condiciones control y estrés por subemergencia (Germinación anaerobia). Genotipos expuestos al estrés por subemergencia con menores valores de supervivencia respecto al control.	40
Figura 10. Interacción entre los factores genotipo y subemergencia para la supervivencia del genotipo.	41
Figura 11. Dispersión de la altura variable entre los genotipos de arroz bajo condiciones de control y estrés por subemergencia.	43

Figura 12. a y b) Efecto de la subemergencia en el desarrollo temprano vegetativo de los genotipos F-100 y F-377. c y d) Genotipo F-100 y F-377 después de los 7 días de recuperación.	45
Figura 13. Supervivencia de los genotipos durante la segunda evaluación en la etapa de desarrollo temprano vegetativo. La supervivencia de cada genotipo se evaluó después de los 14 días de subemergencia completa seguido de los 7 días de recuperación.	47
Figura 14. Diferencias en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia en comparación con el control. Genotipos F-100 al F-98	52
52	
Figura 15. Diferencia en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación durante la segunda evaluación. Genotipos del F-16 al F-95.	52
Figura 16. Diferencia en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación durante la segunda evaluación. Genotipos del F-100 al F-98.	53
Figura 17. Índice de elongación de los genotipos F-16 al F-90 bajo condiciones de subemergencia y control.	53
54	
Figura 18. Índice de elongación de los genotipos F-91 al F-471.	54
Figura 19. Matriz de correlación entre la supervivencia y los parámetros de elongación.	56
Figura 20. Análisis <i>K-means clustering</i> en los genotipos. La gráfica de coordenadas paralelas representa las medias de los grupos para cada variable	58
Figura 21. Dendrograma jerárquico aglomerativo con similitud de distancia euclídea y por el método <i>Complete linkage</i>	58

4. LISTA TABLAS

Tabla 1. Sistema de evaluación estándar del arroz para la supervivencia de IRRI.	31
Tabla 2. Análisis de varianza de dos factores con interacción (ANOVA, Two-way) para la variable porcentaje de supervivencia con un $p < 0.05$	40
Tabla 3. Porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos bajo condiciones control y subemergencia. Genotipos clasificados según su grado de tolerancia a la germinación anaerobia, respecto al control. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de diferencia mínima significativa (LSD, $p < 0.05$)	42
Tabla 4. Porcentaje de supervivencia e Índice de crecimiento relativo (RGI) de los 47 genotipos bajo condiciones de subemergencia. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$).....	48
Tabla 6. Correlación entre la supervivencia, Índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE), elongación relativa de la planta (RSE) y índice de crecimiento relativo (RGI) en condiciones de subemergencia.	56

5. LISTA SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS

AG: Anaerobic germination (Germinación anaerobia)

V4: Estado Vegetativo, aparición de la cuarta hoja verdadera

QTL: Locus de rasgos cuantitativos

GA: Ácido giberélico o giberelinas

SUB1: Locus Submergence-1

SKS: Locus SKORNEL

ERF: Ethylene Response Factor

MACB: métodos de retrocruzamiento asistido por marcadores

LOES: Low O₂ escape strategy

LOQS: low O₂ quiescence strategy

ROL: Pérdida radial de oxígeno

SUB1A: Gen Submergence-1A

SUB1B: Gen Submergence-1B

SUB1C: Gen Submergence-1C

GWAS: Genome-wide association study

TGP: Fosfatasa alcalina bilirrubinas

PIB: Producto interno bruto

6. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Durante los últimos años el rendimiento de los cultivos de arroz se ha visto afectado por eventos de inundación, como consecuencia del aumento de lluvias, variaciones climáticas y el mal drenaje en los suelos (Sairam *et al.*, 2008; Miro y Ismail, 2013; Septiningsih *et al.*, 2013a; Ismail, 2018; Emerick y Ronald, 2019). Se estima que cerca de 22 millones de hectáreas de arroz a nivel mundial son afectadas por eventos de inundación, situación que ha perjudicado el sustento de más de 100 millones de personas (IRRI, 2006; Singh *et al.*, 2016). El arroz al ser una planta semiacuática con capacidad de sobrevivir en suelos anegados y sumergidos (Colmer y Voesenek., 2009; Ismail, 2018) no suele adaptarse bien durante sus estados iniciales de desarrollo bajo completa inundación (Jackson, 1999; Nishiuchi *et al.*, 2012; Azarin *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2017) debido a la poca disponibilidad de oxígeno y luz bajo el agua.

Los Llanos Orientales colombianos conforman una región que presenta un clima con distribución unimodal-bioestacional (Rangel *et al.*, 1995; IDEAM, 2005), con precipitaciones anuales alrededor de los 3000 mm (FEDEARROZ, 2011). La temporada de lluvias con mayor incidencia es durante los meses de abril a octubre, durante esta época los productores efectúan el 90% de las siembras de arroz de manera directa en casi la totalidad del área, buscando la mejor oferta hídrica para el cultivo. Lo anterior dificulta el adecuado establecimiento del cultivo, ya que las inundaciones prolongadas, sumadas a las variaciones climáticas y el difícil drenaje de los campos durante los estados iniciales del cultivo, causan pérdidas significativas de semillas en proceso de germinación o incluso de plántulas (DANE-FEDEARROZ, 2020), situación que expone a los agricultores al riesgo de perder parcial o totalmente sus cultivos.

Entre los años 2013-2019, cerca del 19% de la afectación de los cultivos de arroz a nivel nacional fue a raíz del aumento de lluvias e inundaciones, de las cuales la

región de los Llanos fue la que presentó mayor incidencia a este evento (FINAGRO, 2020). La mayor afectación fue reportada para el año 2016 con 2921 hectáreas de arroz perdidas (FEDEARROZ, Fondo Nacional del Arroz, 2017). De la misma manera, para el año 2020 fueron reportadas 1009 Ha y reciéneme, para el año 2021 se reportaron 6857 ha de arroz (FEDEARROZ, 2021), de las cuales, 4666 Ha se perdieron en la zona bajo del Cauca y 1446 Ha en la zona arrocería de los Llanos Orientales.

Hasta la fecha, no se han reportado estudios sobre la búsqueda y mejoramiento de genotipos de arroz tolerantes a las condiciones de subemergencia en Colombia. Por tal motivo, teniendo en cuenta que el cultivo de arroz en la región de los Llanos Orientales se establece con mayor incidencia bajo el sistema secano durante los meses de mayor precipitación, surge la necesidad de llevar a cabo investigaciones de pre mejoramiento que permitan la identificación de genotipos tolerantes a la subemergencia en estadios iniciales del cultivo, para lo cual, se plantean las siguientes preguntas: ¿Cuál es la respuesta de los genotipos de arroz bajo condiciones inducidas de subemergencia en estados iniciales del desarrollo fenológico?, ¿Existe tolerancia a la subemergencia en los genotipos presentes en el banco de germoplasma de FEDEARROZ? y si la hay, ¿Cuáles son los genotipos tolerantes?

7. HIPÓTESIS

Ho: No existen diferencias entre los genotipos evaluados según su respuesta al estrés inducido de subemergencia en las etapas iniciales de desarrollo fenológico.

Ha: Existen diferencias entre los genotipos evaluados según su respuesta al estrés inducido de subemergencia en las etapas iniciales de desarrollo fenológico.

8. OBJETIVOS

8.1. Objetivo general

Determinar la respuesta de los genotipos de arroz bajo condiciones inducidas de subemergencia en estados iniciales de desarrollo fenológico, procedentes de la colección de germoplasma del programa nacional de FEDEARROZ - FNA

8.2. Objetivos específicos

- Evaluar la supervivencia de los genotipos bajo condiciones simuladas de subemergencia en estado de germinación.
- Evaluar la supervivencia de los genotipos bajo condiciones simuladas de subemergencia en estado de desarrollo vegetativo V4.
- Clasificar los genotipos de arroz por su respuesta al estrés por subemergencia mediante descriptores cuantitativos.

9. JUSTIFICACIÓN

El arroz es uno de los cultivos cereales con mayor importancia para la humanidad, que provee seguridad alimentaria y de sustento a la población mundial (Degiovanni *et al.*, 2012). En Colombia es el tercer producto con mayor importancia económica y social después de los cultivos del café y maíz (Duque *et al.*, 2018), representando el 5% del PIB agropecuario en el país (Gonzales, 2020). A pesar de que el 45% de la producción anual de arroz es proveniente de la región de los Llanos Orientales colombianos (Becerra *et al.*, 2019); esta ha venido siendo afectada en los últimos años por inundaciones y variaciones climáticas que inciden en el adecuado establecimiento del cultivo. Este hecho genera sobrecostos a los productores, lo cual ha percutido directamente en la producción y la competitividad del cultivo. Por tal motivo, la distribución de la precipitación y el aumento de la variabilidad climática son factores de inmensa influencia sobre el comportamiento del sector arrocero.

Ante la situación climática planteada para la región de la Orinoquia y dado que en la actualidad el sector arrocero no cuenta con variedades comerciales tolerantes a la subemergencia, es pertinente abordar estudios de caracterización y evaluación de germoplasma mediante metodologías que permitan identificar y comprender los mecanismos que gobiernan la tolerancia a la subemergencia en el arroz. Lo anterior será un apoyo a los procesos de fitomejoramiento por vía convencional o mediante aplicaciones biotecnológicas, con el fin de obtener a futuro variedades tolerantes a la subemergencia y adaptadas a las condiciones agroclimáticas de los Llanos Orientales colombianos.

El desarrollo de germoplasma tolerante a la subemergencia permitirá en el futuro obtener variedades con esta nueva característica. La posterior adopción de los cultivos desarrollados por parte de los agricultores, ayudara a reducir los costos de producción y a mejorar el rendimiento del cultivo, aumentado la productividad y rentabilidad del cultivo, aspectos que, sin duda, contribuirán en la sostenibilidad del cultivo. Asimismo, el mejoramiento en arroz bajo estas condiciones será cada vez

más importante para mitigar los eventos de inundación que amenazan la seguridad alimentaria en el mundo. Los resultados de este trabajo ofrecerán un nuevo aporte al conocimiento y al inicio de nuevas investigaciones para la región de la Orinoquia Colombiana y del país. La presente investigación se realizará mediante el uso de parámetros morfológicos utilizados en estados iniciales de desarrollo fenológico. Se evaluarán caracteres cualitativos y cuantitativos y, a partir de los análisis morfológicos, se determinará el comportamiento de los genotipos bajo el estrés por subemergencia.

10. MARCO DE REFERENCIA, TEÓRICO O CONCEPTUAL

10.1. Generalidades del arroz

El arroz pertenece al género *Oryza* y consta de 24 especies esparcidas en todo el

mundo (Grass Phylogeny Working Group, 2001; Menguer *et al.*, 2017), de las cuales dos son cultivables: *Oryza glaberrima* cultivada en el occidente de África y, *Oryza sativa* cultivada en todo mundo debido a su alta variabilidad genética y adaptación a diferentes condiciones ambientales (Degiovanni *et al.*, 2010; Pradhan, 2015; Pathaichindachote *et al.*, 2018).

El arroz es el alimento básico de más de 3.500 millones de personas en el mundo (Semal *et al.*, 2018). Aporta el 20% de la canasta alimentaria a nivel mundial (FAO, 2004) y cerca del 80% de su producción es proveniente de países asiáticos (Gonzales, 2020). Colombia aporta el 0,3% de su producción en el mundo, ocupando el puesto 25 de países productores y el 34 en productividad. A nivel nacional es el tercer producto con mayor importancia socio-económica, con una producción promedio de 3,15 millones de toneladas en el año (FINAGRO, 2020). Las zonas de mayor importancia para el país, han sido la Zona de los Llanos y Zona centro, con aportes de 47% y 34%, respectivamente. De acuerdo con las estimaciones anuales para el año 2021 (FINAGRO, 2020), se sembraron aproximadamente 570.802 hectáreas de arroz mecanizado (DANE-FEDEARROZ, 2021), de las cuales la región de los Llanos Orientales obtuvo una participación de 45,3% de la superficie total de arroz sembrada en el país

El desarrollo del cultivo de arroz se expone a diferentes tipos de estrés biótico y abiótico, los cuales asociados con la alta variabilidad climática afectan negativamente la supervivencia y el rendimiento en el cultivo (Anami *et al.*, 2020). Los principales factores responsables de la brecha de rendimiento en las especies cultivadas se pueden clasificar como: (i) factores bióticos, como patógenos (hongos, bacterias, virus, nematodos), insectos y herbívoros y (ii) factores abióticos, como temperatura alta o baja, el agua deficiente o excesiva, desequilibrio de nutrientes/sal y radiación ultravioleta. Entre estos, se ha reportado el estrés abiótico (sequía, inundación y salinidad) como el mayor responsable de la pérdida de cultivos a gran escala cada año y, junto con el cambio climático pronosticado, se espera que las pérdidas aumenten. Se estima que alrededor del 70% de las pérdidas en el

rendimiento del arroz se deben a la aparición de estreses abióticos en diferentes etapas de crecimiento y desarrollo del cultivo (Sandhu *et al.*, 2020). Entre estos, la inundación es considerada una limitante para la productividad de los cultivos cereales en todo el mundo (trigo, arroz, y maíz) (Singh *et al.*, 2017). Por lo tanto, este trabajo ha pretendido evaluar germoplasma de arroz bajo el estrés por inundación en etapas iniciales desarrollo fenológico.

10.2. La subemergencia en el arroz

El aumento de agua provocado por lluvias directas, variaciones climáticas y mal drenaje de los suelos, desencadenan limitaciones biofísicas (temperatura, oxígeno, disponibilidad de luz, etc.) que afectan de manera directa el establecimiento y supervivencia de las plantas de arroz (Sarkar *et al.*, 2014). Estos factores crean condiciones de subemergencia que resultan siendo un obstáculo para los procesos fisiológicos básicos de las plantas, como lo son, la respiración, la absorción de nutrientes y la fotosíntesis (Raha, 2009). Aunque la planta de arroz se adapta bien a las condiciones acuáticas debido a su sistema de aerénquima y película de gas en sus hojas y raíces, no suele adaptarse bien en inundaciones repentinas o prolongadas bajo completa inundación (Jackson, 1999; Colmer y Pedersen, 2008).

Las variaciones en el agua de inundación inducen diferentes respuestas de supervivencia y adaptación en cultivos de arroz (Setter *et al.*, 1998). El grado de daño en las plantas sumergidas depende en gran medida de las características del agua, la temperatura, pH, difusión de gases y la intensidad lumínica (Das *et al.*, 2009). La incidencia de inundaciones con agua clara por lo general causa un menor grado de daño que las inundaciones que contienen algún tipo de sedimento (arena, limo y arcilla) (Das *et al.*, 2009). La sedimentación en el agua limita la disponibilidad de luz solar en las plantas y como consecuencia, generan una reducción en la fotosíntesis y la respiración (Das *et al.*, 2009). Una baja tasa fotosintética induce a la clorosis y senescencia de las hojas, afectando directamente la supervivencia de la planta bajo condiciones de inundación. Adicionalmente, se ha reportado que las aguas con sedimentos también afectan el establecimiento de las semillas durante

la germinación y en etapas iniciales de desarrollo fenológico (Pucciariello *et al.*, 2014).

Existen tres patrones de inundación o estrés que afectan la supervivencia y crecimiento del cultivo de arroz: (1) Inundaciones cortas o repentinas, donde el aumento en el nivel de agua causa sumersión parcial o completa por hasta 3 semanas en el cultivo que suelen presentarse en mayor medida durante el crecimiento vegetativo (Septiningsih y Mackill, 2018; Pradhan, 2015). Catling (1992) definió la tolerancia a este tipo de inundación, como la capacidad de la planta para sobrevivir de 10 a 14 días en inundación completa y continuar su crecimiento después de que la inundación retroceda. (2) Inundaciones prolongadas, las cuales se generan en áreas de sistemas de medias a profundas donde el nivel de agua es generalmente 50 cm - 1 m y (3) Inundación en la germinación anaeróbica (AG), las condiciones hipóxicas conducen a una germinación deficiente de la semilla, muerte de las plántulas y mal establecimiento del cultivo (Singh *et al.*, 2017). Teniendo en cuenta los tipos de inundación que afectan de manera directa el cultivo de arroz, además de las condiciones climáticas, estructura del suelo y sistema de siembra. Los patrones que suelen presentarse con mayor frecuencia en el país y especialmente en la región de los Llanos Orientales, son los de inundación repentina e inundación durante la germinación (FEDEARROZ, 2011).

En países del sur de Asia y subtrópicos de África característicos por ser zonas propensas a las inundaciones, han tenido que combatir durante décadas esta problemática en los cultivos de arroz (FAO-RAP 2001; Singh *et al.*, 2014). A través de estudios fisiológicos y moleculares (Fukao *et al.*, 2006; Colmer *et al.*, 2014), descubrieron los mecanismos de respuesta asociados con la tolerancia a la subemergencia en variedades de arroz tradicionales bajo inundaciones repentinas (Colmer y Voesenek, 2009; Ismail, 2009; Ella *et al.*, 2011). La identificación del locus de rasgo cuantitativo (QTL) SUB1 en el cromosoma 9. Los genes SUB1A y SKS (SNORKEL1, SNORKEL 2) han permitido establecer que estos están involucrados en los mecanismos de escape o quiescencia bajo hipoxia (Xu *et al.*,

2006; Nagai *et al.*, 2009, Septiningsih *et al.*, 2013a). De igual manera, a través de métodos de retrocruzamiento asistido por marcadores (MABC), han logrado desarrollar variedades modernas de arroz tolerantes a las condiciones de subemergencia por introgresión del gen SUB1A-1 (Septiningsih *et al.*, 2009; Azarin *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2017), las cuales han adquirido estrategias de adaptación de supervivencia sin perjudicar su productividad y calidad nutricional. De manera que, el uso eficiente de tecnologías nuevas y convencionales para el mejoramiento de arroz ayudará a enfrentar los desafíos que afectan su producción.

10.2.1. Efecto de las inundaciones en el desarrollo de la planta de arroz

Las plantas de arroz presentan respuestas morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y moleculares bajo estrés por inundación, las cuales varían de acuerdo a la genética y adaptación de cada genotipo en determinado ambiente (Mackill *et al.*, 2012; Colmer *et al.*, 2014; Sarkar *et al.*, 2014; Kuroha y Ashikari, 2020). Las inundaciones repentinas afectan la formación de nuevas hojas, reducen el área foliar y promueven la senescencia (Septiningsih *et al.*, 2013a). Estudios anteriores han revelado que en variedades susceptibles a la subemergencia el peso seco de la hoja se reduce al 70%, diferente de variedades tolerantes donde la reducción ha sido del 40% (Singh *et al.*, 2014; Afrin *et al.*, 2018). Por lo tanto, parece ser que existe una correlación negativa entre el alargamiento de brotes y la supervivencia de la planta de arroz bajo subemergencia.

El crecimiento restringido de brotes y la retención de clorofila en las hojas durante la subemergencia es indicativo de genotipos tolerantes a inundación repentina, como lo señalaron Ismail *et al.*, (2009) y Sarkar y Battarcharjee., (2011). Se ha reportado que los genotipos susceptibles gastan la mayor parte de sus reservas energéticas para alargar sus hojas y obtener oxígeno en la superficie de agua (Nishiuchi *et al.*, 2012). Sin embargo, cuando el agua retrocede los genotipos de arroz no tienen la capacidad de recuperarse y eventualmente mueren (Singh *et al.*, 2014). Por el contrario, los genotipos tolerantes adoptan una estrategia de

alargamiento limitado de brotes, que les permite mantener suficientes reservas de carbohidratos para la supervivencia y recuperación una vez que el agua de inundación retrocede.

A diferencia de otros cultivos, la planta de arroz ha desarrollado mecanismos anatómicos para sobrevivir y adaptarse a entornos de inundación (Nishiuchi *et al.*, 2012). El desarrollo del sistema de aerénquima mejora el suministro de oxígeno en brotes y raíces sumergidas (Colmer y Voesenek, 2009). Igualmente, la formación de la película de gas en las hojas facilita la aireación interna y la retención de oxígeno para la fotosíntesis (Panda *et al.*, 2021). No obstante, esta capacidad de retención de oxígeno se pierde con el aumento de días de inundación, dando como resultado una baja fotosíntesis y un menor desarrollo de la planta (Kurokawa *et al.*, 2018). A pesar de eso, diferentes estudios han afirmado el desarrollo de la película de gas en el arroz como un rasgo que confiere tolerancia a las inundaciones (Perdesesen *et al.*, 2009; Kurokawa *et al.*, 2018; Panda *et al.*, 2019).

El desarrollo de la barrera de pérdida radial de oxígeno (ROL) mejora la aireación interna de las raíces (Nishiuchi *et al.*, 2012; Yamauchi *et al.*, 2018), evita la pérdida de oxígeno, impide el movimiento de sustancias y gases tóxicos en suelos anóxicos. De igual manera, la formación de raíces adventicias en los nodos del tallo en respuesta a la subemergencia parcial o completa, favorece el transporte de gas y nutrientes en la planta cuando las raíces del suelo dejan de ser funcionales (Steffens *et al.*, 2012). Estudios recientes han encontrado un menor crecimiento de raíces en los genotipos arroz sometidos a entornos de subemergencia respecto al control (Bui *et al.*, 2019), pero se ha evidenciado que en genotipos tolerantes el crecimiento y la actividad de las raíces es mayor respecto a los que son susceptibles a inundación.

Como se describió anteriormente, el arroz tiene mecanismos de adaptación específicos para el crecimiento en condiciones de exceso de agua. No obstante, estas estrategias no son efectivas en condiciones de subemergencia completa que eventualmente conducen a muerte por hipoxia (Kurokawa *et al.*, 2018). Las inundaciones repentinas pueden causar inundación completa en la planta de arroz,

las cuales ocurren con mayor incidencia durante las etapas de germinación a vegetativa temprana (Singh *et al.*, 2014). La mayoría de variedades modernas de arroz mueren después de que el agua retrocede, a causa del gasto energético para alargar sus tejidos vegetales y obtener oxígeno de la superficie (Septiningsih y Mackill, 2018).

10.2.2. Tolerancia durante la germinación anaerobia (AG)

La tolerancia a las inundaciones durante la germinación y crecimiento temprano de plántulas, es uno de los rasgos más importantes para asegurar el buen establecimiento de plántulas de arroz en siembra directa (Ismail *et al.*, 2009). Se han realizado diferentes estudios para comprender el mecanismo que confiere tolerancia a la germinación anaerobia en variedades tolerantes, sin embargo, hasta el momento no se han desarrollado variedades tolerantes. El primer hallazgo se logró con la identificación de semillas de algunas variedades con capacidad de germinar bajo suelos inundados (Taylor., 1942; Alpi y Beever., 1983; Yamauchi *et al.*, 1996). A partir de estos estudios, fue posible establecer que, una de las características adaptativas a la germinación anaerobia es el rápido crecimiento del coleóptilo con un desarrollo restringido de la radícula en variedades tolerantes (Figura 1) (Ismail *et al.*, 2009; Magneschi y Perrata, 2009)

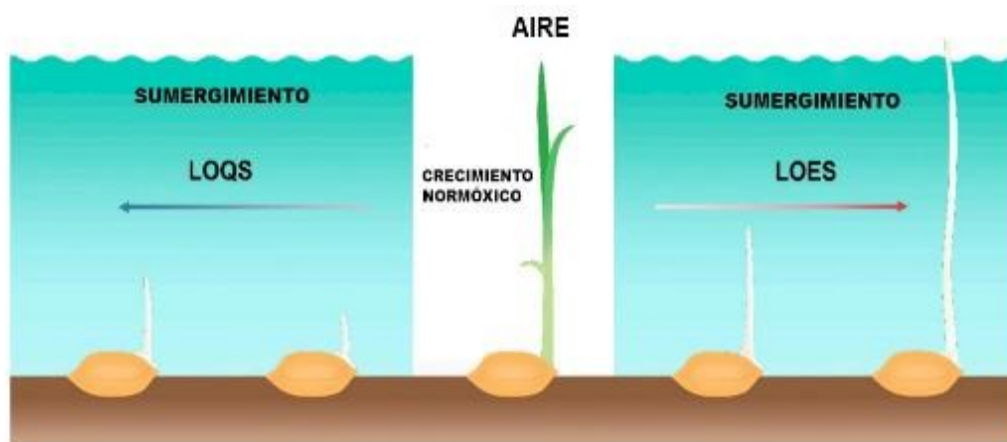


Figura 1. Estrategia de escape con bajo nivel de O₂ (LOES, siglas en ingles) y estrategia de quiescencia con bajo nivel O₂ (LOQS) en la germinación del arroz en condiciones de sumergimiento (Ma et al., 2020).

Entre la identificación de caracteres asociados con el fenotipo tolerante a la germinación anaerobia se ha reportado la supervivencia de las plántulas después de 21 días de inundación bajo una lámina de agua de 10 cm. Las plántulas que sobreviven son aquellas que emergen del agua por germinación rápida y elongación del coleóptilo (Angaji *et al.*, 2010., Septiningsih *et al.*, 2013b). El rápido crecimiento del coleóptilo permite que las plantas alcancen la superficie del agua y aumente el intercambio de aire entre los tejidos aéreos y sumergidos (Ismail *et al.*, 2009). Esta respuesta del coleóptilo es atribuida por la expresión de proteínas expansinas y la actividad de enzimas α -amilasas en la degradación de almidón (Huang *et al.*, 2000; Ismail *et al.*, 2013). A su vez, es independiente de la síntesis del etileno, pero dependiente de la síntesis de etanol por fermentación (Pearce *et al.*, 1992), lo que resalta la importancia del metabolismo anaeróbico durante la germinación anaerobia y crecimiento temprano de las plántulas de arroz.

Durante las últimas décadas se han logrado identificar varios QTL y genes candidatos a la tolerancia a la germinación anaerobia. A través de cruces y mapeos en variedades locales tolerantes se identificaron 5 QTL en los cromosomas 1, 3, 7 y 9 (Jiang *et al.*, 2006; Angaji *et al.*, 2010; Septiningsih *et al.*, 2013; Baltazar *et al.*,

2019), de los cuales, solo un QTL qAG9-2 o AG1 ha sido determinado hasta el momento como el mayor responsable de la tolerancia a la germinación anaerobia (Kretzschmar *et al.*, 2015). El gen que subyace del QTL, OsTPP7 codifica la trehalosa 6 fosfato (T6P) que regula la señalización del azúcar y vinculación del metabolismo para la movilización del almidón. También se han realizado estudios de asociación del genoma completo (GWAS, siglas en inglés) para identificar nuevos genes que contribuyen a la tolerancia de AG (Zhang *et al.*, 2017; Kuroha y Ashikari, 2020). Sin embargo, se necesitan nuevas investigaciones que esclarezcan mejor los mecanismos a este tipo de tolerancia para un eficiente desarrollo de nuevas variedades a futuro.

10.2.3. Tolerancia a la subemergencia durante la etapa vegetativa

El escape y la quiescencia son dos estrategias adaptativas de supervivencia del arroz para hacer frente al estrés por subemergencia (Figura 2). La estrategia de escape implica el rápido alargamiento de tallos y hojas que sobrepasan la superficie de agua para la continuidad de la fotosíntesis y respiración (Colmer y Voesenek, 2009). Esta a su vez, es asociada con el gasto de carbohidratos, regulada por la respuesta del etileno y promovido por la biosíntesis de giberelinas como el ácido giberélico (GA) (Bailey y Voesenek, 2008; Septiningsih y Mackill, 2018). La biosíntesis de GA, depende de la actividad de los genes SNORKEL SNK1/SNK2 para inducir el alargamiento (Hattori *et al.*, 2009). Por su parte, la quiescencia restringe la elongación de raíces y brotes con el fin de conservar la máxima energía de carbohidratos y reanudar su crecimiento después de bajar el nivel de agua (Colmer y Voesenek, 2009; Sarkar *et al.*, 2014). Tanto la quiescencia como el escape a pesar de ser contrastantes, le permiten al arroz enfrentar los diferentes tipos de inundación (Luo *et al.*, 2011; Bailey y Voesenek, 2008).

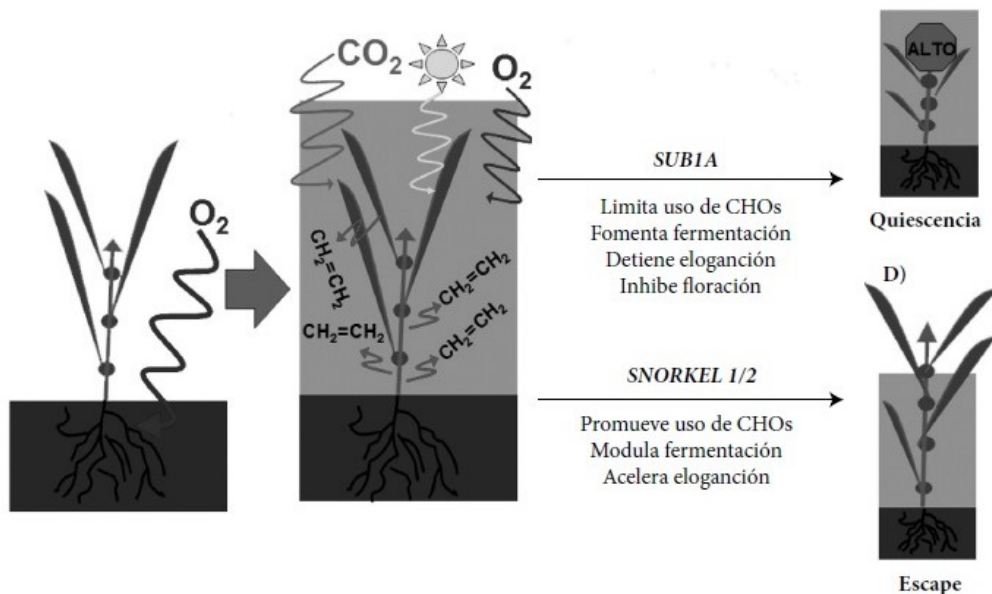


Figura 2. Las plantas tienen dos mecanismos para sobrevivir al estrés por inundación: Quiescencia y escape (Peña-Castro, 2014).

Hacia inicios de la década de 1950 se empezaron a reportar genotipos con posible potencial de tolerancia a la subemergencia en etapa vegetativa pero no fue sino hasta la década de 1970, que se reportó la variedad FR13A con alta tolerancia a inundaciones repentinas (Mackill *et al.*, 1996). Esta variedad local proveniente de la India, se caracterizó por sobrevivir por periodos de tiempo largos bajo inundación completa, por mostrar un crecimiento restringido de brotes y un menor consumo energético (Setter y Laureles., 1996). El mapeo molecular permitió identificar el principal QTL como Submergence-1 (SUB1) ubicado en el cromosoma 9, derivado de la línea FR13A, responsable del 70% de la variación fenotípica en respuesta este tipo de estrés (Xu y Mackill *et al.*, 1996). El 30% restante fue aportado por otros QTL ubicados en los cromosomas 1, 2, 5, 10 y 11. De manera similar, se encontró que el locus SUB1 está formado por tres genes en factor de respuesta al etileno (ERF, siglas en inglés), designados SUB1A, SUB1B y SUB1C (Xu *et al.*, 2006), siendo el gen SUB1A el mayor responsable de la tolerancia a inundaciones repentinas (Fukao *et al.*, 2006). SUB1A induce la estrategia de la quiescencia, controla la degradación de carbohidratos almacenados (Fukao *et al.*, 2006), el alargamiento de brotes,

(Fukao y Bailey-Serres, 2008), la retención de clorofila (Septiningsih *et al.*, 2009) y, como resultado, controla la supervivencia de la planta (Puciarricello y Perata.,2013).

A través del mejoramiento asistido por marcadores ha sido posible la introgresión de la región SUB1A en variedades populares de arroz (IR64- Sub1, Samba Mahsuri-Sub, Thadokkam 1- Sub1, BR11- Sub1, BINA Dhan 11 y CR1009- Sub1), de las cuales, algunas ya son de uso comercial en varios países de Asia (Sarkar *et al.*,2006). El éxito de estas variedades fue por mostrar mejores rendimientos sobre las variedades originales después de haber sido inundadas durante 18 días (Neerja *et al.*,2007; Mackill *et al.*,2012). El desarrollo de estas nuevas variedades ha ayudado a los agricultores a enfrentar los fenómenos de inundación en los cultivos de arroz durante los últimos años.

11. METODOLOGÍA

11.1. Área de estudio

Este estudio se realizó en el Centro Experimental Santa Rosa Villavicencio (Meta)-FEDEARROZ. Ubicado a una latitud 3° 56'N con una longitud de 75° 01' W, el cual presenta un rango de temperatura de 21°C - 31°C, con una humedad relativa promedio por encima del 80% y una precipitación mayor de los 3000 mm.

11.2. Caracterización fenotípica de los genotipos de arroz

11.2.1. Selección de los materiales

El banco de germoplasma del Centro Experimental Santa Rosa-FEDEARROZ, proporcionó 415 genotipos parentales con características de interés para la Región de los Llanos Orientales. Los parentales provenían tres de fuentes de origen: el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), el Fondo Latinoamericano para Arroz de Riego (FLAR) y la Federación Nacional de Arroceros (FEDEARROZ) – Fondo Nacional del Arroz. Inicialmente, a los genotipos se les realizó una prueba de germinación para determinar la calidad de la semilla y así garantizar mejores resultados. De esta prueba, se escogieron un total de 120 genotipos con porcentajes de germinación mayores al 60% para realizar las respectivas evaluaciones.

11.2.2. Detección de la tolerancia a la germinación Anaerobia (AG)

El procedimiento para la evaluación de los 120 genotipos durante la germinación anaerobia se realizó con base en el protocolo de Septiningsih *et al.*, (2013a). Todos los ensayos se desarrollaron bajo las condiciones ambientales del Centro Experimental Santa Rosa.

11.2.2.1. Primera evaluación: se estableció un diseño completamente aleatorizado (DCA) por triplicado. Se sembraron 12 semilla de cada genotipo por réplica en bandejas plásticas para semillero a 1 cm de profundidad del suelo esterilizado. Las bandejas estaban compuestas de 12 columnas por 6 filas (72 alvéolos), cada

bandeja contenía 12 materiales de arroz organizados de acuerdo a la asignación aleatoria. Después de la siembra, las bandejas fueron puestas en un tanque de concreto, se les agregó agua de grifo hasta completar una altura 10 cm por encima de la superficie del suelo y se mantuvieron a esa profundidad por un periodo de 21 días. Terminado este periodo de tiempo, se realizó el registro del número de plántulas emergidas sobre la superficie del agua (Baltazar *et al.*,2019; Miro *et al.*,2017). Se determinó la supervivencia expresada como el porcentaje de plantas sobrevivientes en relación con el número de semillas utilizadas (Ismail *et al.*, 2009). Los genotipos que obtuvieron porcentajes de supervivencia mayores al 60% fueron consideradas con potencial para la germinación anaerobia y seleccionadas para la segunda evaluación (Septiningsih *et al.*,2013; Illangakoon *et al.*,2016).

11.2.2.2. Segunda evaluación: para la segunda evaluación, se probaron 24 genotipos a través de un DCA con dos factores por triplicado siguiendo el protocolo de Septiningsih *et al.*, (2013) con algunas modificaciones. Se establecieron dos ensayos: uno bajo condiciones naturales denominado control y otro bajo condiciones subemergencia (Figura 3). Se sembraron 36 semillas de cada genotipo en bandejas plásticas por cada replicación (un total 108 semillas). Luego de la siembra, el ensayo de subemergencia fue sometido a una lámina de agua de 10 cm por 21 días. Cumplidos los 21 días, se registró el número de plántulas emergidas sobre la superficie del agua y altura de la planta. La altura de la plántula se midió a partir de la base de la plántula hasta la punta de la hoja más alta. Posteriormente, se estimó el porcentaje de supervivencia de cada genotipo, se establecieron comparaciones con el control y finalmente, se clasificaron de acuerdo a su nivel tolerancia dado por la puntuación del sistema de evaluación estándar del Instituto Internacional de Investigación del Arroz (Tabla.1) (IRRI, 2013).



Figura 3. Genotipos de arroz expuestos al estrés por subemergencia durante la germinación. a) Siembra de materiales en bandejas de semillero (2 semillas por alvéolos), b) Ensayo sumergido: materiales sometidos bajo una columna de agua 10 cm por 21 días, c) Materiales que lograron sobrepasar la superficie del agua durante los 21 días y d) Ensayo control: plántulas de 21 días de edad.

Tabla 1. Sistema de evaluación estándar del arroz para la supervivencia de IRRI.

INDEX	DESCRIPCIÓN	ESCALA SUPERVIVENCIA (%)	NIVEL TOLERANCIA
1	Crecimiento normal. sin síntomas en las hojas	100	Altamente tolerante
3	Crecimiento casi normal. pero puntas de las hojas de color verde pálido y alargamiento moderado	>95-99	Tolerante
5	Crecimiento severamente retrasado; la mayoría de las hojas enrolladas de color blanco	>75-94	Moderadamente Tolerante
7	Cese completo del crecimiento; la mayoría de las hojas secas	>50-74	Susceptible
9	Casi todas las plantas muertas	>0-49	Altamente susceptible

11.2.3. Detección de la tolerancia a la subemergencia en el desarrollo vegetativo V4

La expresión fenotípica de los genotipos de arroz bajo estrés por subemergencia varía dependiendo del estado fenológico y del ambiente (Ismail *et al.*, 2013). Por este motivo, se procedió a realizar evaluaciones a los 120 genotipos durante su desarrollo vegetativo (Fase vegetativa V4). Para llevar a cabo esto se usó la metodología de Niroula *et al.*, (2012) con algunas modificaciones, implementando un diseño DCA por triplicado.

11.2.3.1. Primera evaluación: Se sembraron 12 semillas de cada genotipo por réplica en bandejas plásticas para semillero y se cultivaron durante 14 días (V4) en condiciones normales (Figura 4). Antes de que las plantas fueran sometidas a estrés, se registró la altura de 10 plantas al azar por cada genotipo, luego los genotipos fueron previamente transferidos al tanque de concreto y se sometieron a inundación completa por 14 días, bajo una columna de agua de 50 cm profundidad. Trascurrido este tiempo, se retiró el agua, se registró el número de plantas efectivas y altura de planta. Después, se permitió que las plantas se recuperaran durante 7 días (Figura 5) y, al terminar este tiempo, se tomaron nuevamente datos del número de plantas efectivas y altura. Los genotipos que presentaron porcentajes de

supervivencia mayores al 60% fueron seleccionados para la segunda evaluación.

11.2.3.2. Segunda evaluación: se siguió la misma metodología utilizada durante la primera evaluación, con la diferencia de que se estableció un DCA con dos factores por triplicado con el objetivo de establecer comparaciones entre los genotipos, respecto al control. Se sembraron 36 semillas de cada material y se cultivaron por 14 días bajo condiciones normales. Se registró la altura y el número de hojas de 15 plantas por cada genotipo en ambos ensayos. Se tomaron datos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación, adicionando las variables peso fresco y peso en el periodo de recuperación. Los genotipos que volvieron a crecer activamente después del periodo de subemergencia fueron considerados potencialmente tolerantes (Lee et al.,2009).

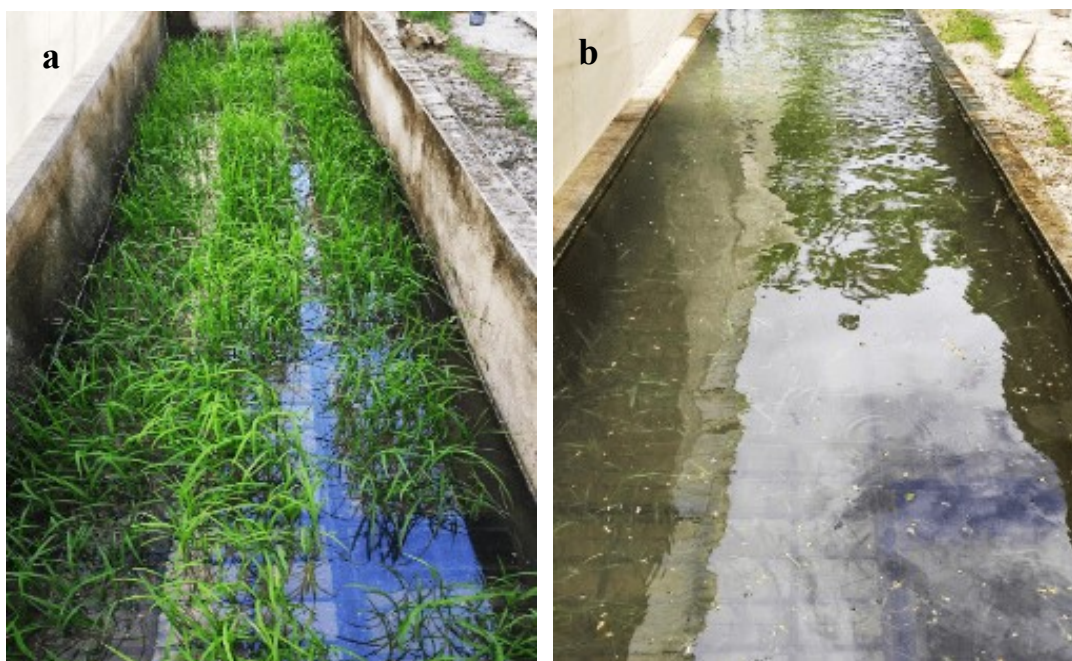


Figura 4. Establecimiento del ensayo para el desarrollo temprano vegetativo. a y b) plantas de 14 días sometidas a inundación completa (50 cm).



Figura 5. Comportamiento de los genotipos de arroz bajo inundación completa. a) genotipos que sobrepasan la superficie del agua a los 14 días de subemergencia, b) genotipos en periodo de recuperación y c) después de los 7 días de recuperación.

Con los datos se determinaron los siguientes los parámetros: porcentaje de supervivencia de la planta (PPS), elongación total del tallo (TSE) (Kaushal *et al.*, 2018), porcentaje de elongación de las plántulas (PSE) (Pradhan, 2015), elongación relativa de la planta bajo subemergencia (RSE) (Toojinda *et al.*, 2003), Índice elongación (IE) (Niroula *et al.*, 2012) e Índice de crecimiento relativo (RGI) (Bhattacharjee, 2008). Finalmente, los genotipos se clasificaron acuerdo a la puntuación de supervivencia basado en el sistema de evaluación estándar (Tabla 1).

Fórmulas:

$$PPS = \frac{N^{\circ} \text{ plantas vivas después 14 días subemergencia}}{N^{\circ} \text{ plantas presentes antes subemergencia}} \times 100$$

$$\% \text{Supervivencia comparativa} = \frac{PPS \text{ genotipo despues 14 días subemergencia}}{PPS \text{ genotipo control}} \times 100$$

$$TSE = \text{Altura planta después submergencia} - \text{Altura de la planta antes subemergencia}$$

$$PSE = \frac{\text{Altura de la planta despues de subemergencia} - \text{Atura de la planta antes de subemergencia}}{\text{Altura de la planta antes de la subemergencia}} \times 100$$

$$IE = \frac{(\text{Altura de la planta a los 14 días de subemergencia} - \text{Alturade la planta antes de subemergencia})}{(\text{Altura de la planta a los 10 días de recuperación} - \text{Altura de la planta antes de subemerncia})}$$

$$RSE = \frac{\text{Altura de la planta en subemergencia}}{\text{Altura planta control}} \times 100$$

$$RGI = \frac{\text{Peso seco planta en subemergencia}}{\text{Peso seco planta control}} \times 100$$

11.3 Análisis Estadístico

Los datos fueron analizados mediante el uso del software RStudio (Version.4.1.2) y Microsoft Excel. Los rasgos supervivencia, altura e Índice de elongación, se analizaron mediante el uso de la prueba de análisis de varianza de dos vías con interacción (ANOVA, two - way), con un nivel de confianza de 95%. Las medias se compararon mediante las pruebas de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$) y diferencia mínima significativa (LSD, $p < 0.05$). Posterior a eso, con el fin determina el grado de relación entre los genotipos de arroz en función de los rasgos utilizados. Los datos fueron sometidos a un análisis multivariado por clúster mediante el agrupamiento por K - Medias (*K - means clustering*) y por el agrupamiento aglomerativo jerárquico, empleando como medida de similitud la distancia euclidiana (Hair *et al.*, 1992) y el método de enlace completo (*Complete Linkage*).

12.RESULTADOS

12.1. Comportamiento de los genotipos durante la germinación anaerobia

Los 120 genotipos de arroz mostraron respuestas distintivamente variables a la subemergencia en cuanto a la supervivencia, expresada como el porcentaje de plantas sobrevivientes en relación con el número de semillas utilizadas. La emergencia del coleóptilo bajo el agua fue variable entre los genotipos, observándose a partir de los 8 días de estrés. Así mismo, la emergencia de las plántulas sobre el agua se evidenció a partir de los 12 días (Figura 6). El crecimiento y desarrollo en los genotipos mejoró notablemente después que las plántulas lograron sobrepasar la superficie del agua. Después de los 21 días de subemergencia, los genotipos mostraron características morfológicas similares: tallos y hojas largas y delgadas. De igual manera, se observó un menor crecimiento y desarrollo en las raíces de los genotipos sometidos a subemergencia con relación al ensayo control (Figura 7).

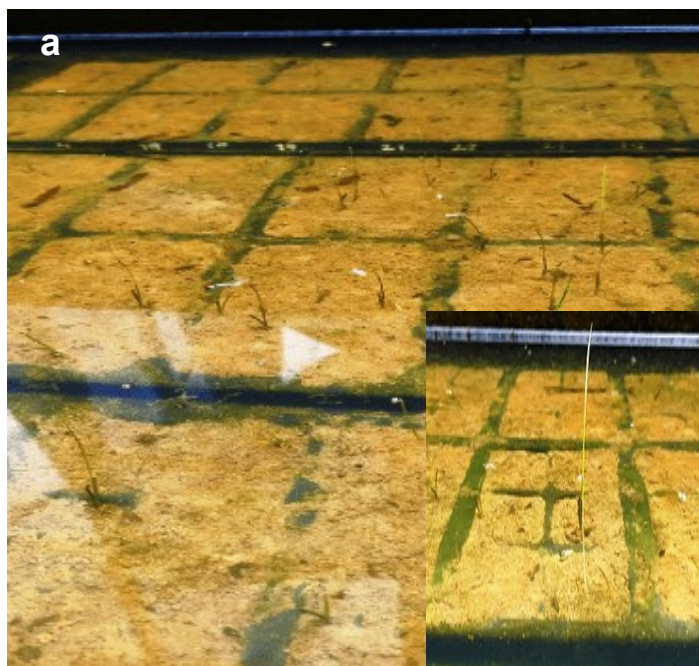


Figura 6. a) Emergencia de plántulas sobre la superficie del agua a los 12 días de subemergencia



Figura 7. Fenotipo de la línea F-24 bajo condiciones de subemergencia y de control. a) plántulas cultivadas durante 21 días en condiciones controladas y b) plántulas que lograron sobrepasar la superficie del agua a los 21 días de estrés.

12.1.2. Supervivencia de los genotipos

En la primera evaluación los 120 genotipos mostraron porcentajes de supervivencia que oscilaron entre el 0.0% y el 80.6% (Anexo 1). Así mismo, se identificaron 24 de los 120 genotipos con porcentajes de supervivencia superiores al 60% (Figura 8). La supervivencia de los 24 genotipos osciló entre el 80.6% y el 61%. Estos genotipos fueron previamente seleccionados para la segunda evaluación de tolerancia a la germinación anaerobia. Durante la segunda evaluación los 24 genotipos mostraron porcentajes de supervivencia significativamente diferentes tanto en condiciones de control como de subemergencia (Figura 9). El análisis de varianza de dos vías que considero el genotipo y la subemergencia como factores (Tabla 2) seguido de la prueba de diferencia mínima (LSD. $p < 0.05$), reveló que existen diferencias significativas entre los dos factores y la interacción genotipo x subemergencia (Figura 10) lo que explica que el porcentaje de supervivencia del genotipo es diferenciado según la subemergencia.

Los valores medios de supervivencia de los genotipos en condiciones de control fueron significativamente mayores a los expuestos a subemergencia (Tabla 3) con variaciones de supervivencia que oscilaron entre el 66.6 % (F-313) y el 96.2% (F-92); mientras que bajo condiciones de subemergencia, la supervivencia de los genotipos varió entre el 23.1% (F-318) y el 65.7% (F-24). Se evidenció que la supervivencia de los 24 genotipos fue diferente durante la primera y segunda evaluación, con una disminución significativa en la segunda evaluación. La reducción de supervivencia durante la segunda evaluación, posiblemente haya sido por la variación estacional en la que se desarrolló el ensayo. El ensayo se desarrolló en el mes de abril, mes que es el inicio de la temporada de lluvias para la región de la Orinoquia. Durante ese mes se experimentaron lluvias continuas y nubosidad durante el desarrollo del ensayo, esto redujo las horas de luz solar sobre el ensayo, lo que posiblemente afectó el establecimiento de las plántulas en los genotipos.

El Sistema de evaluación estándar del arroz para la supervivencia desarrollado por el IRRI, clasificó a los genotipos F-313, F-24 y F-83, dentro el grado 5, como moderadamente tolerantes (MT) con supervivencias de 75.7%, 76.7% y 76.8%, respectivamente. De igual forma, 7 genotipos mostraron una tasa de supervivencia de 53.9% a 70.5% y 14 genotipos entre el rango de 28% a 58.8%. Estos se clasificaron como susceptibles (S) y altamente susceptibles (AS) a la germinación anaerobia. Los genotipos F-83, F-24 y F-313, fueron los que mostraron mejor comportamiento para la tolerancia a la germinación anaerobia, pese a que sus supervivencias variaron entre las dos evaluaciones. Por otra parte, se observó que los genotipos F-318 (28%) y F-357 (32%) fueron los que presentaron menor porcentaje de supervivencia, este comportamiento refleja la alta sensibilidad de estos genotipos a las condiciones de subemergencia durante la germinación.

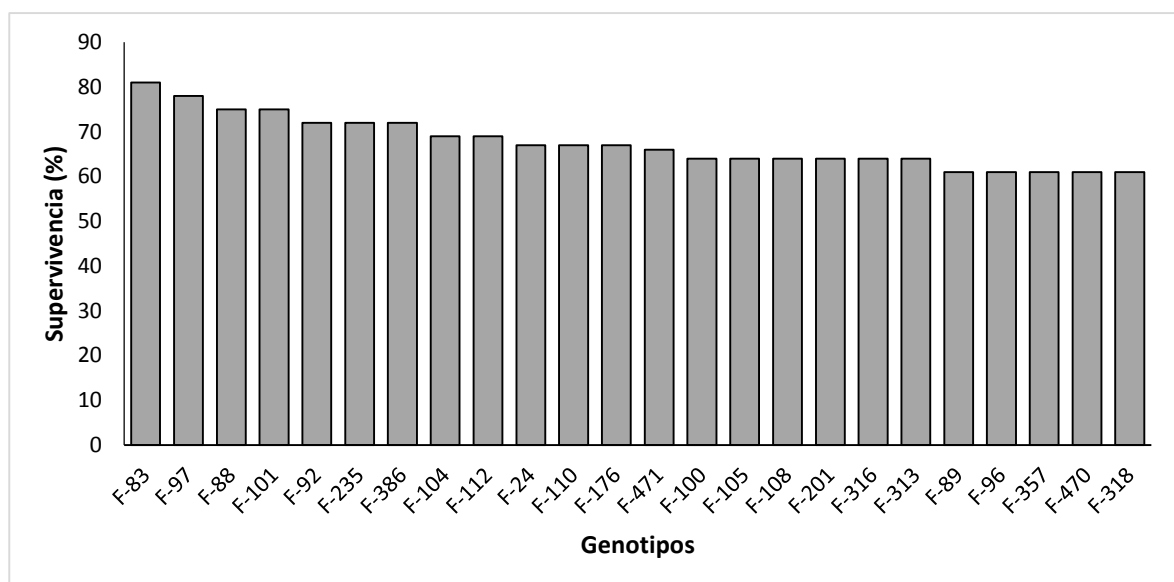


Figura 8. Genotipos de arroz con mejores porcentajes de supervivencia para la tolerancia a la germinación anaerobia durante la primera evaluación. La supervivencia se clasificó si el brote emergía sobre la superficie del agua durante un periodo de tiempo de 21 días

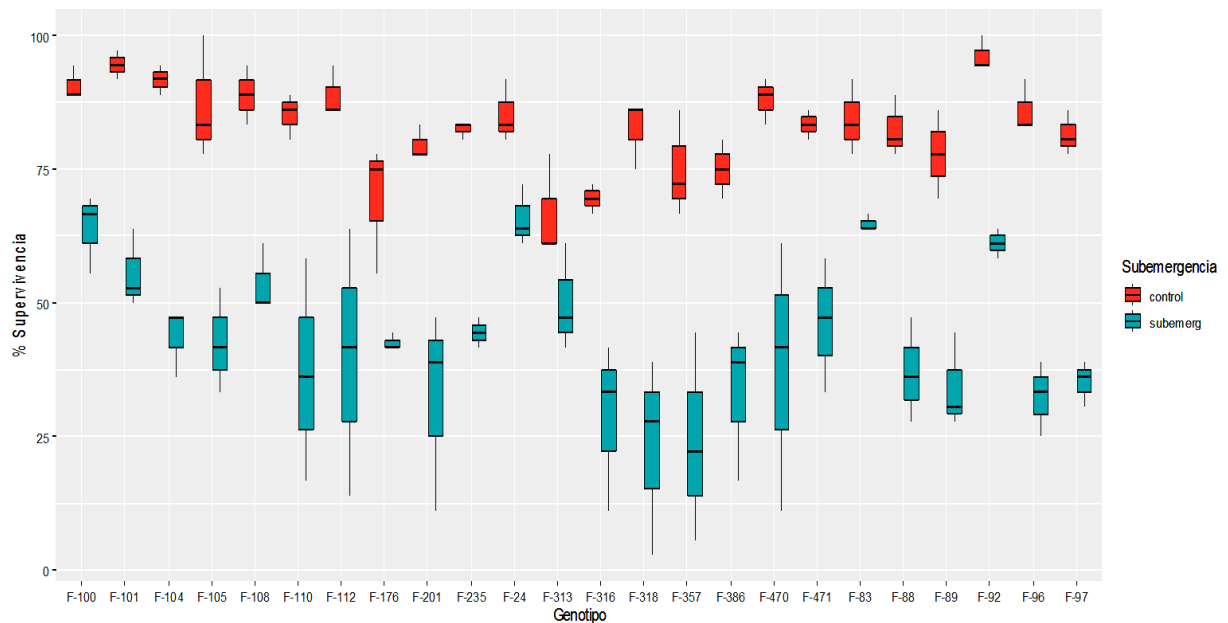


Figura 9. Diagrama de cajas y bigotes entre el porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos de arroz bajo condiciones control y estrés por subemergencia. Genotipos expuestos al estrés por subemergencia con menores valores de supervivencia respecto al control.

Tabla 2. Análisis de varianza de dos factores con interacción (ANOVA, Two-way) para la variable porcentaje de supervivencia con un $p < 0.05$

Fuente Variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado Medio	F-Valor	Pr(>F)
Genotipo	23	10545	458	4.400	0.0001359*
Subemergencia	1	57840	57840	5.551.002	$< 2.2e^{-16}$
Genotipo : Subemergencia	23	4416	192	18.427	0.02113
Residuales	96	10003	104		

Contraste de hipótesis:

ii) Factor A (genotipo) $H_0 = \mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_a$

$$H_a = \mu_1 \neq \mu_2 \neq \dots \neq \mu_a$$

ii) Factor B (Subemergencia) $H_0 = \mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_b$

$$H_a = \mu_1 \neq \mu_2 \neq \dots \neq \mu_b$$

iii) Efecto interacción entre Factor A y B $H_0: (\alpha\beta)_{ij} = 0 \ i = 1, \dots, a \ j = 1, \dots, b$

$$H_a: (\alpha\beta)_{ij} \neq 0 \ i \neq 1, \dots, a \ j \neq 1, \dots, b$$

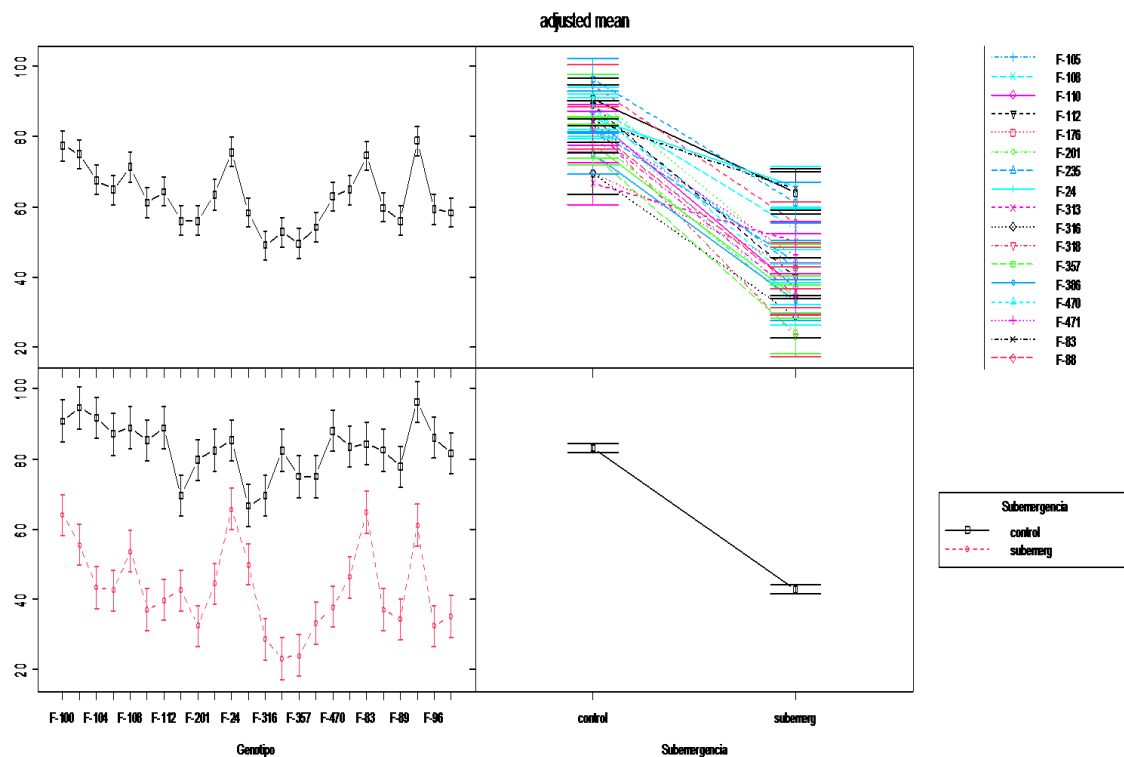


Figura 10. Interacción entre los factores genotipo y subemergencia para la supervivencia del genotipo.

Tabla 3. Porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos bajo condiciones control y subemergencia. Genotipos clasificados según su grado de tolerancia a la germinación anaerobia, respecto al control. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de diferencia mínima significativa (LSD. $p < 0.05$)

Genotipo	Supervivencia (%)		Supervivencia comparativa (%)	SES Score	Nivel Tolerancia
	Control	subemergencia			
F-100	90.7 $\pm$ 3.7 ^{a-d}	63.9 $\pm$ 7.3 ^{h-k}	70.5	7	S
F-101	94.4 $\pm$ 2.7 ^{ab}	55.5 $\pm$ 7.4 ^{j-m}	58.8	7	S
F-104	91.6 $\pm$ 7.5 ^{a-c}	43.5 $\pm$ 6.4 ^{m-q}	47.4	9	AS
F-105	87.9 $\pm$ 11.5 ^{a-d}	42.5 $\pm$ 9.8 ^{m-q}	48.3	9	AS
F-108	88.8 $\pm$ 5.5 ^{a-d}	53.7 $\pm$ 6.4 ^{j-n}	60.4	7	S
F-110	85.2 $\pm$ 4.2 ^{a-e}	37 $\pm$ 20.8 ^{o-s}	43.2	9	AS
F-112	88.8 $\pm$ 4.9 ^{a-d}	39.8 $\pm$ 25 ^{m-r}	44.8	9	AS
F-176	69.4 $\pm$ 12 ^{e-j}	42.6 $\pm$ 1.6 ^{m-q}	61.3	7	S
F-201	79.6 $\pm$ 3.7 ^{a-g}	32.4 $\pm$ 18.9 ^{p-s}	40.7	9	AS
F-235	82.4 $\pm$ 1.5 ^{a-f}	44.4 $\pm$ 2.8 ^{m-q}	53.9	7	S
F-24	85.7 $\pm$ 5.9 ^{a-e}	65.7 $\pm$ 5.7 ^{g-k}	76.7	5	MT
F-313	66.6 $\pm$ 9.4 ^{f-j}	50 $\pm$ 9.9 ^{k-o}	75.7	5	MT
F-316	69.4 $\pm$ 2.8 ^{e-j}	28.7 $\pm$ 15.8 ^{q-s}	41.4	9	AS
F-318	82.4 $\pm$ 6.4 ^{a-f}	23.1 $\pm$ 18.5 ^s	28	9	AS
F-357	75.0 $\pm$ 9.9 ^{d-i}	24 $\pm$ 19.5 ^{rs}	32	9	AS
F-386	75.0 $\pm$ 5.6 ^{d-i}	33.3 $\pm$ 14.7 ^{p-s}	44.4	9	AS
F-470	87.9 $\pm$ 4.2 ^{a-d}	37.9 $\pm$ 25.2 ^{n-s}	43.1	9	AS
F-471	83.3 $\pm$ 2.8 ^{a-e}	46.2 $\pm$ 12.5 ^{l-p}	55.5	7	S
F-83	84.2 $\pm$ 7.0 ^{a-e}	64.8 $\pm$ 1.6 ^{h-k}	76.8	5	MT
F-88	82.4 $\pm$ 5.7 ^{a-f}	37.0 $\pm$ 9.7 ^{o-s}	44.9	9	AS
F-89	77.7 $\pm$ 8.3 ^{c-h}	34.2 $\pm$ 8.8 ^{o-s}	44	9	AS
F-92	96.2 $\pm$ 3.2 ^a	61.1 $\pm$ 2.8 ^{j-l}	63.5	7	S
F-96	86.1 $\pm$ 4.8 ^{a-d}	32.4 $\pm$ 6.9 ^{p-s}	37.6	9	AS
F-97	81.5 $\pm$ 4.2 ^{a-g}	35.2 $\pm$ 4.2 ^{o-s}	43.1	9	AS
LSD _{0.05}	16.54				

AS: Altamente susceptible, **S:** Susceptible, **MT:** Moderadamente tolerante

12.1.3. Altura de la plántula

Los genotipos expuestos a la subemergencia presentaron una mayor dispersión de la variable altura de la plántula, respecto al control (Figura 11). No parece haber diferencias significativas en la altura de los genotipos según se haya sometido o no a subemergencia. Sin embargo, parecen mostrar diferencias los genotipos F-101, F-104, F-201, F-235, F-357 y F-88, en donde los valores obtenidos en el tratamiento control fueron más altos que los obtenidos por los mismos genotipos sometidos a subemergencia. No fue posible observar diferencias significativas en la altura de la plántula de los genotipos F-83, F-24 y F-313 tanto en condiciones control, como de subemergencia (Anexo 2).

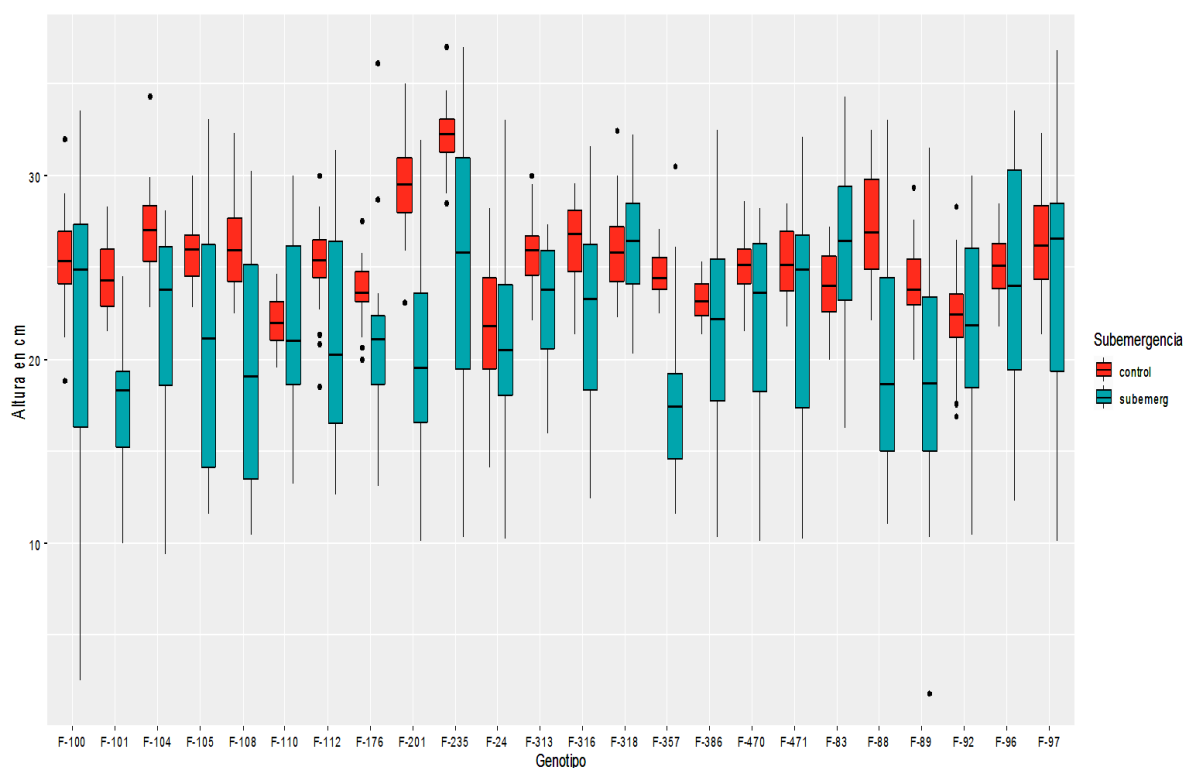


Figura 11. Dispersión de la altura variable entre los genotipos de arroz bajo condiciones de control y estrés por subemergencia.

12.2. Comportamiento de los genotipos durante su desarrollo temprano vegetativo

Los genotipos presentaron respuestas variables a la subemergencia, en términos de daño visibles, elongación bajo el agua y supervivencia de la planta. Una de las respuestas observadas en los genotipos sometidos a subemergencia completa fue el aumento de la elongación de sus tejidos aéreos (tallos, hojas, etc.), especialmente de las hojas. Asimismo, después que se retiró el exceso de agua, se observó la presencia de hojas cloróticas (amarillamiento del tejido foliar por la falta de clorofila) y la doblez e inclinación del tallo en las plantas (acame) de algunos genotipos. No obstante, el grado de daño visible no fue tan notorio en ese momento (Figura 12); este comportamiento es dado, porque los síntomas de lesión visibles no se evidencian inmediatamente después que disminuyen los niveles de agua, sino que se desarrollan progresivamente después de la subemergencia (IRRI, 2006). Por esta razón, el síntoma de lesión de hojas amarillas en los genotipos fue observado a partir del segundo día de recuperación.

Después de los 4 días de recuperación, se observó un crecimiento restringido de brotes en los genotipos, con la mayoría de las hojas secas y muertas. Sin embargo, después de los 7 días de recuperación, se evidenció la formación de nuevas hojas en algunos genotipos. Se destaca el comportamiento del genotipo F-377, el cual mostró un crecimiento limitado de sus tejidos, además de presentar un crecimiento relativamente normal después que se retiró el agua, sin mostrar un mayor grado de afectación en sus hojas.

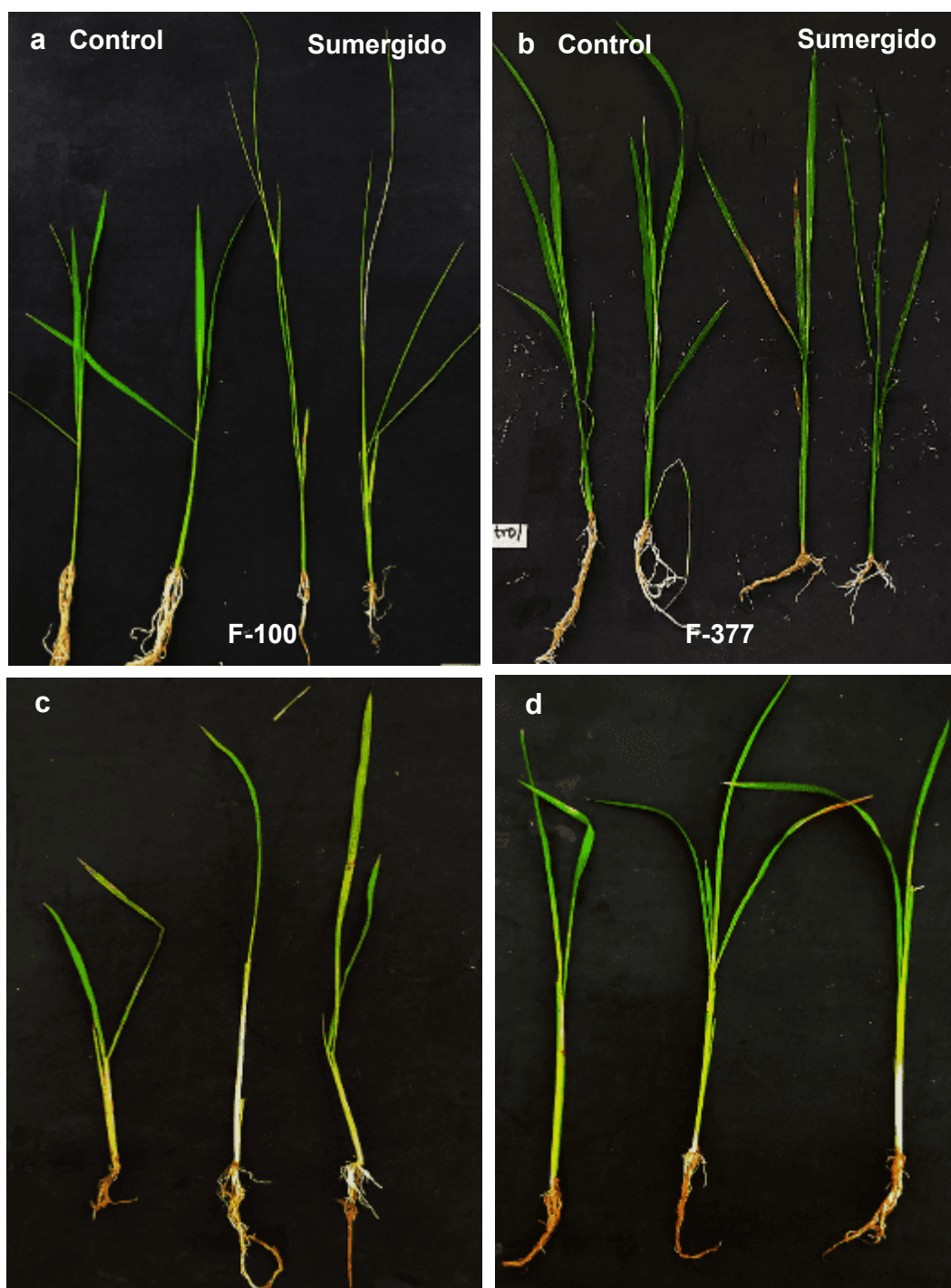


Figura 12. a y b) efecto de la subemergencia en el desarrollo temprano vegetativo de los genotipos F-100 y F-377. c y d) Genotipo F-100 y F-377 después de los 7 días de recuperación.

12.2.1 Supervivencia de los genotipos e Índice de crecimiento relativo (RGI)

Las supervivencias de los genotipos en estado desarrollo vegetativo V4 fueron mayores a las obtenidas durante la germinación anaerobia, esta respuesta puede ser dada por la posible susceptibilidad al estrés en los genotipos durante sus etapas iniciales de desarrollo fenológico. No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de los genotipos a los 14 días de subemergencia, pero si después de los 7 días de recuperación, variando entre el 16.7% y el 91.7% (F-102, F-122). Se identificaron 47 genotipos con porcentajes de supervivencia mayores al 60% (Anexo 3), los cuales fueron seleccionados para la segunda evaluación para la detección de tolerancia a la subemergencia. Se observó que 12 de los 47 genotipos seleccionados, correspondían a los mismos seleccionados durante la germinación anaerobia.

Durante la segunda evaluación, la supervivencia entre los 47 genotipos de arroz disminuyó con respecto a la primera evaluación. Se encontraron diferencias de supervivencia después del periodo recuperación en el ensayo expuesto a subemergencia. Los valores de supervivencia oscilaron entre el 0.95% (F-90) y el 76.9%(F-377) (Figura 13) con una media de 43.3 en ensayo de subemergencia y de 99.9 para el ensayo control (Tabla 4); esto demuestra el efecto negativo del estrés por subemergencia en la supervivencia de los genotipos en la etapa vegetativa V4. Con base en el SES (IRRI 2013), el genotipo F-377 fue el único clasificado como moderadamente tolerante, con una supervivencia de 76.9%. De la misma manera, 14 genotipos mostraron porcentajes de supervivencia de 50 a 73.1% y 32 genotipos entre el rango de 0.9 a 49.1%. Estos genotipos fueron clasificados como susceptibles y altamente susceptibles al estrés por subemergencia, respectivamente. Por otra parte, el índice de crecimiento relativo de las plantas (RGI) (Tabla 4) fue variable entre en los genotipos sometidos a subemergencia, variando entre el 22.6 % al 100%.

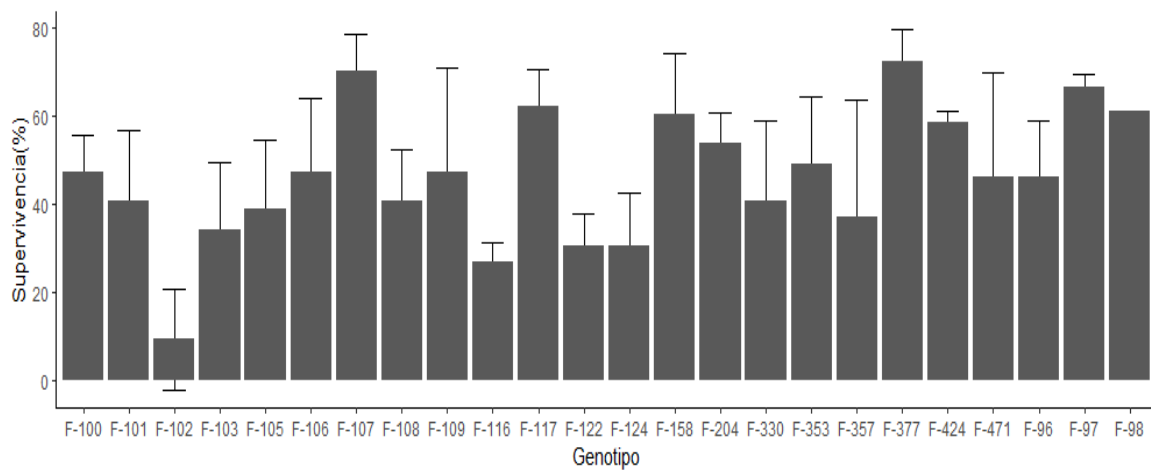
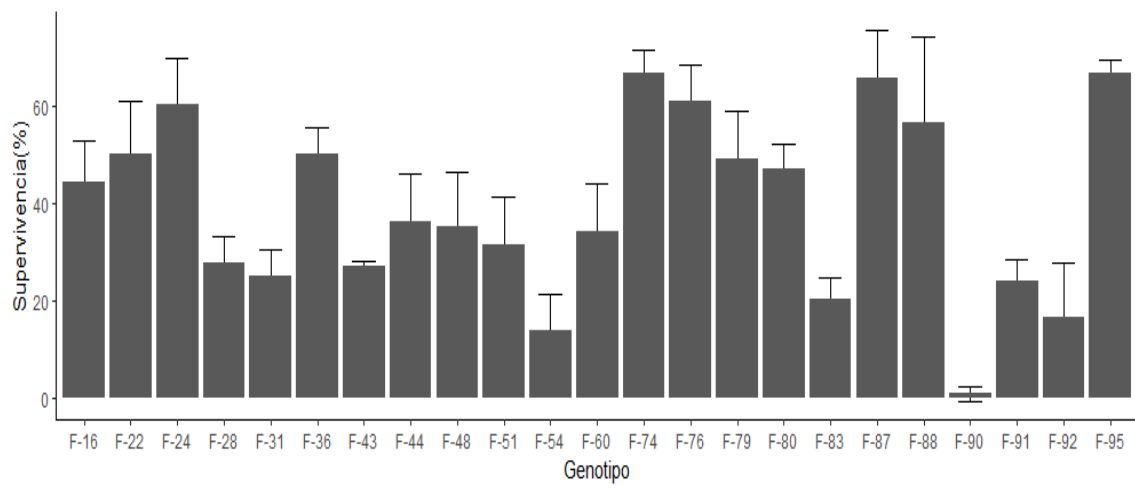


Figura 13. Supervivencia de los genotipos durante la segunda evaluación en la etapa de desarrollo vegetativo V4. La supervivencia de cada genotipo se evaluó después de los 14 días de subemergencia completa seguido de los 7 días de recuperación.

Tabla 4. Porcentaje de supervivencia e Índice de crecimiento relativo (RGI) de los 47 genotipos bajo condiciones de subemergencia. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$).

Genotipo	Supervivencia (%)		Índice crecimiento relativo (RGI)	SES	Nivel tolerancia
	Control	Subemergencia			
F-16	100 ^a	44,4±8,3 ^{b-l}	74.5	9	AS
F-22	100 ^a	50±11,1 ^{b-j}	35.7	7	S
F-24	100 ^a	60,2±9,8 ^{b-f}	44.9	7	S
F-28	100 ^a	27,8±5,6 ^{h-o}	36.2	9	AS
F-31	100 ^a	25±5,6 ^{i-o}	48.2	9	AS
F-36	100 ^a	50±5,6 ^{b-j}	47.6	7	S
F-43	100 ^a	27,2±0,8 ^{i-o}	88	9	AS
F-44	100 ^a	36,1±10 ^{e-n}	93.3	9	AS
F-48	100 ^a	35,2±11,2 ^{e-n}	41.3	9	AS
F-51	100 ^a	31,5±9,8 ^{f-n}	36.8	9	AS
F-54	100 ^a	13,9±7,3 ^{m-o}	60.1	9	AS
F-60	100 ^a	34,3±9,8 ^{e-n}	56.2	9	AS
F-74	98,1 ^a	66,7±4,8 ^{b-c}	86.4	7	S
F-76	100 ^a	61,1±7,3 ^{b-e}	100	9	AS
F-79	100 ^a	49,1±9,8 ^{b-k}	39.1	9	AS
F-80	100 ^a	47,2±4,8 ^{b-k}	41.2	9	AS
F-83	100 ^a	20,4±4,2 ^{k-o}	85.8	9	AS
F-87	100 ^a	65,7±9,8 ^{b-d}	34.1	7	S
F-88	100 ^a	56,5±17,9 ^{b-h}	31.7	7	S
F-90	100 ^a	0,9±1,6 ^o	23.4	9	AS
F-91	100 ^a	24,1±4,2 ^{j-o}	99	9	AS
F-92	100 ^a	16,7±11,1 ^{l-o}	34.9	9	AS
F-95	100 ^a	66,7±2,8 ^{b-c}	33.7	7	S
F-96	100 ^a	46,3±12,5 ^{b-k}	43	9	AS
F-97	100 ^a	66,7±2,8 ^{b-c}	41	7	S
F-98	100 ^a	61,1±0 ^{b-e}	30.2	7	S
F-100	100 ^a	47,2±8,3 ^{b-k}	100	9	AS
F-101	100 ^a	40,7±16 ^{c-m}	48.9	9	AS
F-102	100 ^a	9,3±11,6 ^{n-o}	22.6	9	AS
F-103	100 ^a	34,3±15,3 ^{e-n}	23.7	9	AS
F-105	99 ^a	38,9±15,5 ^{c-m}	78.6	9	AS
F-106	100 ^a	47,2±16,7 ^{b-k}	59.7	9	AS
F-107	100 ^a	73,1±3,2 ^{a-b}	43.9	7	S
F-108	100 ^a	40,7±11,6 ^{c-m}	27.7	9	AS
F-109	100 ^a	47,2±23,7 ^{b-k}	92.6	9	AS
F-116	100 ^a	26,9±4,2 ^{i-o}	44.1	9	AS
F-117	100 ^a	62±8,5 ^{b-e}	46.3	7	S
F-122	100 ^a	30,6±7,3 ^{g-n}	29.2	9	AS
F-124	100 ^a	30,6±12,1 ^{g-n}	26.7	9	AS
F-158	100 ^a	60,2±14 ^{b-f}	34.2	7	S
F-204	100 ^a	53,7±7 ^{b-i}	23.7	7	S
F-330	100 ^a	40,7±18,1 ^{c-m}	34.2	9	AS
F-353	100 ^a	49,1±15,3 ^{b-k}	33.3	9	AS

F-357	100 ^a	38±27,8 ^{d-n}	35.6	9	AS
F-377	100 ^a	76,9±3,2 ^{a-b}	30.8	5	MT
F-424	100 ^a	58,3±2,8 ^{b-g}	78.6	7	S
F-471	100 ^a	46,3±23,6 ^{b-k}	41.9	9	AS
Media	99.9	43.3			

AS: Altamente susceptible, **S:** Susceptible, **MT:** Moderadamente tolerante

12.2.2. Efecto de la subemergencia en el crecimiento de la planta

El alargamiento promedio de las plantas (TSE) durante la primera evaluación varió de 7.9 cm a 40.1 cm (Anexo 3). Teniendo en cuenta que el TSE se determinó como la diferencia entre la altura inicial y final de la planta después que disminuyó el nivel de agua. El TSE de los 47 genotipos con mejores porcentajes de supervivencia osciló entre el 7.9 cm (F-377) y 37.5 cm (F-330) (Anexo 4). Se observó que los genotipos que presentaron altos valores de TSE no fueron los mismos que presentaron altos valores de supervivencia, esto podría indicar una correlación negativa entre la variable supervivencia y el alargamiento promedio de las plantas (TSE)

La altura de los genotipos sometidos a subemergencia fue mayor en comparación con las obtenidas del ensayo control, aunque estos presentaron mayor dispersión de datos (Figura 14). A los 14 días de subemergencia la altura de los genotipos osciló entre 42 - 68 cm (F-377, F-87), con una media de 61.1 cm (Figura 15 y 16). Mientras que, después de los 7 días de recuperación, la altura disminuyó considerablemente en los genotipos, variando de 20.9 a 34.6 cm (F-54, F-36), con una media de 28,6 cm. Además, se encontraron diferencias significativas entre los genotipos a los 14 días de subemergencia y 7 días de recuperación (Anexo 5). Es de resaltar el comportamiento del genotipo F-377, puesto que este, en la primera evaluación obtuvo una menor altura (28.4 cm) y, no mostró un mayor grado de afectación en sus tejidos durante el periodo de recuperación (24 cm). A diferencia de la segunda evaluación, en donde el genotipo mostró como respuesta un aumento de altura bajo el agua (42cm), aunque no de manera considerable como los demás genotipos. A pesar de esta variación, fue el genotipo con mejor respuesta y comportamiento al estrés por subemergencia.

Los valores de Índice de elongación (IE), Porcentaje de elongación (PSE) y elongación relativa de la planta (RSE) fueron diferentes entre los genotipos, tanto

en condiciones de control como de subemergencia. Durante la segunda evaluación, el índice de elongación (IE) entre los genotipos sometidos a subemergencia aumentó respecto al control (Figura 17 y 18), variando de 4.0 cm (F-377) a 37.6 cm (F-87), respectivamente. Mientras que bajo condiciones de control no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos (Tabla 4). De la misma manera, se observó que el IE del genotipo F-377 fue menor (4.0 cm) bajo subemergencia en comparación al obtenido en el control (9.9 cm).

El PSE varió de 22.3% (F-103) a 48.6% (F-357) entre los genotipos en condiciones de control, mientras que bajo subemergencia, los genotipos obtuvieron valores más altos, variando entre el 17.9 % (F-377) y el 144.3% (F-83), respectivamente. De igual forma, se observó que todos genotipos a excepción del genotipo F-377 (86,2%) presentaron valores de RSE superiores al 100% (86,2% a 179%) (Tabla 5). Esta respuesta en los genotipos indica la inducción de un crecimiento más rápido bajo el agua, como una alternativa a la búsqueda de oxígeno y luz solar. Característica que no es muy favorable en inundaciones repentinas, ya que, al haber un mayor crecimiento como modo de respuesta al estrés por agua, generalmente hay mayor gasto de energía y carbohidratos en la planta y, eventualmente los genotipos mueren poco después de bajar niveles de agua a causa de que no tienen suficientes reservas energéticas para recuperarse.

La correlación entre la supervivencia y los rasgos asociados con la elongación (IE, PSE, RSE Y RGI) no fue significativa (Tabla 5). El índice de elongación (IE) se correlacionó fuerte y positivamente con el porcentaje de elongación (PSE) y la elongación relativa de la planta (RSE), con valores de 0.86 y 0.67, respectivamente (Figura 19). De la misma manera, el índice de crecimiento relativo (RGI) mostró una correlación positiva con la elongación relativa de la planta (RSE).

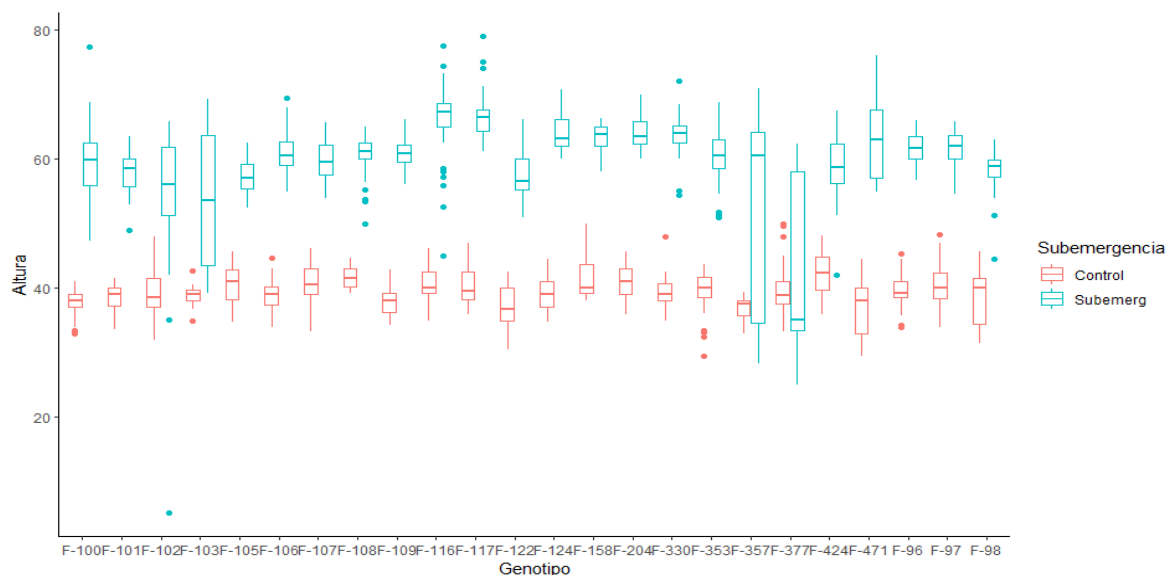


Figura 14. Diferencias en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia en comparación con el control. Genotipos F-100 al F-98

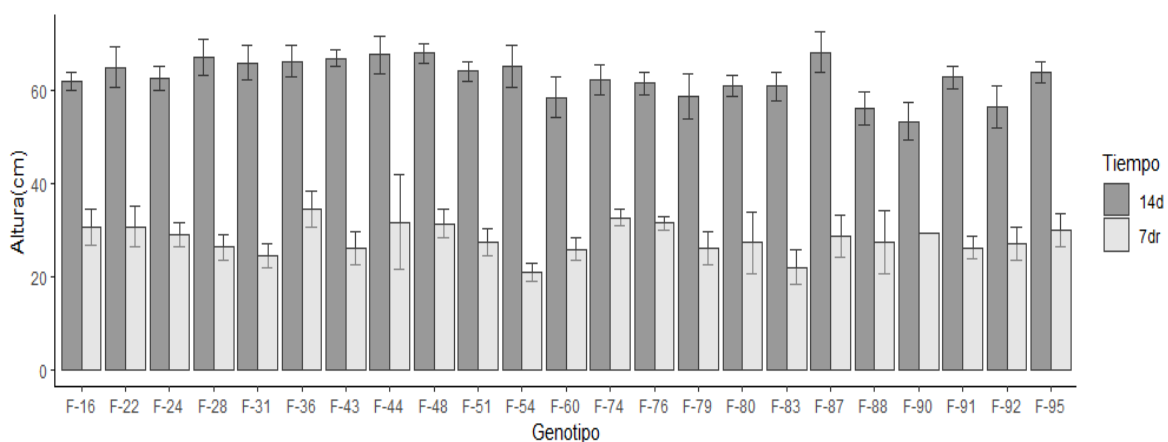


Figura 15. Diferencia en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación durante la segunda evaluación. Genotipos del F-16 al F-95.

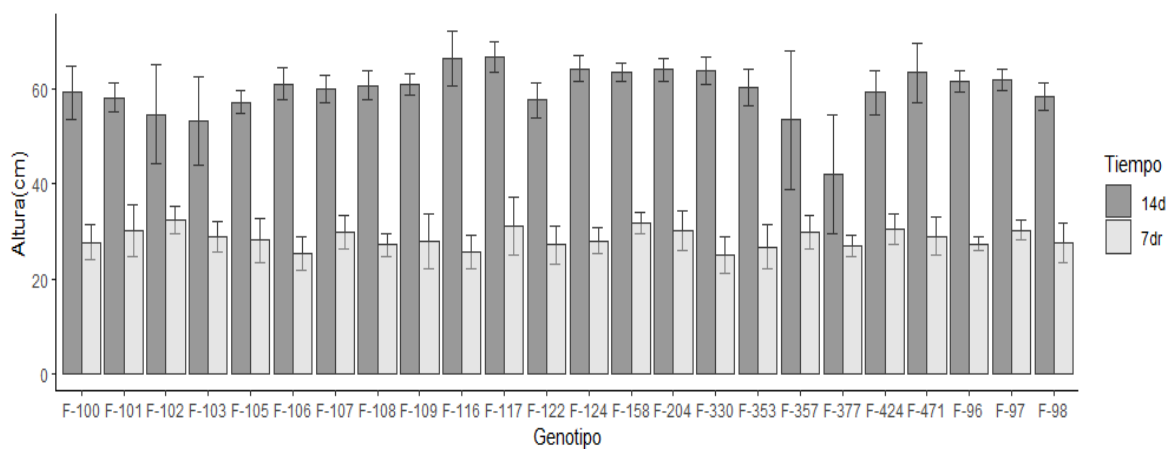


Figura 16. Diferencia en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación durante la segunda evaluación. Genotipos del F-100 al F-98.

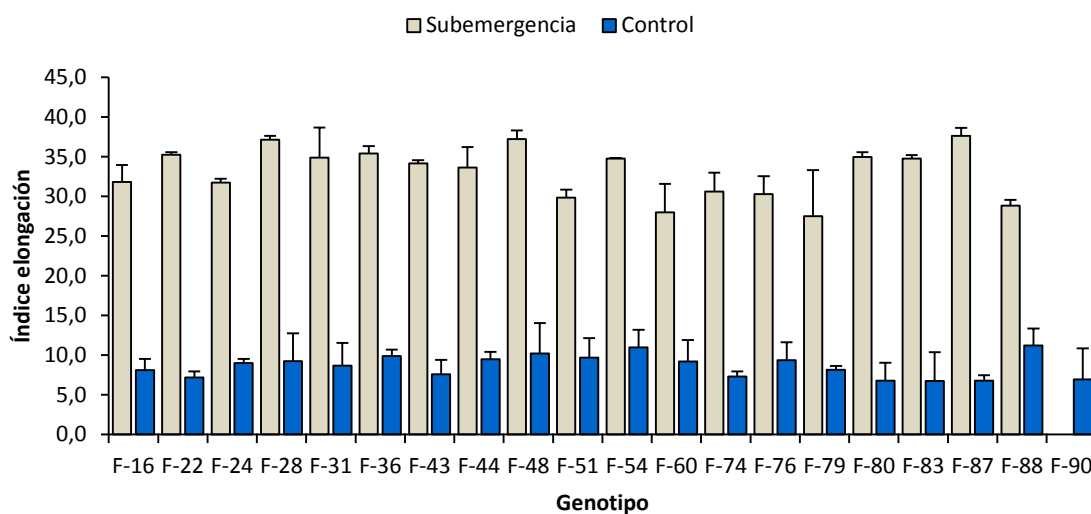


Figura 17. Índice de elongación de los genotipos del F-16 al F-90 bajo condiciones de subemergencia y de control.

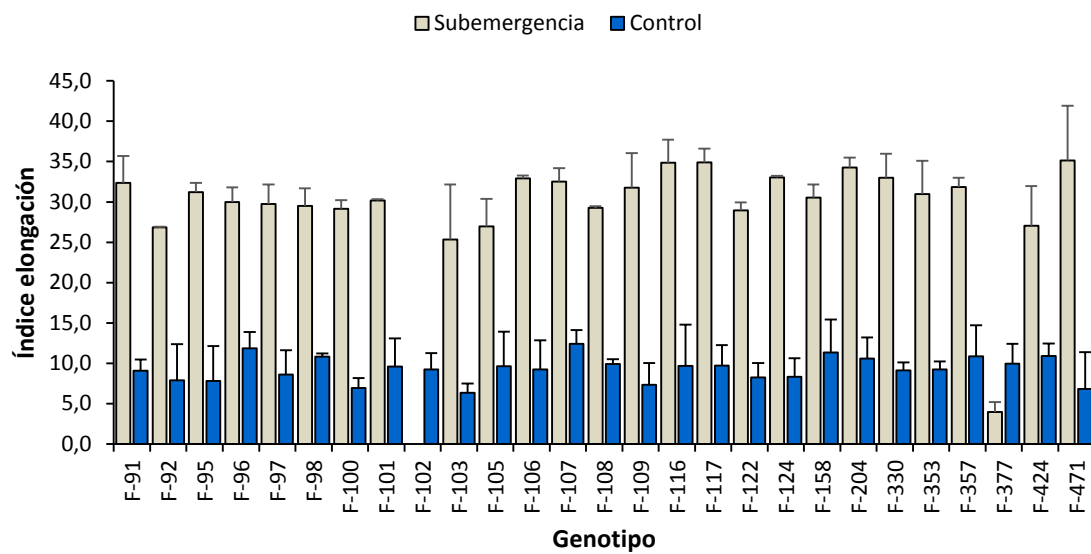


Figura 18. Índice de elongación de los genotipos del F-91 al F-471.

Tabla 5. Índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE) y elongación relativa de la planta (RSE) de los genotipos bajo condiciones control y subemergencia. Los valores de IE y PSE se estimaron en relación con los valores correspondientes a la altura de la planta en los tres periodos de tiempo. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$).

Genotipo	Control		Subemergencia		Elongación relativa la planta (RSE)
	Índice elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	Índice elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	
F-16	8.1± 1.4 ^e	30.1	31.8± 2.1 ^{a-d}	113.4	161.5
F-22	7.2± 0.7 ^e	26.3	35.3± 0.3 ^{a-c}	126.6	170.5
F-24	9.0± 0.5 ^e	33.9	31.7± 0.5 ^{a-d}	109.8	162.7
F-28	9.2± 3.5 ^e	34.1	37.1± 0.5 ^{a-b}	133.2	165.5
F-31	8.7± 2.8 ^e	30.1	34.9± 3.8 ^{a-c}	122.0	161.6
F-36	9.9± 0.8 ^e	34.7	35.4± 0.9 ^{a-c}	121.6	161
F-43	7.6± 1.8 ^e	26.4	34.2± 0.4 ^{a-d}	112.7	167.6
F-44	9.5± 0.9 ^e	32.9	33.6± 2.6 ^{a-d}	107.1	164.1
F-48	10.2± 3.8 ^e	32.5	37.2± 1.1 ^{a-b}	129.1	151.8
F-51	9.7± 2.5 ^e	33.4	29.8± 1.0 ^{a-d}	94.5	152.3
F-54	11.0± 2.2 ^e	38.8	34.8± 0.1 ^{a-d}	127.1	153.8
F-60	9.2± 2.7 ^e	39.7	28.0± 3.6 ^{b-d}	99.8	165.8
F-74	7.3± 0.6 ^e	23.8	30.6± 2.4 ^{a-d}	103.5	147.9
F-76	9.4± 2.2 ^e	35.0	30.3± 2.3 ^{a-d}	103.6	156.1
F-79	8.2± 0.5 ^e	29.6	27.5± 5.8 ^{c-d}	96.9	150.1
F-80	6.8± 2.3 ^e	24.2	35.0± 0.6 ^{a-c}	143.9	156.6
F-83	6.7± 3.6 ^e	27.0	34.8± 0.4 ^{a-d}	144.2	168
F-87	6.8± 0.7 ^e	24.7	37.6± 1.0 ^a	132.2	179
F-88	11.2± 2.1 ^e	40.4	28.8± 0.7 ^{a-d}	114.3	135.7
F-90	6.9± 3.9 ^e	30.3	na	107.4	151
F-91	9.1± 1.4 ^e	30.9	32.4± 3.3 ^{a-d}	115.6	150.3
F-92	7.9± 4.5 ^e	30.9	26.9± 0.1 ^{c-d}	99.7	145.9
F-95	7.8± 4.3 ^e	30.6	31.2± 1.2 ^{a-d}	102.3	176.6
F-96	11.9± 2.0 ^e	46.8	30.0± 1.8 ^{a-d}	102.2	154.9
F-97	8.6± 3.0 ^e	30.0	29.7± 2.4 ^{a-d}	99.8	152.3
F-98	10.8± 0.4 ^e	42.8	29.5± 2.2 ^{a-d}	110.1	150.7
F-100	6.9± 1.2 ^e	25.5	29.1± 1.1 ^{a-d}	104.5	156.3
F-101	9.6± 3.5 ^e	37.0	30.2± 0.2 ^{a-d}	115.7	151
F-102	9.2± 2.0 ^e	33.9	na	90.3	138.9
F-103	6.3± 1.2 ^e	22.4	25.3± 6.8 ^d	96.6	137.4
F-105	9.7± 4.3 ^e	35.5	27.0± 3.4 ^{c-d}	97.3	141.2
F-106	9.2± 3.6 ^e	35.4	32.9± 0.4 ^{a-d}	125.7	156.3
F-107	12.4± 1.7 ^e	47.4	32.5± 1.7 ^{a-d}	127.3	147.5
F-108	9.9± 0.6 ^e	34.2	29.3± 0.2 ^{a-d}	100.6	145.7
F-109	7.3± 2.7 ^e	27.3	31.8± 4.3 ^{a-d}	118.7	160.4
F-116	9.7± 5.1 ^e	35.5	34.8± 2.9 ^{a-c}	120.4	163.1
F-117	9.7± 2.6 ^e	35.5	34.9± 1.7 ^{a-c}	117.3	167.3
F-122	8.2± 1.8 ^e	31.6	29.0± 1.0 ^{a-d}	109.8	155
F-124	8.3± 2.3 ^e	30.8	33.0± 0.2 ^{a-d}	113.8	163.1
F-158	11.4± 4.1 ^e	42.3	30.5± 1.6 ^{a-d}	99.5	153.3
F-204	10.6± 2.6 ^e	38.1	34.3± 1.2 ^{a-d}	122.6	156.5

F-330	9.1± 1.0 ^e	33.3	33.0± 3.0 ^{a-d}	115.8	162
F-353	9.2± 1.0 ^e	34.0	31.0± 4.1 ^{a-d}	114.4	152.2
F-357	10.9± 3.9 ^e	48.6	31.8± 1.2 ^{a-d}	108.0	171.8
F-377	9.9± 2.5 ^e	38.5	4.0± 1.2 ^e	17.9	86.2
F-424	10.9± 1.6 ^e	37.9	27.1± 4.9 ^{c-d}	90.6	140.5
F-471	6.8± 4.6 ^e	25.5	35.1± 6.8 ^{a-c}	129.3	171.8
Media	9.02		31.1		

na: dato no disponible

Tabla 6. Correlación entre la supervivencia, Índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE), elongación relativa de la planta (RSE) y índice de crecimiento relativo (RGI) en condiciones de subemergencia.

Parámetros	Supervivencia (S)	Índice de elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	Elongación relativa de la planta (RSE)	Índice de crecimiento relativo (RGI)
Supervivencia (S)	1				
Índice de elongación (IE)	-0.14	1			
Porcentaje elongación (PSE)	-0.15	0.86	1		
Elongación relativa de la planta (RSE)	-0.14	0.67	0.48	1	
Índice de crecimiento relativo (RGI)	-0.17	-0.01	-0.02	0.21	1

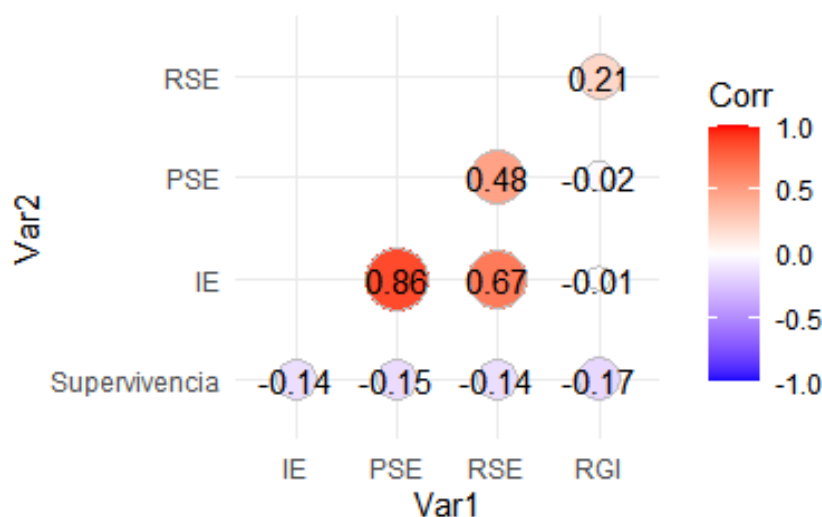


Figura 19. Matriz de correlación entre la supervivencia y los parámetros de elongación.

12.2.3. Análisis de clúster por K- Medias y Jerárquico

El agrupamiento por K- medias y el aglomerativo jerárquico sugirió clasificar en tres grupos los genotipos de arroz (Figura 20 y 21). El agrupamiento por K-medias representó el 77.3% de la variabilidad de los datos, en donde se observó que los genotipos que conforman los grupos (I) y (III) parecen tener cierta relación de similitud entre sus rasgos, contrario al grupo (II) que no evidenció ninguna relación de similitud con los demás grupos. De acuerdo al grafico de coordenadas paralelas se puede afirmar que, los genotipos del grupo (I) y (III) mostraron valores de media muy similares en cuanto a supervivencia (S), índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE) y elongación relativa de la planta (RSE), pero difieren en cuanto el índice de crecimiento relativo (RGI). En contraste con el grupo (II), este parece estar caracterizado por presentar altos valores de supervivencia, pero bajos valores de IE, PSE, RSE y un RGI levemente alto.

El agrupamiento jerárquico por el método de enlace completo arrojó un coeficiente de aglomeración de distancia de 0.86, reflejando una fuerte similitud entre el agrupamiento de los genotipos. Conformando un dendrograma con tres grupos: el grupo (I) con 1 genotipo (agrupamiento que parece ser más un dato atípico), el grupo (II) con 11 genotipos y el grupo (III) con 32 genotipos. En este sentido y teniendo en cuenta el análisis anterior, el grupo (I) parece estar caracterizado por rasgos asociados a la tolerancia la subemergencia, mientras que el grupo (II) y (III) con los susceptibles a esta. Esto concuerda con los anteriores resultados, ya que el único genotipo que presentó mejor respuesta en ese momento frente al estrés fue el F-377.

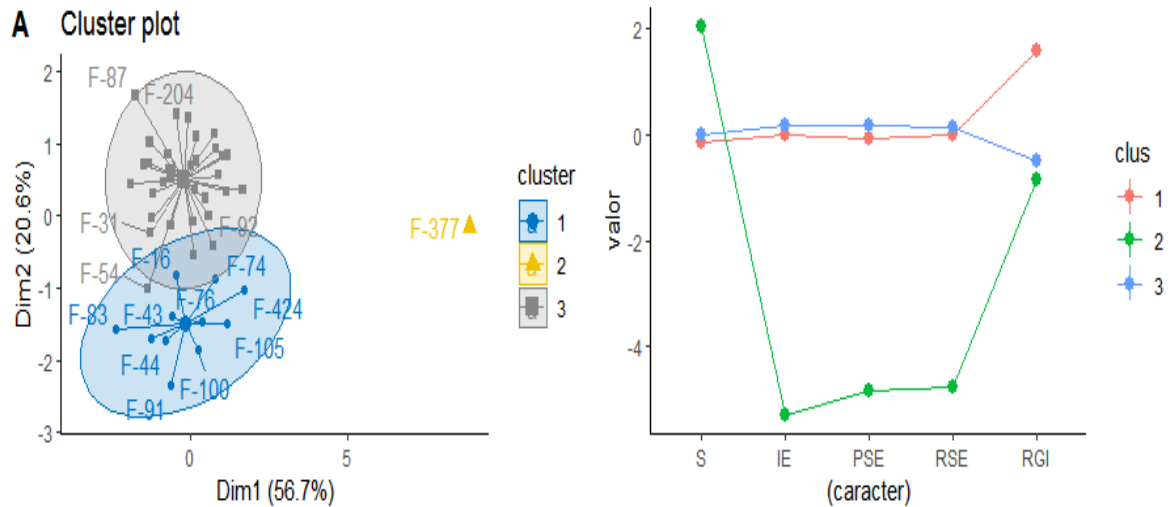


Figura 20. Análisis *K-means clustering* en los genotipos. La gráfica de coordenadas paralelas representa las medias de los grupos para cada variable

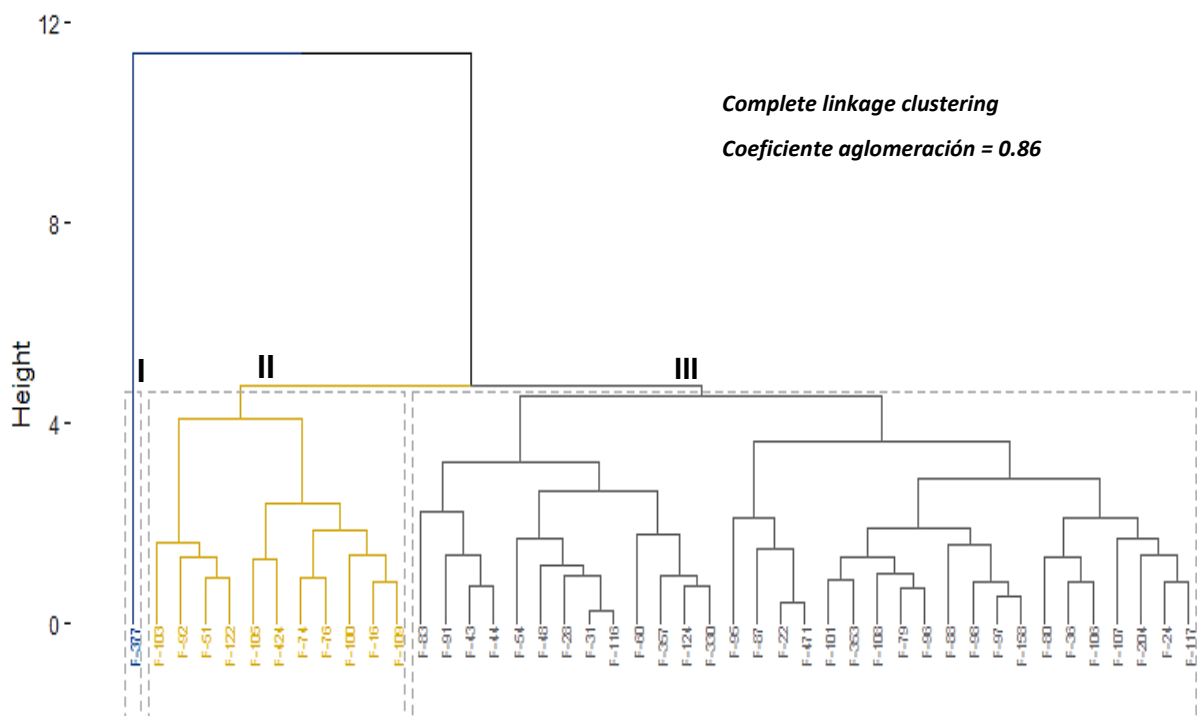


Figura 21. Dendrograma jerárquico aglomerativo con similitud de distancia euclídea y por el método *Complete linkage*.

13. DISCUSIÓN

13.1. Tolerancia a la germinación anaerobia

La capacidad del arroz para tolerar inundaciones durante la germinación anaerobia y el establecimiento temprano de plántulas, es un rasgo importante para garantizar el éxito de un sistema de siembra directa (Ella *et al.*, 2010; Angaji *et al.*, 2010). Se han realizado varios esfuerzos por comprender los mecanismos que confieren tolerancia a la germinación anaerobia (Yamauchi *et al.*, 1996; Ismail *et al.*, 2009; Su *et al.*, 2021). Hasta la fecha, los rasgos fenotípicos más importantes y utilizados para la identificación de genotipos tolerantes han sido la elongación del coleóptilo y la tasa de supervivencia de las plántulas (Jiang *et al.*, 2006; Ismail *et al.*, 2009; Septiningsih *et al.*, 2013b; Ghosal *et al.*, 2019). Estos rasgos son eficientes en términos de clasificación y reproducibilidad, debido a que permiten discriminar de manera fácil y eficaz los genotipos tolerantes de los sensibles. Sin embargo, se han encontrado otros rasgos asociados con esta tolerancia, entre estos, se han destacado rasgos cualitativos asociados con el coleóptilo (Yang *et al.*, 2019), la raíz (Miro *et al.*, 2017; Bui *et al.*, 2019) y la hoja (Darko *et al.*, 2021).

Los genotipos tolerantes pueden sobrevivir a la germinación anaerobia porque, a diferencia de los genotipos susceptibles, muestran una mejor capacidad de germinación y elongación del coleóptilo (Ma *et al.*, 2020). La rápida elongación del coleóptilo permite a las plántulas alcanzar la superficie de agua para mejorar el intercambio de aire en los tejidos sumergidos y, por lo tanto, poder continuar con su crecimiento y desarrollo (Su *et al.*, 2021). La emergencia del coleóptilo en genotipos tolerantes, ha sido reportada a partir del tercer o cuarto día (Ismail *et al.*, 2009; Alam *et al.*, 2020). Sin embargo, en otros estudios, se ha reportado a partir del quinto o sexto día (Miro *et al.*, 2017; Su *et al.*, 2021). En este trabajo, se observó a partir del octavo día y emergencia de la plántula sobre el agua, a los 12 días de inundación. Diferentes estudios han afirmado que el mecanismo de tolerancia a la germinación anaeróbica es regulado por la síntesis de etanol por fermentación (Pearce *et al.*, 1992), por la actividad de enzimas α -amilasas en la degradación de almidón

(Huang *et al.*, 2000) y por proteínas expansinas (Kim *et al.*, 2018). A su vez, por la inducción del etileno en la elongación del coleóptilo (Ismail *et al.*, 2009, 2013), cuando este se encuentra sobre las partes del agua con mejor disponibilidad de oxígeno y permite un mejor crecimiento del coleóptilo.

En este estudio, los genotipos mostraron diferentes respuestas a la germinación anaerobia en términos de porcentaje de supervivencia. La inundación en la germinación tuvo un efecto significativo en la supervivencia de los genotipos durante la primera y segunda evaluación, con una mayor afectación en la segunda evaluación (Ismail *et al.*, 2009). Esta respuesta, puede ser dada como la posible interacción entre el genotipo y el ambiente y, a su vez por la variación entre factores genéticos y abióticos que influyeron en el desarrollo y supervivencia de las plantas (Santibáñez *et al.*, 2009). Estudios previos han reportado que el aumento en la tasa de supervivencia en las plantas, es determinado por climas levemente fríos y con mayor incidencia de la luz solar, debido a que generan mayor disponibilidad de oxígeno en el agua y, por lo tanto, una mejor actividad de la fotosíntesis para salir del agua (Colmer *et al.*, 2014; Baltazar *et al.*, 2019). De la misma manera, se ha reportado que, la temperatura y el envejecimiento de la semilla afectan la supervivencia de las semillas en condiciones anaeróbicas (Das *et al.*, 2009). Ella *et al.*, (2010) evidenciaron que cuando la temperatura del agua es entre los 24 a 26 °C y las semillas son recién cosechadas, se obtienen mejores supervivencias.

Se identificaron tres genotipos (F-83, F-24 y F-313) con porcentajes de supervivencia que oscilaron entre el 75,7% y el 76,8%, estos genotipos fueron clasificados como moderadamente tolerantes a la germinación anaerobia de acuerdo al SES (IRRI, 2013) y Angaji *et al.*, (2010). Estos resultados son consistentes con otros estudios (Septiningsih *et al.*, 2013b; Hsu y Tung, 2015; Darko *et al.*, 2021), en donde también se han identificado genotipos tolerantes a este tipo de estrés, con porcentajes de supervivencia superiores al 70 %. Genotipos tolerantes a la AG como Kharsu 80A (Baltazar *et al.*, 2019), Ma-Zhan Red (Septiningsih *et al.*, 2013) y Khao Hlan On (Angaji *et al.* 2010), se han utilizado para

la identificación de QTL asociados con la tolerancia a la germinación anaerobia (Hsu y Tung, 2015; Baltazar *et al.*, 2019). Por lo tanto, los tres genotipos identificados en este trabajo, podrían usarse a futuro como donantes potenciales de genes de tolerancia a la germinación anaerobia en los programas de mejoramiento de arroz. Sin embargo, estos deben explorarse y validarse más a fondo mediante el uso de otros rasgos de selección, además de validar su respuesta en diferentes estaciones y entornos.

13.2. Tolerancia a la subemergencia en desarrollo temprano vegetativo.

La identificación de genotipos tolerantes a la subemergencia mediante el uso de marcadores morfofisiológicos y moleculares, es fundamental para el diseño de programas de mejoramiento efectivos (Barik *et al.*, 2020). Los genotipos de arroz mostraron respuestas significativamente variables al estrés por subemergencia en términos de supervivencia y caracteres asociados con la elongación (IE, PSE, RSE, RGI) (Fukao *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2014). El genotipo con mejor comportamiento a la subemergencia fue el F-377, el cual obtuvo una supervivencia de 76,9% y un Índice de elongación de 4.0 cm. Además, la elongación relativa de la planta (RSE) fue menor comparación con los demás genotipos (86,2%). Valores de RSE inferiores del 100%, dan como respuesta un menor crecimiento bajo subemergencia, lo cual es indicativo de tolerancia en los genotipos (Toojinda *et al.*, 2003; Kaushal *et al.*, 2018). El análisis por agrupamiento proporcionó una clasificación clara y permitiente de los genotipos en este trabajo, agrupando el genotipo F-377 dentro del grupo (I), con rasgos asociados a la tolerancia a la subemergencia, mientras que los grupos (II) y (III) conformado por los genotipos con rasgos asociados a la susceptibilidad.

El aumento de la elongación de los genotipos como medida de respuesta al estrés por subemergencia, está asociado con la susceptibilidad a inundaciones repentinas (Sarkar y Bhattacharjee, 2011). Los genotipos susceptibles gastan sus reservas

energéticas para alargar sus hojas y facilitar la difusión de oxígeno en sus tejidos (Hattori *et al.*, 2009). Sin embargo, estos mueren a los pocos días de bajar los niveles de agua como consecuencia de la deficiencia energética para lograr recuperarse (Fukao *et al.*, 2006). Al disminuir los niveles de agua, las plantas sufren deshidratación por la transición de un ambiente anóxico a un ambiente oxigenado, que da como resultado la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) (IRRI, 2006). Este estrés, induce al marchitamiento y desecación en las hojas de los genotipos susceptibles y, posteriormente a la muerte de la planta (Fukao *et al.*, 2011), comportamiento que se observó en los genotipos susceptibles del presente trabajo.

Los genotipos que muestran un crecimiento restringido de tallos y hojas bajo inundación y una rápida recuperación posterior al estrés, suelen ser más tolerantes a la subemergencia (Setter y Laureles, 1996; IRRI, 2006; Sarkar *et al.*, 2014). Esta respuesta subyace por el manejo de las reservas de carbohidratos para mantener sus funciones vitales durante y después de la inundación (Xu *et al.*, 2006). El genotipo F-377 mostró un crecimiento limitado de brotes bajo subemergencia y una moderada recuperación después que se retiró el agua. Asimismo, este bajo crecimiento estuvo relacionado con una mayor tasa de supervivencia (Singh *et al.*, 2014; Goswami *et al.*, 2017; Afrin *et al.*, 2018). En diferentes estudios se ha reportado una correlación negativa entre elongación de brotes y la tasa de supervivencia de la planta (Toojinda *et al.*, 2003; Singh *et al.*, 2014; Bui *et al.*, 2019; Barik *et al.*, 2020). Un menor crecimiento bajo el agua reduce el agotamiento de reservas energéticas, lo que resulta beneficioso para la supervivencia de las plantas después que disminuyen los niveles de agua.

El mecanismo de tolerancia a la subemergencia en inundaciones repentinas ha sido reportado previamente (Xu *et al.*, 2006; Fukao *et al.*, 2006; Fukao y Bailey-Serres, 2008). Este mecanismo reside por la presencia del locus SUB1 en genotipos tolerantes, específicamente por el gen SUB1A que promueve la estrategia de quiescencia bajo agua (Xu *et al.*, 2006). Durante la subemergencia, el gen SUB1A

restringe la producción de etileno y la señalización giberelinas (GA), lo que da como resultado, una inhibición de alargamiento de brotes y un menor consumo de carbohidratos (Fukao y Bailey-Serres, 2008; Fukao *et al.*, 2011). De esta manera, las reservas energéticas se mantienen altas y permiten a las plantas sobrevivir por periodos de tiempo más largos que las plantas que carecen de este gen (Xu *et al.*, 2006).

También, parece ser que el gen SUB1A está involucrado en la recuperación de las plantas posterior a la inundación, al inhibir la acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y prevenir el daño oxidativo en los tejidos (Fukao *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2014). La expresión del gen SUB1A en genotipos de arroz tolerantes modera el déficit hídrico y la desecación de las hojas después de la subemergencia, lo que mejora la supervivencia de las plantas. Es posible que la tolerancia encontrada en el genotipo F-377 pueda estar asociada por la expresión del gen SUB1A o por la interacción de otros genes dentro del mismo locus SUB1 (Niroula *et al.*, 2012). Es importante identificar las razones que conducen a esta adaptación, en los aspectos morfológicos, fisiológicos y moleculares, que permitan transferir estas características a genotipos que no las poseen a través de técnicas de mejoramiento genético.

14. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

14.1. Conclusiones

- Si bien se sabe que el estrés generado por inundación tiene un efecto significativo sobre el desarrollo del cultivo de arroz, los hallazgos de este trabajo muestran que, los 120 genotipos evaluados ponen en evidencia la existencia de variabilidad fenotípica en respuesta al estrés por subemergencia durante sus estados iniciales del desarrollo fenológico.
- La supervivencia de los genotipos durante la germinación anaerobia, fue mayor en los que mostraron una rápida germinación y emergencia de plántulas sobre la superficie del agua.
- Entre las respuestas dadas de los genotipos durante desarrollo vegetativo V4, se encontró que los genotipos que evidenciaron mejor supervivencia, fueron los que presentaron un menor crecimiento bajo el agua y una rápida recuperación posterior a la inundación.
- La valoración de los genotipos por supervivencia permitió identificar cuatro genotipos (F-83, F-24, F-313 y F-377) promisorios para la tolerancia a la subemergencia, los cuales constituyen una base para futuras investigaciones.
- Los genotipos y rasgos fenotípicos identificados en este trabajo, podrían emplearse en mayor medida para el desarrollo de trabajos futuros en el programa nacional de mejoramiento de arroz.

14.2. Recomendaciones

- Es necesario continuar estudios con los genotipos que se clasificaron como promisorios, considerando variables fisiológicas, bioquímicas y asociadas con el rendimiento, que validen las respuestas fenotípicas encontradas en los genotipos. Así, se generarían datos fenotípicos más precisos que contribuirán en la determinación de la estabilidad y adaptabilidad de los genotipos al estrés por subemergencia.
- Se sugiere la caracterización molecular de los genotipos de arroz, con el propósito de identificar a futuro genes implicados en los mecanismos de tolerancia a la subemergencia. Los cuales podrían ser incorporados a otros materiales de importancia agronómica mediante técnicas de mejoramiento genético convencional o biotecnológico y, de esta manera, sería posible el desarrollo de nuevos cultivares adaptados a las condiciones agroclimáticas de los Llanos Orientales colombianos.
- Los materiales que en su momento presentaron bajos porcentajes de germinación y no fueron evaluados en este trabajo, podrían poseer características asociadas con la tolerancia a la subemergencia. Por lo tanto, se recomienda incluir estos materiales en posteriores evaluaciones para detección de fuentes.

15. BIBLIOGRAFÍA

Afrin W, Nafis, MH, Hossain MA, Islam, MM, Hossain MA. 2018. Responses of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to different levels of submergence. *Comptes rendus biologies*, 341(2):85-96.

Alam R, Hummel M, Yeung E, Locke AM, Ignacio JCI, Baltazar MD, ... y Bailey-Serres J. 2020. Flood resilience loci SUBMERGENCE 1 and ANAEROBIC GERMINATION 1 interact in seedlings established underwater. *Plant Direct*, 4(7): e00240.

Anami, BS, Malvade N, Palaiah S. 2020. Classification of yield affecting biotic and abiotic paddy crop stresses using field images. *Information Processing in Agriculture*, 7(2), 272-285.

Angaji S, Septiningsih EM, Mackill DJ, Ismail AM. 2010. QTLs associated with tolerance of anaerobic conditions during germination in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 172:159–168.

Azarin KV, Usatov AV, Kozyrev PI. 2017. Molecular Breeding of Submergence-tolerant Rice. *Annual Research & Review in Biology*, 1-10.

Baltazar MD, Ignacio JCI, Thomson MJ, Ismail AM, Mendioro MS, Septiningsih EM. 2019. QTL mapping for tolerance to anaerobic germination in rice from IR64 and the aus landrace Kharsu 80A. *Breeding science*, 69(2): 227-233.

Bhattacharjee S. 2008. Calcium-dependent signaling pathway in the heat-induced oxidative injury in *Amaranthus lividus*. *Biologia Plantarum*, 52(1):137-140.

Barik J, Kumar V, Lenka SK, Panda D. 2020. Assessment of variation in morpho-physiological traits and genetic diversity in relation to submergence tolerance of five indigenous lowland rice landraces. *Rice Science*, 27(1):32-43.

Becerra IC, Díaz AM, García ER, Giraldo JA, Maluendas AV, Quintero LE, Reina DM, Ortigón MR, Samacá HA, Viveros Js. 2018. Análisis situacional cadena productiva del arroz en Colombia. Bogotá: UPRA.

Bailey- Serres J, Voesenek LACJ. 2009. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 313–339.

Bui LT, Ella ES, Dionisio-Sese ML, Ismail AM. 2019. Morpho-Physiological Changes in Roots of Rice Seedling upon Submergence. *Rice Science*, 26(3):167-177.

Catling D. 1992. Rice in deep water. London: MacMillan Press Ltd.

Colmer TD, Pedersen O. 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. *New Phytologist*, 177(4):918-926.

Colmer TD, Voesenek AC. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36(8):665-681.

Colmer TD, Armstrong W, Greenway H, Ismail AM, Kirk GJ, Atwell BJ. 2014. Physiological mechanisms of flooding tolerance in rice: transient complete submergence and prolonged standing water. In *Progress in botany* pp. 255-307

DANE-FEDEARROZ. 2019. Encuesta de Arroz Mecanizado (ENAM). Boletín técnico segundo semestres 2018. Departamento Administrativo Nacional de Estadística y Federación Nacional de Arroceros. Bogotá, Colombia.

DANE-FEDEARROZ. 2020. Encuesta de Arroz Mecanizado (ENAM). Boletín técnico segundo semestre 2020. Departamento Administrativo Nacional de Estadística y Federación Nacional de Arroceros. Bogotá, Colombia

DANE-FEDEARROZ. 2021. Encuesta de Arroz Mecanizado (ENAM). Boletín técnico primer semestre 2021. Departamento Administrativo Nacional de Estadística y Federación Nacional de Arroceros. Bogotá, Colombia

Darko AM, Ipinyomi SO, Abe A, Adjah KL., Aculey P, Kwame BR, Manneh B. 2021. Genetic variability for and tolerance to anaerobic germination in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Crop Improvement*, 35(6):832-847.

Degiovanni V, Berrio LE, Charry RE. 2010. Origen, taxonomía, anatomía y morfología de la planta de arroz (*Oryza sativa* L). En: Degiovanni V, Martínez CP, Motta F(Editores). Producción Eco-Eficiente del arroz en América Latina. Tomo I. ISBN 978-958-694-103-7. p.50-53

Dinámica del sector arrocero de los llanos orientales de Colombia 1999 – 2011. FEDEARROZ – Fondo Nacional del Arroz. ISBN: 978-958-99277-2-4, primera edición: noviembre de 2011.

Duque-Ortiz S, Hernández- Escobar NC, Ortiz-Bohórquez P, Toro-Hincapié A, Forero-Esquivel O, Pulido Castrillón AA, Ramos-Monroy HG, Días-Toro AM, Velásquez- Zabaleta MA. 2018. Línea base cadena productiva del cultivo de arroz. Bogotá: UPRA.

Das KK, Panda D, Sarkar RK., Reddy JN, Ismail AM. 2009. Submergence tolerance in relation to variable floodwater conditions in rice. *Environ. Exp. Bot.* 66: 425–434

Ella ES, Dionisio-Sese ML y Ismail AM. 2010. Proper management improves seedling survival and growth during early flooding in contrasting rice genotypes. *Crop Science*, 50(5), 1997-2008.

Ella ES, Dionisio-Sese ML, Ismail AM. 2011. Seed pre-treatment in rice reduces damage, enhances carbohydrate mobilization and improves emergence and seedling establishment under flooded conditions. *AoB PLANTS*, 2011.

Emerick K, Ronald PC. 2019. Sub1 rice: Engineering rice for climate change. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 11(12): 034637

FAO-RAP. 2001. Informe de la Conferencia de Asia y el Pacífico de la FAO sobre alerta temprana, prevención, preparación y gestión de desastres en la alimentación

y la agricultura. Oficina Regional de la FAO para Asia y el Pacífico, Chiangmai, Tailandia, APDC / 01/11 Rep. Pp. 321–36

FAO. 2004. Arroz y la nutrición humana. Año Internacional del arroz 2004 el arroz es vida

FINAGRO. 2020. Cultivo de arroz. Unidad de Gestión de Riesgos Agropecuarios-UGRA.

Fukao T, Xu K, Ronald PC, Bailey-Serres J. 2006. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *The Plant Cell*, 18(8): 2021-2034.

Fukao T, Bailey-Serres J. 2008. Submergence tolerance conferred by Sub1A is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(43): 16814-16819.

Fukao T, Yeung E, y Bailey-Serres J. 2011. The submergence tolerance regulator SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *The Plant Cell*, 23(1): 412-427.

Gonzales AC. 2020. Plan de ordenamiento productivo: Análisis situacional de la cadena productiva del arroz. Bogotá: UPRA.

Ghosal S, Casal C, Quilloy FA., Septiningsih EM., Mendioro MS, Dixit S. 2019. Deciphering genetics underlying stable anaerobic germination in rice: phenotyping, QTL identification, and interaction analysis. *Rice*, 12(1): 1-15.

Goswami S, Labar R, Paul A, Adak MK, Dey N. 2015 Physio-Biochemical and Genetic Exploration for Submergence Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.) Landraces with Special References to Sub1 Loci. *American Journal of Plant Sciences*, 6:1893-1904.

Goswami S, Kar RK, Paul A, Dey N. 2017. Genetic potentiality of indigenous rice genotypes from Eastern India with reference to submergence tolerance and Deep water traits. *Current Plant Biology*, 11:23-32.

Grass Phylogeny Working Group, Barker NP, Clark LG, Davis JI, Duvall MR, Guala GF, ... Mathews SY. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 373-457.

Hair JF, Anderson RE, Tatham RI, Black WC. 1992. Multivariate data analysis, 3rd Edition, New York, NY: MacMillan Publishing Co.

Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, Song XL, Kawano R, Sakakibara H. 2009. The ethylene response factors *SNORKEL1* and *SNORKEL2* allow rice to adapt to deep water. *Nature*, 460:1026–1030

Huang J, Takano T, Akita S. 2000. Expression of alpha-expansin genes in young seedlings of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 211: 467–473.

Hsu SK, Tung CW. 2015. Genetic mapping of anaerobic germination-associated QTLs controlling coleoptile elongation in rice. *Rice*, 8(1):1-12.

IDEAM. 2005. Atlas Climático de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá D.C

Iftekharuddaula KM, Ghosal S, Gonzaga ZJ, Amin A, Barman HN, Yasmeen R., ... Septiningsih, EM. 2016. Allelic diversity of newly characterized submergence-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) germplasm from Bangladesh. *Genetic resources and crop evolution*, 63(5), 859-867.

Ismail AM, Ella ES, Vergara GV, Mackill DJ. 2009. Mechanisms associated with tolerance to flooding during germination and early seedling growth in rice (*Oryza sativa*). *Annals of Botany*, 103(2):197-209.

Ismail AM. 2018. Submergence tolerance in rice: resolving a pervasive quandary. *New Phytologist*, 218(4):298-1300.

IRRI I. 2006. Stress and disease tolerance: Breeding for submergence tolerance. International Rice Research Institute.

IRRI. 2013. Standard evaluation system for rice (SES). International Rice Research Institute, Philippine, 1-45.

Jackson MB, Armstrong W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1(03):274-287.

Jiang L, Liu S, Hou M, Tang J, Chen L, Zhai H, Wan J. 2006. Analysis of QTLs for seed low temperature germinability and anoxia germinability in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 98:68–75.

Kaushal L, Ulaganathan K, Shenoy V, Balachandran SM. 2018. Geno-and phenotyping of submergence tolerance and elongated uppermost internode traits in doubled haploids of rice. *Euphytica*, 214(12):233.

Kretzschmar T, Pelayo MAF, Trijatmiko KR, Gabunada LFM, Alam R, Jimenez R, Mendioro MS, Slamet-Loedin IH, Sreenivasulu N, Bailey-Serres J, Ismail AM, Mackill DJ, Septiningsih EM. 2015. A trehalose-6-phosphate phosphatase enhances anaerobic germination tolerance in rice. *Nat Plants* 1:15124

Kim SM, Reinke RF. 2018. Identification of QTLs for tolerance to hypoxia during germination in rice. *Euphytica*, 214(9):1-10.

Kuroha T, Ashikari M. 2020. Molecular mechanisms and future improvement of submergence tolerance in rice. *Molecular Breeding*, 40:1-14.

Kurokawa Y, Nagai K, Huan PD, Shimazaki K, Qu H, Mori Y, Toda Y, Kuroha T, Hayashi N, Aiga S, Itoh JI, Yoshimura A, Sasaki-Sekimoto Y, Ohta H, Shimojima M, Malik AI, Pedersen O, Colmer TD, Ashikari M. 2018. Rice leaf hydrophobicity and

gas films are conferred by wax synthesis gene (LGF1) and contribute to flood tolerance. *New Phytol* 218(4):1558–1569.

Lee KW, Chen PW, Lu CA, Chen S, Ho T HD, Yu SM. 2009. Coordinated responses to oxygen and sugar deficiency allow rice seedlings to tolerate flooding. *Sci. Signal.* 2, ra61.

Li JJ, Xiao YL, Xiao GY. 2012. Selection of submergence tolerant homozygous line by STS marker and twice submergence stress. *Journal of Integrative Agriculture*, 11(12), 1940-1947. doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60450-X

Luo FL, Nagel KA, Scharr H, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. 2011. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after de-submergence: a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. *Annals of Botany*, 107(1):49-63.

Ma M, Cen W, Li R, Wang S, Luo J. 2020. The molecular regulatory pathways and metabolic adaptation in the seed germination and early seedling growth of rice in response to low O₂ stress. *Plants*, 9(10):1363.

Mackill DJ, Coffman WR, Garrity DP. 1996. Rainfed lowland rice improvement. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute. p. 242.

Mackill DJ, Ismail AM, Singh U S., Labios RV, Paris TR. 2012. Development and rapid adoption of submergence-tolerant (Sub1) rice varieties. *Advances in agronomy*, 115:299-352.

Magneschi L, Perata P. 2009. Rice germination and seedling growth in the absence of oxygen. *Annals of Botany*, 103(2):181-196.

Masuduzzaman ASM, Haque M, Ahmed MME, Mohapatra CK. 2016. SSR marker-based genetic diversity analysis of tidal and flood prone areas in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Biotechnology & Biomaterials*, 6(3).

Miro B, Ismail AM. 2013. Tolerance of anaerobic conditions caused by flooding during germination and early growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in plant science*, 4:269

Miro B, Longkumer T, Entila FD, Kohli A, Ismail AM. 2017. Rice seed germination underwater: Morpho-physiological responses and the bases of differential expression of alcoholic fermentation enzymes. *Frontiers in plant science*, 8:1857.

Neeraja CN, Maghirang-Rodriguez R, Pamplon A, Heuer S, Collard BC, Septiningsih EM, ... Mackill DJ. 2007. A marker-assisted backcross approach for developing submergence-tolerant rice cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(6):767-776.

Niroula RK, Pucciariello C, Ho VT, Novi G, Fukao T, Perata P. 2012. SUB1A-dependent and-independent mechanisms are involved in the flooding tolerance of wild rice species. *The Plant Journal*, 72(2):282-293.

Nishiuchi S, Yamauchi T, Takahashi H, Kotula L, Nakazono M. 2012. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, 5(1):2.

Pathaichindachote W, Panyawut N, Sikaewtung K, Patarapuwadol S, Muangprom A. 2019. Genetic Diversity and Allelic Frequency of Selected Thai and Exotic Rice Germplasm Using SSR Markers. *Rice Science*, 26(6):393-403.

Pradhan B. 2015. Breeding for Submergence Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L) And Its Management (Thesis of doctor). University of Calcutta.

Pradhan SK, Barik SR, Sahoo J, Pandit E, Nayak DK, Pani DR, Anandan, A. 2015. Comparison of Sub1 markers and their combinations for submergence tolerance and analysis of adaptation strategies of rice in rainfed lowland ecology. *Comptes rendus biologies*, 338(10):650-659.

Panda D, Barik J. 2021. Flooding Tolerance in Rice: Focus on Mechanisms and Approaches. *Rice Science*, 28(1): 43-57.

Pedersen O, Rich SM, Colmer TD. 2009. Surviving floods: leaf gas films improve O₂ and CO₂ exchange, root aeration, and growth of completely submerged rice. *The Plant Journal*, 58(1):147-156.

Pearce DM, Hall KC, Jackson MB. 1992. The effects of oxygen, carbon dioxide and ethylene on ethylene biosynthesis in relation to shoot extension in seedlings of rice (*Oryza sativa*) and barnyard grass (*Echinochloa oryzoides*). *Annals of Botany*, 69(5):441-447.

Peña-Castro JM. 2014. Respuesta molecular de las plantas ante el estrés por inundación: lecciones aprendidas del gen SUB1A. *Revista fitotecnica mexicana*, 37(4) :325-337.

Pucciariello C, Perata P. 2013. Quiescence in rice submergence tolerance: an evolutionary hypothesis. *Trends in Plant Science*, 18(7):377-381.

Pucciariello C, Voesenek LA, Perata P, Sasidharan R. 2014. Plant responses to flooding. *Front. Plant Sci.* 5: 226.

Raha M. 2009. Marker Assisted Introgression of *sub1* Locus in Rice (Thesis master). Tamil Nadu Agricultural University, Coimbatore-3.

Rangel CH, JO, Sánchez CH, Lowy CP, Aguilar PM, Castillo A. 1995. Región de la Orinoquia. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.) *Colombia Diversidad Biótica* 1. pp. 239-254. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. D.C.

Sairam RK, Kumutha D, Ezhilmathi K, Deshmukh PS, Srivastava GC. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia plantarum*, 52(3):401.

Sandhu N, Yadav S, Kumar A. 2020. Advances in Developing Multigene Abiotic and Biotic Stress-Tolerant Rice Varieties. *In Abiotic Stress in Plants* (p. 371). IntechOpen.

Santibáñez AG, Castillo AS, Zavala HJ, Martínez OY, Hernández AM. 2009. Environmental Heterogeneity in a Xerophytic Shrubland. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (85):71-79

Sarkar RK, Reddy JN, Sharma SG, Ismail AM. 2006. Physiological basis of submergence tolerance in rice and implications for crop improvement, *Current Science*, vol. 91 pg. 899-906

Sarkar RK, Bhattacharjee, B. 2011. Rice genotypes with SUB1 QTL differ in submergence tolerance, elongation ability during submergence and re-generation growth at re-emergence. *Rice*, 5(1):1-11.

Sarkar RK, Das KK, Panda D, Reddy JN, Patnaik SSC, Patra BC, Singh DP. 2014. Submergence tolerance in rice: Biophysical Constraints, Physiological basis and Identification of Donors. Central Rice Research Institute, Cuttack, India. p.36

Samal R, Roy PS, Sahoo A, Kar MK, Patra BC, Marndi BC, Gundimeda JNR. 2018. Morphological and molecular dissection of wild rices from eastern India suggests distinct speciation between *O. rufipogon* and *O. nivara* populations. *Scientific reports*, 8(1):1-13.

Septiningsih EM, Pamplona AM, Sánchez DL, Neeraja CN, Vergara GV, Heuer S, Mackill DJ. 2009. Development of submergence-tolerant rice cultivars: The Sub1 locus and beyond. *Annals of Botany*, 103(2): 151-160.

Septiningsih EM, Collard BC, Heuer S, Bailey-Serres J, Ismail AM y Mackill, DJ. 2013a. Applying genomics tools for breeding submergence tolerance in rice. *Translational genomics for crop breeding*, 2:9-30

Septiningsih EM, Ignacio JC, Sendon PM, Sánchez DL, Ismail AM, Mackill DJ. 2013b. QTL mapping and confirmation for tolerance of anaerobic conditions during germination derived from the rice landrace Ma-Zhan Red. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(5):1357-1366.

Septiningsih EM, Mackill DJ. 2018. Genetics and breeding of flooding tolerance in rice. In *Rice Genomics, Genetics and Breeding*, 275-295

Septiningsih EM. 2016. Allelic diversity of newly characterized submergence-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) germplasm from Bangladesh. *Genetic resources and crop evolution*, 63(5):859-867.

Setter TL, Laureles, EV. 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 47(10):1551-1559.

Setter TL, Ramakrishanayya G, Ram PC, Singh BB, Mallik S, Roy JK, Kundu C, Laureles EV, Sarkarung S, Sarkar RK, Nayak SK. 1998. Physiology of rice: prospects for increasing tolerance to submergence. In: Proceedings of the International symposium on Rainfed Rice for sustainable food security. Central Rice Research Institute, Cuttack, India, pp. 349-369.

Steffens B, Kovalev A, Gorb SN, Sauter M. 2012. Emerging roots alter epidermal cell fate through mechanical and reactive oxygen species signaling. *Plant Cell* 24(8):3296–3306.

Singh S, Mackill DJ, Ismail AM. 2014. Physiological basis of tolerance to complete submergence in rice involves genetic factors in addition to the SUB1 gene. *Abor Plants*, 6.

Singh R. 2016. Assessment of Genetic Potential for Submergence Tolerance in *Indica* Rice (*Oryza sativa* L) (Thesis Master). Bihar Agricultural University, Sabour, Bhagalpur.

Singh A, Septiningsih EM, Balyan HS, Singh NK, Rai V. 2017. Genetics, physiological mechanisms and breeding of flood-tolerant rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physiology*, 58(2):185-197.

Su L, Yang J, Li D, Peng Z, Xia A, Yang M, ... Guo T. 2021. Dynamic genome-wide association analysis and identification of candidate genes involved in anaerobic germination tolerance in rice. *Rice*, 14(1):1-22.

Toojinda T, Siangliw M, Tragoonrung S y Vanavichit A. 2003. Molecular genetics of submergence tolerance in rice: QTL analysis of key traits. *Annals of Botany*, 91(2), 243-253.

Xu K, Mackill DJ. 1996. A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9. *Molecular Breeding*, 2(3):219-224.

Xu K, Xu X, Fula T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, ... Mackill DJ. 2006. Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 442(7103):705-708.

Yamauchi M, Aguilar AM, Vaughan DA, Seshu DV. 1993. Rice (*Oryza sativa* L.) germplasm suitable for direct sowing under flooded soil surface. *Euphytica*, 67(3): 177-184.

Yang J, Sun K, Li D, Luo L, Liu Y, Huang M, ... Guo T. 2019. Identification of stable QTLs and candidate genes involved in anaerobic germination tolerance in rice via high-density genetic mapping and RNA-Seq. *BMC genomics*, 20(1):1-15.

Yamauchi T, Colmer TD, Pedersen O, Nakazono M. 2018.Regulation of root traits for internal aeration and tolerance to soil waterlogging-flooding stress. *Plant Physiol* 176(2):1118–1130.

Zhang M, Lu Q, Wu W, Niu X, Wang C, Feng Y, Xu Q, Wang S, Yuan X, Yu H, Wang Y, Wei X. 2017. Association mapping reveals novel genetic loci contributing to flooding tolerance during germination in indica rice. *Front Plant Sci* 8:678

16.ANEXOS.

Anexo 1. Primera evaluación de la germinación anaerobia. Porcentaje de supervivencia de los 120 genotipos.

Genotipo	N° plantas germinadas	Supervivencia (%)
F-16	19	52.8
F-22	8	22.2
F-24	24	66.7
F-28	20	55.6
F-29	9	25.0
F-31	15	41.7
F-33	7	19.4
F-35	8	22.2
F-36	13	36.1
F-40	11	30.6
F-42	7	19.4
F-43	11	30.6
F-44	18	50.0
F-45	13	36.1
F-48	15	41.7
F-50	14	38.9
F-51	8	22.2
F-53	16	44.4
F-54	15	41.7
F-56	7	19.4
F-60	6	16.7
F-74	19	52.8
F-76	7	19.4
F-79	7	19.4
F-80	13	36.1
F-83	29	80.6
F-87	5	13.9
F-88	27	75.0
F-89	22	61.1
F-90	17	47.2
F-91	8	22.2
F-92	26	72.2
F-93	14	38.9
F-94	7	19.4
F-95	8	22.2
F-96	22	61.1
F-97	28	77.8
F-98	12	33.3
F-99	10	27.8
F-100	23	63.9
F-101	27	75.0
F-102	8	22.2
F-103	14	38.9
F-104	25	69.4
F-105	23	63.9

F-106	11	30.6
F-107	13	36.1
F-108	23	63.9
F-109	14	38.9
F-110	24	66.7
F-112	25	69.4
F-113	12	33.3
F-115	7	19.4
F-116	8	22.2
F-117	2	5.6
F-118	8	22.2
F-121	10	27.8
F-122	12	33.3
F-124	6	16.7
F-125	2	5.6
F-128	11	30.6
F-129	0	0.0
F-140	2	5.6
F-146	13	36.1
F-150	9	25.0
F-156	10	27.8
F-157	13	36.1
F-158	13	36.1
F-176	24	66.7
F-201	23	63.9
F-202	10	27.8
F-203	8	22.2
F-204	10	27.8
F-207	6	16.7
F-222	12	33.3
F-224	7	19.4
F-234	9	25.0
F-235	26	72.2
F-280	4	11.1
F-298	2	5.6
F-315	7	19.4
F-316	23	63.9
F-330	3	8.3
F-332	3	8.3
F-353	2	5.6
F-357	22	61.1
F-361	10	27.8
F-367	7	19.4
F-370	10	27.8
F-376	10	27.8
F-377	6	16.7
F-380	4	11.1
F-383	8	22.2
F-386	26	72.2
F-387	3	8.3
F-388	4	11.1
F-419	12	33.3
F-420	8	22.2
F-421	2	5.6
F-422	0	0.0
F-424	9	25.0

F-425	6	16.7
F-427	5	13.9
F-428	10	27.8
F-429	6	16.7
F-440	12	33.3
F-445	4	11.1
F-446	1	2.8
F-448	2	5.6
F-464	8	22.2
F-470	22	61.1
F-471	24	66.7
F-472	14	38.9
F-474	0	0.0
F-311	7	19.4
F-312	14	38.9
F-313	23	63.9
F-314	6	16.7
F-317	3	8.3
F-318	22	61.1

Anexo 2. Altura de planta de los 24 genotipos en condiciones control y subemergencia para la germinación anaerobia.

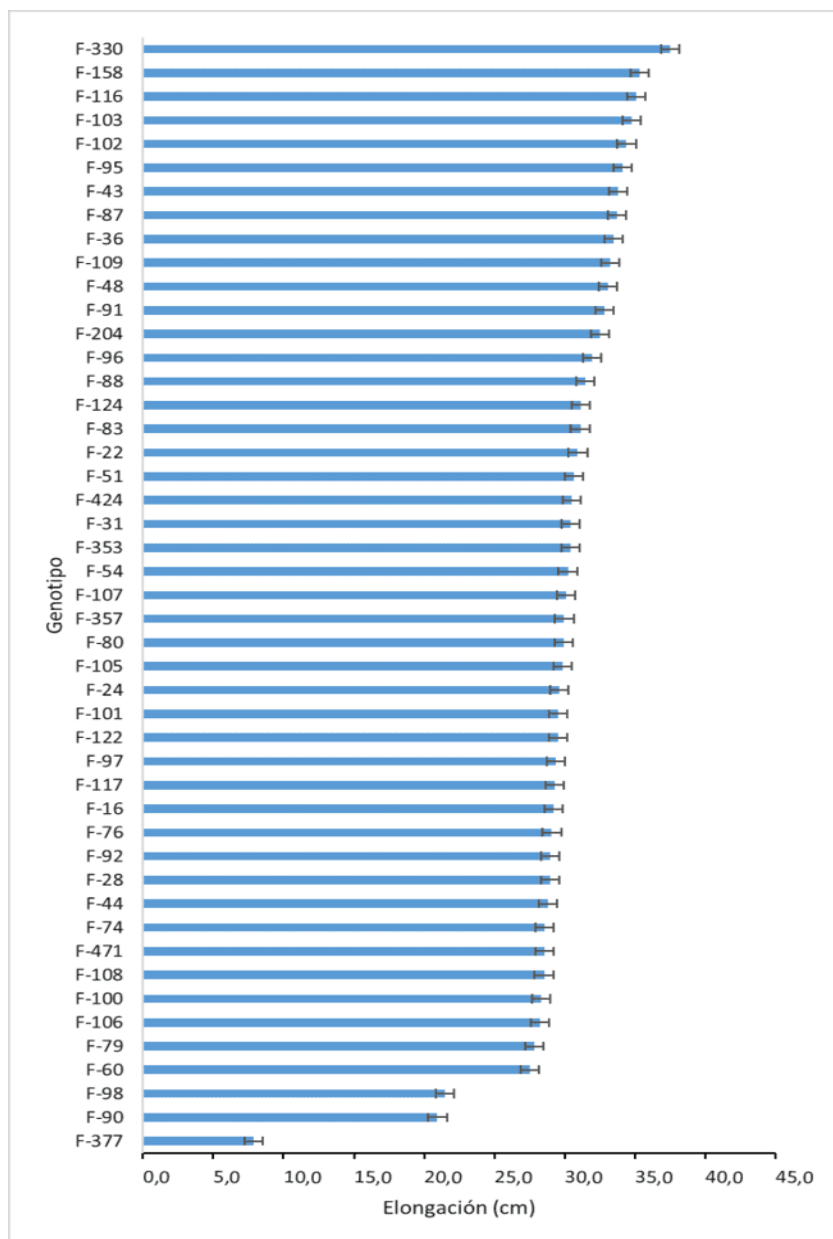
Genotipo	Altura de la planta (cm)	
	Control	Subemerg
F-24	21.9	20.4
F-83	24.0	25.8
F-88	27.2	19.7
F-89	24.1	18.3
F-92	22.2	21.4
F-96	25.3	24.7
F-97	26.4	24.5
F-100	25.2	22.2
F-101	24.4	17.2
F-104	27.0	22.1
F-105	25.8	20.6
F-108	26.0	19.6
F-110	22.0	21.4
F-112	25.2	20.6
F-176	23.7	20.8
F-201	29.5	19.3
F-235	32.2	25.8
F-316	26.3	22.2
F-357	24.6	16.6
F-386	23.2	21.5
F-470	25.1	22.1
F-471	25.2	22.4
F-313	25.7	23.1
F-318	25.9	25.2

Anexo 3. Primera evaluación desarrollo temprano vegetativo. Valores del porcentaje de supervivencia, altura de la planta y elongación total de los 120 genotipos para la tolerancia a la subemergencia.

Genotipo	Supervivencia (%)		Altura planta (cm)		Elongación total (cm)
	14 d	7 dr	14 d	7 dr	14 d
F-16	100	78.5	53.8	25.8	29.2
F-22	100	70.6	55.9	24.9	30.9
F-24	100	62.9	56.5	27.0	29.6
F-28	100	80.6	55.6	27.3	29.0
F-29	100	55.6	59.1	23.4	33.8
F-31	100	68.7	56.2	26.7	30.4
F-33	100	55.6	56.3	25.3	32.1
F-35	100	52.8	49.1	23.5	24.7
F-36	100	71.2	61.3	29.5	33.5
F-40	100	50.0	50.1	24.8	25.9
F-42	100	48.5	47.8	23.1	23.7
F-43	100	78.2	63.1	23.2	33.8
F-44	100	79.5	55.3	24.4	28.8
F-45	100	47.2	61.9	30.4	35.3
F-48	100	74.7	60.4	25.1	33.1
F-50	100	41.7	54.7	23.9	30.0
F-51	100	74.0	54.5	26.2	30.6
F-53	100	50.0	65.2	24.5	40.1
F-54	100	66.7	55.3	24.6	30.2
F-56	100	57.6	51.2	22.9	27.3
F-60	100	71.7	52.3	20.2	27.5
F-74	100	75.0	53.4	22.0	28.6
F-76	100	69.4	55.3	24.0	29.1
F-79	100	88.9	53.7	26.5	27.8
F-80	100	88.9	53.6	23.6	29.9
F-83	100	80.6	56.4	22.4	31.1
F-87	100	80.6	58.0	24.5	33.7
F-88	100	66.7	56.0	26.2	31.4
F-89	100	45.2	45.6	21.0	21.7
F-90	100	63.1	44.3	21.8	21.0
F-91	100	86.1	59.2	26.5	32.9
F-92	100	63.9	55.1	31.2	29.0
F-93	100	49.0	45.9	24.3	24.5
F-94	100	52.8	51.3	21.7	28.0
F-95	100	74.2	56.8	27.4	34.1
F-96	100	77.8	58.9	22.9	31.9
F-97	100	63.9	55.1	26.6	29.4
F-98	100	68.7	46.9	23.6	21.5
F-99	100	55.6	51.4	24.0	27.1
F-100	100	83.3	55.0	26.2	28.3
F-101	100	80.6	53.9	23.5	29.5
F-102	100	91.7	59.6	26.5	34.4
F-103	100	77.3	61.2	26.4	34.8
F-104	100	50.0	53.3	25.3	28.6
F-105	100	80.6	55.4	25.5	29.9
F-106	100	68.7	52.6	26.9	28.3
F-107	100	75.0	54.4	24.4	30.1

F-108	100	88.9	53.9	23.7	28.5
F-109	100	77.3	59.3	27.1	33.2
F-110	100	52.8	49.2	24.2	26.3
F-112	100	57.2	60.6	25.9	34.5
F-113	100	57.1	51.8	25.3	27.5
F-115	100	58.3	52.1	23.9	28.8
F-116	100	88.1	60.7	27.1	35.1
F-117	100	50.6	52.9	23.8	29.3
F-118	100	86.1	61.0	30.6	34.7
F-121	100	55.6	57.5	26.8	28.7
F-122	100	91.7	52.7	24.2	29.5
F-124	100	83.1	56.5	24.2	31.2
F-125	100	58.3	51.7	24.3	27.4
F-128	100	50.0	57.7	29.4	33.2
F-129	100	47.2	52.6	26.4	29.0
F-140	100	27.8	52.9	22.4	32.9
F-146	100	28.3	64.8	34.3	39.0
F-150	100	55.6	56.1	24.8	34.0
F-156	100	58.9	60.0	28.2	39.1
F-157	100	30.6	51.7	24.2	30.3
F-158	100	66.7	58.3	28.8	35.3
F-176	100	36.1	53.8	22.1	31.8
F-201	100	44.4	56.4	29.2	31.8
F-202	100	38.9	53.8	21.9	30.0
F-203	100	52.8	56.7	23.1	32.9
F-204	100	69.4	57.3	29.5	32.5
F-207	100	47.2	58.6	25.8	33.5
F-222	100	25.0	58.7	22.6	34.4
F-224	100	30.6	63.4	23.7	39.7
F-234	100	38.9	58.8	22.7	33.2
F-235	100	30.6	64.0	22.1	37.7
F-280	100	40.6	53.9	21.1	32.6
F-298	100	44.4	56.8	27.8	35.0
F-315	100	44.4	51.3	25.3	30.9
F-316	100	38.9	50.2	23.3	29.1
F-330	100	61.1	60.4	32.3	37.5
F-332	100	56.6	56.4	29.3	33.8
F-353	100	65.4	53.3	21.6	30.4
F-357	100	66.7	53.7	22.2	30.0
F-361	100	44.4	52.0	26.6	29.9
F-367	100	48.2	49.7	23.4	29.0
F-370	100	34.3	47.0	25.9	27.0
F-376	100	42.7	49.8	21.3	27.7
F-377	100	82.8	28.4	24.0	7.9
F-380	100	39.9	58.8	24.6	37.7
F-383	100	47.2	51.5	28.5	28.4
F-386	100	27.8	47.7	25.9	27.5
F-387	100	31.3	52.9	28.4	32.3
F-388	100	55.2	49.4	22.2	29.6
F-419	100	55.6	57.7	26.7	33.8
F-420	100	44.4	53.2	23.6	32.3
F-421	100	52.8	58.0	23.9	36.8
F-422	100	45.5	51.8	23.8	31.0
F-424	100	74.0	54.1	24.3	30.5
F-425	100	36.1	50.8	21.6	28.3
F-427	100	16.7	47.7	20.1	28.4

F-428	100	44.4	52.8	20.0	30.9
F-429	100	22.5	49.3	17.8	29.7
F-440	100	27.8	45.2	23.7	26.2
F-445	100	33.3	51.4	27.6	28.6
F-446	100	50.0	50.7	23.3	30.6
F-448	100	43.3	58.0	28.7	35.7
F-464	100	44.4	53.9	19.4	32.2
F-470	100	41.7	52.7	27.7	31.3
F-471	100	66.7	52.2	23.4	28.5
F-472	100	27.8	52.4	24.6	32.4
F-474	100	47.2	56.4	25.7	35.5
F-311	100	51.4	57.8	27.6	36.4
F-312	100	44.0	56.2	23.8	34.3
F-313	100	27.8	51.7	23.3	28.6
F-314	100	50.5	56.9	26.2	33.8
F-317	100	52.9	57.6	31.6	36.6
F-318	100	47.2	56.9	29.1	34.0



Anexo 4. Promedio de elongación de los 47 genotipos en la primera evaluación en etapa de desarrollo temprano vegetativo. Los datos se recopilaron después de los 14 días de submergencia seguido de los 7 días de recuperación.

Anexo 5. Altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación.

Genotipo	Altura (cm)	
	14d	7dr
F-16	61.8± 1.9 ^{h-p}	30.6± 3.7 ^{y-A}
F-22	64.8± 4.4 ^{a-j}	30.7± 4.4 ^{y-A}
F-24	62.6± 2.5 ^{f-o}	28.9± 2.4 ^{z-C}
F-28	67.0± 3.8 ^{a-d}	26.3± 2.6 ^{A-C}
F-31	65.7± 3.6 ^{a-h}	24.5± 2.6 ^C
F-36	66.1± 3.4 ^{a-g}	34.5± 3.8 ^y
F-43	66.7± 1.7 ^{a-e}	25.9± 3.5 ^{A-C}
F-44	67.4± 3.8 ^{a-c}	31.6± 10.0 ^{y-A}
F-48	67.8± 2.0 ^{a-b}	31.4± 2.9 ^{y-A}
F-51	63.9± 2.1 ^{a-l}	27.5± 2.8 ^{A-C}
F-54	64.9± 4.5 ^{a-i}	20.8± 1.9 ^C
F-60	58.3± 4.3 ^{p-u}	25.9± 2.3 ^{A-C}
F-74	62.1± 3.1 ^{g-p}	32.6± 1.8 ^{y-z}
F-76	61.4± 2.3 ^{i-q}	31.4± 1.3 ^{y-A}
F-79	58.6± 4.9 ^{o-u}	26.0± 3.6 ^{A-C}
F-80	60.9± 2.2 ^{i-r}	27.2± 6.5 ^{A-C}
F-83	60.7± 3.0 ^{j-r}	22.0± 3.8 ^C
F-87	68.0± 4.4 ^a	28.6± 4.4 ^{z-C}
F-88	56.0± 3.6 ^{t-w}	27.3± 6.8 ^{A-C}
F-90	53.2± 4.1 ^w	29.3± 0.0 ^{z-C}
F-91	62.7± 2.4 ^{e-n}	26.1± 2.4 ^{A-C}
F-92	56.4± 4.4 ^{s-w}	27.1± 3.5 ^{A-C}
F-95	63.8± 2.2 ^{b-l}	30.0± 3.4 ^{z-A}
F-96	61.5± 2.3 ^{i-q}	27.3± 1.4 ^{A-C}
F-97	61.7± 2.2 ^{h-p}	30.2± 2.0 ^{z-A}
F-98	58.3± 2.9 ^{p-u}	27.6± 4.0 ^{A-C}
F-100	59.2± 5.6 ^{m-t}	27.6± 3.7 ^{A-C}
F-101	58.1± 2.9 ^{p-u}	30.1± 5.5 ^{z-A}
F-102	54.6± 10.5 ^{u-w}	32.3± 2.8 ^{y-A}
F-103	53.2± 9.3 ^w	28.7± 3.2 ^{z-C}
F-105	57.1± 2.5 ^{r-w}	28.1± 4.6 ^{A-C}
F-106	61.0± 3.3 ^{i-r}	25.2± 3.5 ^{B-C}
F-107	59.9± 2.8 ^{l-t}	29.8± 3.5 ^{z-A}
F-108	60.6± 3.1 ^{k-r}	27.1± 2.4 ^{A-C}
F-109	60.9± 2.1 ^{i-r}	27.8± 5.6 ^{A-C}
F-116	66.2± 5.7 ^{a-f}	25.7± 3.4 ^{A-C}
F-117	66.5± 3.2 ^{a-f}	30.9± 6.0 ^{y-A}
F-122	57.5± 3.5 ^{q-v}	27.1± 4.0 ^{A-C}
F-124	64.1± 2.7 ^{a-k}	27.9± 2.6 ^{A-C}
F-158	63.4± 2.0 ^{c-l}	31.7± 2.2 ^{y-A}
F-204	64.0± 2.4 ^{a-k}	30.2± 4.1 ^{z-A}
F-330	63.7± 2.9 ^{b-l}	25.0± 3.8 ^{B-C}
F-353	60.2± 3.8 ^{k-s}	26.7± 4.7 ^{A-C}
F-357	53.4± 14.5 ^{v-w}	29.7± 3.5 ^{z-B}
F-377	42.0± 12.5 ^x	26.9± 2.1 ^{A-C}
F-424	59.1± 4.6 ^{n-t}	31.5± 2.8 ^{y-A}
F-471	63.2± 6.1 ^{d-m}	28.9± 3.9 ^{z-C}

CAPÍTULO 2. Artículo resultado de la investigación.

Artículo escrito en el formato Revista Orinoquia

Caracterización fenotípica de germoplasma de arroz (*Oryza sativa* L) por su respuesta bajo condiciones inducidas de subemergencia

Phenotypical characterization of rice (*Oryza sativa* L) germplasm by its response under submergence induced conditions

Caracterização fenotípica do germoplasma de arroz (*Oryza sativa* L) por sua resposta em condições de submersão induzida

Karla M. Sánchez-Lozano¹

¹Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de los Llanos, Villavicencio, Colombia

RESUMEN

Las inundaciones prolongadas junto con las variaciones climáticas y el deficiente drenaje de los suelos, generan condiciones de subemergencia que producen bajos porcentajes de germinación y un mal establecimiento de plantas en los cultivos de arroz. Por tal motivo y teniendo en cuenta que las variedades comerciales en Colombia no cuentan con tolerancia a inundaciones, se propuso determinar la respuesta a subemergencia en un panel de 120 genotipos pertenecientes a la colección de parentales del programa nacional de mejoramiento de arroz, en estados iniciales de desarrollo fenológico, mediante la evaluación de rasgos fenotípicos asociados con la tolerancia. Los genotipos mostraron diferencias significativas de supervivencia durante la germinación y el desarrollo vegetativo temprano en respuesta al estrés por inundación. Se identificaron tres genotipos (F-83, F-24, F-313) con tolerancia intermedia a la germinación anaerobia con porcentajes de supervivencia que variaron entre el 75,7% y el 76,7%. Adicional a esto, se identificó un genotipo (F-377) con tolerancia intermedia a la subemergencia durante el desarrollo vegetativo V4, el cual mostró un crecimiento limitado de brotes bajo el agua y una mejor recuperación en comparación a los genotipos susceptibles. Los genotipos identificados pueden considerarse fuentes promisorias de tolerancia a la inundación durante los estados iniciales del desarrollo fenológico para el programa nacional de mejoramiento genético.

Palabras clave: *inundación, germinación, tolerancia a la subemergencia, desarrollo fenológico, genotipos tolerantes*

ABSTRACT

Prolonged flooding, together with climatic variations and poor soil drainage, generate subemergence conditions that produce low germination percentages and poor plant establishment in rice crops. For this reason and taking into account that commercial varieties in Colombia do not have tolerance to flooding, it was proposed to determine the response to subemergence in a panel of 120 genotypes belonging the parental collection of the national rice breeding program, in initial stages of development phenological, by evaluating phenotypic traits associated with tolerance. The genotypes showed significant differences in survival during germination and early vegetative development in response to flood stress. Three genotypes (F-83, F-24, F-313) with intermediate tolerance to anaerobic germination with survival percentages that varied between 75.7% and 76.7% were identified. In addition to this, a genotype (F-377) with intermediate tolerance to subemergence during V4 vegetative development was identified, which showed limited underwater sprouting and better recovery compared to susceptible genotypes. The identified genotypes can be considered as promising sources of tolerance to flooding during the initial stages of phenological development for the national breeding program.

Keywords: *flooding, germination, submergence tolerance, phenological development, tolerant genotypes*

RESUMO

As inundações prolongadas, juntamente com as variações climáticas e a má drenagem do solo, geram condições de subemergência que produzem baixas porcentagens de germinação e mau estabelecimento das plantas nas lavouras de arroz. Por esta razão e levando em conta que as variedades comerciais na Colômbia não têm tolerância ao alagamento, propôs-se determinar a resposta à subemergência em um painel de 120 genótipos pertencentes à coleção parental do programa nacional de melhoramento de arroz, em estágios iniciais do desenvolvimento fenológico, por meio da avaliação de características fenotípicas

60 associadas à tolerância. Os genótipos apresentaram diferenças significativas na
61 sobrevivência durante a germinação e no desenvolvimento vegetativo inicial em
62 resposta ao estresse de inundação. Foram identificados três genótipos (F-83, F-24,
63 F-313) com tolerância intermediária à germinação anaeróbia com percentuais de
64 sobrevivência que variaram entre 75,7% e 76,7%. Além disso, foi identificado um
65 genótipo (F-377) com tolerância intermediária à subemergência durante o
66 desenvolvimento vegetativo V4, que apresentou crescimento limitado da parte
67 aérea subaquática e melhor recuperação em relação aos genótipos suscetíveis. Os
68 genótipos identificados podem ser considerados como fontes promissoras de
69 tolerância ao alagamento durante os estágios iniciais do desenvolvimento
70 fenológico para o programa nacional de melhoramento.

71 **Palavras chave:** *inundação, germinação, tolerância à subemergência,*
72 *desenvolvimento fenológico, genótipos tolerantes*

73 INTRODUCCIÓN

74 El arroz es uno de los cultivos cereales con mayor importancia alimentaria para la
75 humanidad (Degiovanni *et al.*, 2012). Durante los últimos años su rendimiento se ha
76 visto afectado por eventos de inundación, como consecuencia del aumento de
77 lluvias, variaciones climáticas y el mal drenaje en los suelos (Sairam *et al.*, 2008;
78 Miro y Ismail, 2013; Septiningsih *et al.*, 2013a; Ismail, 2018; Emerick y Ronald,
79 2019). Se estima que cerca de 22 millones de hectáreas de arroz a nivel mundial
80 son afectadas por inundaciones, situación que ha perjudicado el sustento de más
81 de 100 millones de personas (IRRI, 2006; Singh *et al.*, 2016). El arroz al ser una
82 planta semiacuática con capacidad de sobrevivir en suelos anegados y sumergidos
83 (Colmer y Voesenek., 2009; Ismail, 2018) no suele adaptarse bien durante sus
84 estados iniciales desarrollo bajo completa inundación (Nishiuchi *et al.*, 2012; Azarin
85 *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2017).

86 A través de estudios fisiológicos y moleculares (Fukao *et al.*, 2006; Fukao *et al.*,
87 2008; Colmer *et al.*, 2014), ha sido posible la identificación de mecanismos
88 asociados con la tolerancia a la subemergencia (Colmer y Voesenek, 2009; Ismail,
89 2009; Ella *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2014). Rasgos fenotípicos como la germinación

rápida y el alargamiento del coleóptilo son esenciales para que las plántulas de arroz sobrevivan a las inundaciones durante la germinación y el establecimiento temprano de las plántulas (Angaji *et al.*, 2010., Septiningsih *et al.*, 2013b; Miro *et al.*, 2017; Magneschi y Perrata., 2009). El crecimiento del coleóptilo permite que las plantas alcancen la superficie del agua y aumente el intercambio de aire entre los tejidos aéreos y sumergidos. Recientemente, se logró identificar el QTL qAG9-2 o AG1 como el mayor responsable de la tolerancia a la germinación anaerobia (Zhang *et al.*, 2017), asimismo, los estudios de asociación del genoma completo (GWAS) (Kuroha y Ashikari, 2020) también han permitido la identificación nuevos genes que contribuyen a esta tolerancia.

La tolerancia a la subemergencia en etapa vegetativa ha sido definida como capacidad de la planta para sobrevivir de 10 a 14 días en inundación completa y continuar su crecimiento después de que la inundación retrocede (Catting, 1992). Los genotipos de arroz tolerantes a la subemergencia adoptan una estrategia de crecimiento limitado de los brotes bajo el agua (Setter y Laureles.,1996), que les permite conservar suficientes reservas de energéticas para sobrevivir y recuperarse después de la inundación (Sarkar *et al.*, 2011; Sarkar *et al.*, 2014; Singh *et al.*, 2014). Diferentes estudios han afirmado que esta respuesta fenotípica es dada por la presencia del gen SUB1A en variedades tolerantes (Xu y Mackill *et al.*,1996; Xu *et al.*, 2006).

En la región de los Llanos Orientales los productores de arroz efectúan el 90% de las siembras de manera directa durante los meses mayor precipitación (FEDEARROZ, 2011). Lo anterior dificulta el adecuado establecimiento del cultivo debido a que las inundaciones repentinas, sumadas a las variaciones climáticas y el difícil drenaje de los campos durante los estados iniciales del cultivo, causan pérdidas significativas de semillas en proceso de germinación o incluso de plántulas (DANE-FEDEARROZ, 2020), situación que expone a los agricultores al riesgo de perder parcial o totalmente sus cultivos. La mayoría de variedades comerciales mueren después de que el agua retrocede, a causa del gasto energético para alargar sus tejidos vegetales y obtener oxígeno de la superficie (Septiningsih y Mackill, 2018). Hasta la fecha, no se han reportado estudios sobre la búsqueda y

mejoramiento de genotipos de arroz tolerantes a las condiciones de subemergencia en Colombia. Por tal motivo, se propuso determinar la respuesta a subemergencia en un panel de 120 genotipos de arroz pertenecientes a la colección de parentales del programa nacional de mejoramiento de arroz, en estados iniciales desarrollo fenológico.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos se llevaron a cabo bajo las condiciones ambientales del Centro Experimental Santa Rosa Villavicencio, Meta. Se escogieron 120 genotipos progenitores procedentes de tres fuentes de origen: el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), el Fondo Latinoamericano para Arroz de Riego (FLAR) y la Federación Nacional de Arroceros (FEDEARROZ) – Fondo Nacional del Arroz.

Detección de la tolerancia a la germinación Anaerobia (AG)

La evaluación se realizó con base en el protocolo de Septiningsih et al., (2013a). Se establecieron dos evaluaciones para selección de genotipos a través de un diseño completamente aleatorizado (DCA) por triplicado con dos factores. En la primera evaluación se sembraron 12 semillas de cada genotipo por réplica en bandejas plásticas para semillero a 1 cm de profundidad del suelo esterilizado. Después de la siembra, las bandejas fueron puestas en un tanque de concreto, se les agregó agua de corriente hasta una altura de 10 cm por encima de la superficie del suelo y se mantuvieron por 21 días. Terminado este tiempo, se realizó el registro del número de plantas emergidas sobre la superficie de agua (Baltazar *et al.*, 2019) y se determinó la tasa de supervivencia (Ismail *et al.*, 2009). Los genotipos que obtuvieron porcentajes de supervivencia mayores al 60% fueron seleccionados para la segunda evaluación (Septiningsih *et al.*, 2013a; Illangakoon *et al.*, 2016). Para la segunda evaluación se establecieron dos ensayos: uno bajo condiciones naturales denominado control y otro bajo condiciones de subemergencia. Se sembraron 36 semillas de cada genotipo en bandejas (un total 108 semillas). El ensayo de subemergencia fue sometido a inundación por 21 días. Se registró el número de plantas emergidas y altura de la planta. Se estimó el porcentaje de supervivencia y se clasificaron de acuerdo a su nivel de tolerancia (Tabla.1) (IRRI, 2013).

Detección de la tolerancia a la subemergencia en el desarrollo temprano vegetativo

Se siguió la metodología de Niroula *et al.*, (2012), se estableció un diseño DCA por triplicado con dos factores. Se realizaron dos evaluaciones, en la primera evaluación se sembraron 12 semillas de cada genotipo por réplica en bandejas para semillero y se cultivaron por 14 días en condiciones normales. Antes de la subemergencia, se midió la altura de 10 plántulas seleccionadas al azar por cada material. Luego, las plántulas fueron transferidas al tanque de concreto y se sometieron a inundación completa por 14 días bajo una lámina de agua de 50 cm de profundidad. Después de los 14 días, se retiró el agua, se registró el número de plantas efectivas y altura de planta. La altura de la plántula se midió a partir de la base de la plántula hasta la punta de la hoja más alta. Luego, se permitió que las plantas se recuperaran durante 7 días y se midieron nuevamente. Los genotipos que presentaron porcentajes de supervivencia mayores al 60%, fueron seleccionados para la segunda evaluación.

Para la segunda evaluación se estableció un ensayo control y un ensayo por estrés de subemergencia. Se sembraron 36 semillas de cada material y se cultivaron por 14 días. Después, se registró la altura y número de hojas de 15 plantas al azar por cada genotipo, las plantas del ensayo de subemergencia fueron expuestas a estrés por inundación durante 14 días. Se tomaron datos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación, adicionando las variables peso fresco y peso para el periodo de recuperación. Los genotipos que volvieron a crecer activamente después del periodo de subemergencia fueron considerados tolerantes (Lee *et al.*, 2009). Con los datos se determinaron los siguientes los parámetros: porcentaje de supervivencia de la planta (PPS) (Kaushal *et al.*, 2018), porcentaje de elongación de las plántulas (PSE) (Pradhan, 2015), elongación relativa de la planta bajo subemergencia (RSE) (Toojinda *et al.*, 2003), Índice elongación (IE) (Niroula *et al.*, 2012) e Índice de crecimiento relativo (RGI) (Bhattacharjee, 2008). Finalmente, los genotipos se clasificaron de acuerdo a la puntuación de supervivencia basado en el sistema de evaluación estándar.

Análisis Estadístico

Los datos fueron analizados mediante el uso del software R (Version.4.1.2) y Microsoft Excel. Los rasgos supervivencia, altura e Índice de elongación, se analizaron mediante el uso de la prueba de análisis de varianza de dos vías con interacción (ANOVA, two - way). Las medias se compararon con la prueba de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$) y la prueba de diferencia mínima significativa Fisher (LSD, $p < 0.05$). Posterior a eso, se usó el método multivariado clúster mediante el agrupamiento por K- Medias (*K-means clustering*) y por el agrupamiento aglomerativo jerárquico, empleando como medida de similitud la distancia euclidiana (Hair *et al.*, 1992).

RESULTADOS

Supervivencia y altura de la plántula en los genotipos

Los 120 genotipos de arroz mostraron respuestas distintivamente variables a la subemergencia en cuanto a la supervivencia. La emergencia del coleóptilo entre los genotipos se observó a partir de los 8 días de estrés y la emergencia de las plántulas sobre el agua a partir de los 12 días. De igual manera, se observó que la inundación tuvo un efecto negativo en el desarrollo y crecimiento de las raíces, tallos y hojas. (Figura 1). Se identificaron 24 genotipos con porcentajes de supervivencia mayores al 60% (Anexo 1). En la segunda evaluación los 24 genotipos mostraron porcentajes de supervivencia significativamente diferentes, tanto en condiciones de control como de subemergencia (Figura 2). La supervivencia de los genotipos en condiciones de control varió entre el 66.6 % (F-313) y el 96.2% (F-92), mientras que bajo condiciones de subemergencia, la supervivencia varió entre el 23.1% (F-318) y el 65.7% (F-24) (Tabla 2). La baja supervivencia en los genotipos durante la segunda evaluación pudo ser por la variación estacional en la que se desarrolló el ensayo, indicando la posible interacción entre el genotipo y el ambiente.

Se clasificó a los genotipos F-83, F-24 y F-313, como moderadamente tolerantes (MT), con supervivencias de 76.8%, 76.7% y 75.7%, respectivamente. De igual forma, 7 genotipos mostraron una tasa de supervivencia de 53.9% a 70.5% y 14 genotipos entre el rango de 28% a 58.8%. Estos se clasificaron como susceptibles (S) y altamente susceptibles (AS) a la germinación anaerobia. No se encontraron

diferencias significativas en la altura de los genotipos según se haya sometido o no a subemergencia (Anexo 2).

Comportamiento de los genotipos durante su desarrollo temprano vegetativo

Los genotipos presentaron respuestas variables a la subemergencia, en términos de daño visibles, elongación bajo el agua y supervivencia de la planta. Los genotipos sometidos a subemergencia completa mostraron un mayor grado de elongación de tallos y hojas en comparación al control. La emergencia de las puntas de las hojas sobre el agua, se observó a partir de los 7 días de inundación. Adicional a esto, se observó doblez e inclinación del tallo en las plantas (acame) y presencia de hojas cloróticas en algunos genotipos en momento que se retiró el agua. El grado de daño en las hojas de los genotipos aumentó de manera progresiva después de la subemergencia, evidenciando la presencia de hojas secas y muertas a los 4 días de recuperación. Sin embargo, después de los 7 días de recuperación se evidenció la formación de nuevas hojas en algunos genotipos. El genotipo F-377 mostró un crecimiento limitado de brotes y una rápida recuperación después del estrés por agua (Figura 3).

Supervivencia de los genotipos e Índice de crecimiento relativo (RGI)

No se encontraron diferencias en la supervivencia de los genotipos a los 14 días de subemergencia (100%), pero si después de los 7 días de recuperación. Se identificaron 47 genotipos con porcentajes de supervivencia que oscilaron entre el 60% y el 91.7% (Anexo 3). Durante la segunda evaluación, la supervivencia entre los 47 genotipos de arroz disminuyó con respecto a la primera evaluación, variando de 0.95% (F-90) a 76.9%(F-377) (Figura 4), con una media de 43.3 en ensayo de subemergencia y de 99.9 para el ensayo control (Tabla 3). El genotipo F-377 fue clasificado como moderadamente tolerante, con una supervivencia de 76.9 %. De la misma manera, 14 genotipos mostraron porcentajes de supervivencia de 50% a 73.1% y 32 genotipos entre el rango de 0.9% a 49.1%. Estos genotipos fueron clasificados como susceptibles y altamente susceptibles al estrés por subemergencia, respectivamente. De manera similar, el índice de crecimiento

relativo de las plantas (RGI) fue menor bajo subemergencia, y se observaron diferencias entre los genotipos.

Efecto de la subemergencia en crecimiento de la planta

Se encontraron diferencias significativas entre las alturas de los genotipos a los 14 días de subemergencia y 7 días de recuperación. A los 14 días de subemergencia, la altura de los genotipos osciló entre 42 cm (F-377) y 68 cm (F-87). Después de los 7 días de recuperación, la altura disminuyó en los genotipos, variando de 20.9 a 34.6 cm (F-54, F-36). A diferencia de los demás genotipos, el genotipo F-377 fue el presentó menor altura (Figura 5). El índice de elongación (IE) entre los genotipos sometidos a subemergencia aumentó respecto al control, variando de 4.0 cm (F.377) a 37.6 cm (F- 87), respectivamente. Mientras que bajo condiciones de control no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos. De la misma manera, se observó que el IE del genotipo F-377 fue menor (4.0 cm) bajo subemergencia en comparación al obtenido en el control (9.9 cm) (Anexo 4).

El PSE varió de 22.3%(F-103) a 48.6% (F-357) entre los genotipos en condiciones de control, mientras que bajo subemergencia, los genotipos obtuvieron valores más altos, variando entre el 17.9 % (F-377) y el 144.3% (F-83), respectivamente. Adicionalmente, se observó que todos genotipos a excepción del genotipo F-377 (86,2%) presentaron valores de RSE superiores al 100%. No se encontró una correlación significativa entre la supervivencia y los rasgos asociados con la elongación (IE, PSE, RSE Y RGI) (Tabla 4). El índice de elongación (IE) se correlacionó positivamente con porcentaje de elongación (PSE) y la elongación relativa de la planta (RSE), con valores de 0.86 y 0.67.

Análisis de clúster por K- Medias y Jerárquico

El agrupamiento por K- medias y el jerárquico sugirió clasificar en tres grupos los genotipos de arroz (Figura 6 y 7). El agrupamiento jerárquico por el método de enlace completo arrojó un coeficiente de aglomeración de distancia de 0.86, reflejando una fuerte similitud entre el agrupamiento de los genotipos. Conformando el grupo (I) con 1 genotipo, el grupo (II) con 11 genotipos y el grupo (III) con 32 genotipos. Los grupos (II) y (III), están conformados por genotipos que tienen altos

valores en rasgos asociados a la elongación y crecimiento. Mientras que, el grupo (I) está caracterizado por genotipos con alta supervivencia y menor elongación. De acuerdo al SES (IRRI 2013), se puede afirmar que el grupo (I) contiene los genotipos que son tolerantes a la subemergencia y los grupos (II) y (III) los susceptibles a esta.

DISCUSIÓN

Tolerancia a la germinación anaerobia

La capacidad del arroz para tolerar inundaciones durante la germinación anaerobia y el establecimiento temprano de plántulas, es un rasgo importante para garantizar el éxito de un sistema de siembra directa (Ella *et al.*, 2011; Angaji *et al.*, 2010). Hasta la fecha, los rasgos fenotípicos más importantes y utilizados para la identificación de genotipos tolerantes, han sido la elongación del coleóptilo y la tasa de supervivencia de las plántulas después de 21 días de inundación (Jiang *et al.*, 2006; Ismail *et al.*, 2009; Septiningsih *et al.*, 2013b; Ghosal *et al.*, 2019). La elongación del coleóptilo y la tasa de supervivencia suelen ser más eficaces en términos de clasificación y reproducibilidad, debido a que permiten discriminar de manera fácil y eficaz los genotipos tolerantes de los sensibles. Sin embargo, estudios previos han reportado otros rasgos para detección de esta tolerancia. Entre estos, se han destacado rasgos cualitativos asociados el coleóptilo (Yang *et al.*, 2019), la raíz (Miro *et al.*, 2017; Bui *et al.*, 2019) y hojas (Darko *et al.*, 2021).

Los genotipos de arroz tolerantes a la AG, muestran fenotipos con una capacidad de germinación y elongación del coleóptilo más rápida que los genotipos susceptibles (Ma *et al.*, 2020). La emergencia del coleóptilo en genotipos tolerantes ha sido reportada a partir del tercer o cuarto día (Ismail *et al.*, 2009; Alam *et al.*, 2020). Sin embargo, en otros estudios, se ha reportado a partir del quinto o sexto día (Miro *et al.*, 2017; Su *et al.*, 2021). En este trabajo, la emergencia del coleóptilo se observó a partir del séptimo día. Los genotipos mostraron respuestas variables a la germinación anaerobia en términos de porcentaje de supervivencia y longitud de la planta emergida (Ismail *et al.*, 2009). Esta respuesta, es dada como la posible interacción entre el genotipo y el ambiente y, a su vez por la variación de factores genéticos y abióticos que influyen en el desarrollo y supervivencia de las plantas

(Santibáñez *et al.*, 2009). De la misma manera, se ha reportado que, la temperatura y el envejecimiento de la semilla, afectan la supervivencia de las semillas en condiciones anaeróbicas (Das *et al.*, 2009; Colmer *et al.*, 2014). Se identificaron tres genotipos (F-83, F-24 y F-313) con tolerancia intermedia a la germinación anaerobia (IRRI, 2013; Angaji *et al.*, 2010). Estos resultados son consistentes con otros estudios (Septiningsih *et al.*, 2013b; Hsu y Tung, 2015; Darko *et al.*, 2021), donde también identificaron líneas tolerantes a la germinación anaerobia, con porcentajes de supervivencia superiores al 70 %. Los genotipos identificados en este trabajo podrían usarse a futuro como donantes potenciales de genes de tolerancia a la germinación anaerobia en los programas de mejoramiento de arroz.

Tolerancia a la subemergencia en desarrollo temprano vegetativo.

La identificación de genotipos tolerantes a la subemergencia mediante el uso de marcadores morfofisiológicos y moleculares, es fundamental para el diseño de programas de mejoramiento (Barik *et al.*, 2020). El genotipo con mejor comportamiento a la subemergencia fue el F-377, el cual presentó una tolerancia intermedia y un bajo Índice de elongación. Además, la elongación relativa de la planta (RSE) fue menor en comparación con los demás genotipos. Los genotipos que muestran una elongación relativa de planta inferior del 100%, tienen una supresión en el crecimiento bajo subemergencia, lo cual es indicativo de tolerancia (Tooijinda *et al.*, 2003; Kaushal *et al.*, 2018). El análisis por agrupamiento proporcionó una clasificación clara y permitiente de genotipos en este trabajo. Agrupando al genotipo F-377 dentro del grupo (I), con rasgos asociados a la tolerancia a la subemergencia, mientras que los grupos (II) y (III) conformado por genotipos con rasgos asociados a la susceptibilidad.

El aumento de la elongación en genotipos de arroz bajo inundación está asociado con la susceptibilidad (Sarkar y Bhattacharjee, 2011), debido a que gastan la mayor parte de sus reservas energéticas para elongar sus brotes y facilitar la difusión de oxígeno en sus tejidos (Hattori *et al.*, 2009). Sin embargo, estos mueren a los pocos días de bajar los niveles de agua como consecuencia de la deficiencia energética para lograr recuperarse (Fukao *et al.*, 2006). Al disminuir los niveles de agua las

plantas sufren deshidratación por la transición de un ambiente anóxico a un ambiente oxigenado (IRRI, 2006;), lo cual induce al marchitamiento y desecación en las hojas en los genotipos susceptibles y, posteriormente a la muerte de la planta (Fukao *et al.*, 2011). Por el contrario, los genotipos que muestran un crecimiento restringido de tallos y hojas bajo el agua y una rápida recuperación posterior a la inundación, suelen ser más tolerantes a la subemergencia. Este comportamiento se observó en el genotipo F-377 (Setter y Laureles, 1996; IRRI, 2006; Sarkar *et al.*, 2014), el cual estuvo asociado con una mayor tasa de supervivencia (Singh *et al.*, 2014; Goswami *et al.*, 2017; Afrin *et al.*, 2018). Diferentes estudios han reportado una correlación negativa entre elongación de brotes y la tasa de supervivencia de la planta (Tooijinda *et al.*, 2003; Singh *et al.*, 2014; Bui *et al.*, 2019; Barik *et al.*, 2020).

El mecanismo de tolerancia a la subemergencia en inundaciones está regulado por la expresión del gen SUB1A (Xu *et al.*, 2006; Fukao *et al.*, 2006; Fukao y Bailey-Serres, 2008), el cual induce la estrategia de la quiescencia, controla la degradación de carbohidratos almacenados (Fukao *et al.*, 2006), el alargamiento de brotes, (Fukao y Bailey-Serres, 2008), la retención de clorofila (Septiningsih *et al.*, 2009) y, como resultado, controla la supervivencia. Es importante identificar las razones que conducen a esta mejor adaptación en el genotipo F-377, en los aspectos morfológicos, fisiológicos y moleculares. Asimismo, se sugiere la implementación de evaluaciones complementarias en diferentes ambientes, para precisar la estabilidad y adaptabilidad de los genotipos al estrés por subemergencia.

CONCLUSIONES

El arroz tiene mecanismos que le permiten su adaptación a las condiciones generadas por la inundación. Los 120 genotipos evaluados ponen en evidencia la existencia de variabilidad fenotípica en respuesta al estrés por subemergencia durante sus estados iniciales del desarrollo fenológico. La supervivencia de los genotipos durante la germinación anaerobia, fue mayor en los que mostraron una rápida germinación y emergencia de plántulas sobre la superficie del agua. Entre las respuestas dadas de los genotipos durante desarrollo vegetativo V4, se encontró que los genotipos que evidenciaron mejor supervivencia, fueron los

que presentaron un menor crecimiento bajo el agua y una rápida recuperación posterior a la inundación. La valoración de los genotipos por supervivencia permitió identificar cuatro genotipos (F-83, F-24, F-313 y F-377) promisorios para la tolerancia a la subemergencia, los cuales constituyen una base para futuras investigaciones.

367 Los 120 genotipos evaluados indicaron la existencia de variabilidad fenotípica frente
 368 al estrés por subemergencia durante sus estados iniciales del desarrollo fenológico.
 369 La rápida germinación en los genotipos favoreció la emergencia de las plántulas
 370 sobre la superficie del agua, lo que mejoró la supervivencia de los genotipos durante
 371 la germinación anaerobia. Entre las respuestas dadas de los genotipos durante
 372 desarrollo vegetativo V4, se observó que los genotipos que presentaron mejor
 373 supervivencia, fueron los que mostraron un menor crecimiento bajo el agua y una
 374 rápida recuperación posterior a la inundación. La valoración de los genotipos por
 375 supervivencia permitió identificar cuatro genotipos (F-83, F-24, F-313 y F-377)
 376 promisorios asociados con la tolerancia a la subemergencia. Los genotipos y rasgos
 377 fenotípicos identificados en este trabajo podrían emplearse en mayor medida para
 378 futuros trabajos de fitomejoramiento y desarrollo de nuevos cultivares tolerantes a
 379 la subemergencia adaptados a las condiciones agroclimáticas de los Llanos
 380 Orientales.

381 **AGRADECIMIENTOS**

382 A la Federación Nacional de Arroceros FEDEARROZ-FNA, al centro Experimental
 383 Santa Rosa y todo el equipo de trabajo, por la guía y apoyo brindados en la
 384 realización del proyecto. A la Universidad de los Llanos, a los profesores del
 385 programa de biología por contribuir a mi formación profesional y personal a lo largo
 386 de estos años.

387 **REFERENCIAS**

388 Afrin W, Nafis, MH, Hossain MA, Islam, MM, Hossain MA. 2018. Responses of rice
 389 (*Oryza sativa* L.) genotypes to different levels of submergence. *Comptes rendus*
 390 *biologies*, 341(2):85-96.
 391 Alam R, Hummel M, Yeung E, Locke AM, Ignacio JCI, Baltazar MD, ... y Bailey-
 392 Serres J. 2020. Flood resilience loci SUBMERGENCE 1 and ANAEROBIC
 393 GERMINATION 1 interact in seedlings established underwater. *Plant Direct*, 4(7):
 394 e00240.

395 Angaji S, Septiningsih EM, Mackill DJ, Ismail AM. 2010. QTLs associated with
 396 tolerance of anaerobic conditions during germination in rice (*Oryza sativa* L.).
 397 *Euphytica* 172:159–168.

398 Azarin KV, Usatov AV, Kozyrev PI. 2017. Molecular Breeding of Submergence-
 399 tolerant *Rice*. *Annual Research & Review in Biology*, 1-10.

400 Barik J, Kumar V, Lenka SK, Panda D. 2020. Assessment of variation in morpho-
 401 physiological traits and genetic diversity in relation to submergence tolerance of five
 402 indigenous lowland rice landraces. *Rice Science*, 27(1), 32-43.

403 Bui LT, Ella ES, Dionisio-Sese ML, Ismail AM. 2019. Morpho-Physiological Changes
 404 in Roots of Rice Seedling upon Submergence. *Rice Science*, 26(3):167-177.

405 Catling D. 1992. Rice in deep water. London: MacMillan Press Ltd.

406 Colmer TD, Voesenek AC. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable
 407 environments. *Functional Plant Biology*, 36(8):665-681.

408 Colmer TD, Armstrong W, Greenway H, Ismail AM, Kirk GJ, Atwell BJ. 2014.
 409 Physiological mechanisms of flooding tolerance in rice: transient complete
 410 submergence and prolonged standing water. *In Progress in botany* 38(8): 255-307).

411 DANE-FEDEARROZ. 2020. Encuesta de Arroz Mecanizado (ENAM). Boletín
 412 técnico segundo semestre 2020. Departamento Administrativo Nacional de
 413 Estadística y Federación Nacional de Arroceros. Bogotá, Colombia

414 Darko AM, Ipinoyomi SO, Abe A, Adjah KL., Aculey P, Kwame BR, Manneh B. 2021.
 415 Genetic variability for and tolerance to anaerobic germination in rice (*Oryza sativa*
 416 L.). *Journal of Crop Improvement*, 35(6): 832-847.

417 Das KK, Panda D, Sarkar RK., Reddy JN, Ismail AM. 2009. Submergence tolerance
 418 in relation to variable floodwater conditions in rice. *Environ. Exp. Bot.* 66: 425–434

419 Degiovanni V, Berrio LE, Charry RE. 2010. Origen, taxonomía, anatomía y
 420 morfología de la planta de arroz (*Oryza sativa* L). En: Degiovanni V, Martínez CP,
 421 Motta F(Editores). Producción Eco-Eficiente del arroz en América Latina. Tomo I.
 422 ISBN 978-958-694-103-7. p.50-53

423 Dinámica del sector arrocero de los llanos orientales de Colombia 1999 – 2011.
 424 FEDEARROZ – Fondo Nacional del Arroz. ISBN: 978-958-99277-2-4 Primera
 425 edición: noviembre de 2011

426 Ella ES, Dionisio-Sese ML, Ismail AM. 2011. Seed pre-treatment in rice reduces
 427 damage, enhances carbohydrate mobilization and improves emergence and
 428 seedling establishment under flooded conditions. *AoB PLANTS*, 2011.

429 Emerick K, Ronald PC. 2019. Sub1 rice: Engineering rice for climate change. *Cold*
 430 *Spring Harbor perspectives in biology*, 11(12): a034637

431 Fukao T, Xu K, Ronald PC, Bailey-Serres J. 2006. A variable cluster of ethylene
 432 response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation
 433 responses to submergence in rice. *The Plant Cell*, 18(8): 2021-2034.

434 Fukao T, Bailey-Serres J. 2008. Submergence tolerance conferred by Sub1A is
 435 mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice.
 436 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(43): 16814-16819.

437 Fukao T, Yeung E, y Bailey-Serres J. 2011. The submergence tolerance regulator
 438 SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *The*
 439 *Plant Cell*, 23(1): 412-427.

440 Ghosal S, Casal C, Quilloy FA., Septiningsih EM., Mendioro MS, Dixit S. 2019.
 441 Deciphering genetics underlying stable anaerobic germination in rice: phenotyping,
 442 QTL identification, and interaction analysis. *Rice*, 12(1): 1-15.

443 Goswami S, Kar RK, Paul A, Dey, N. 2017. Genetic potentiality of indigenous rice
 444 genotypes from Eastern India with reference to submergence tolerance and Deep
 445 water traits. *Current Plant Biology*, 11: 23-32.

446 Hair JF, Anderson RE, Tatham RI, Black WC. 1992. Multivariate data analysis, 3rd
 447 Edition, New York, NY: MacMillam Publishing Co.

448 Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, Song XL, Kawano R, Sakakibara H. 2009. The
 449 ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep
 450 water. *Nature* 460:1026–1030

451 Hsu SK, Tung CW. 2015. Genetic mapping of anaerobic germination-associated
 452 QTLs controlling coleoptile elongation in rice. *Rice*, 8(1):1-12.

453 IRRI I. 2006. Stress and disease tolerance: Breeding for submergence tolerance
 454 International Rice Research Institute.

455 IRRI I. 2013. Standard evaluation system for rice (SES). International Rice Research
 456 Institute, Philippine, 1-45.

457 Ismail AM. 2018. Submergence tolerance in rice: resolving a pervasive
 458 quandary. *New Phytologist*, 218(4):1298-1300

459 Jiang L, Liu S, Hou M, Tang J, Chen L, Zhai H, Wan J. 2006. Analysis of QTLs for
 460 seed low temperature germinability and anoxia germinability in rice (*Oryza sativa* L.).
 461 *Field Crops Research*, 98:68–75.

462 Kuroha T, Ashikari M. 2020. Molecular mechanisms and future improvement of
 463 submergence tolerance in rice. *Molecular Breeding*, 40:1-14.

464 Ma M, Cen W, Li R, Wang S, Luo J. 2020. The molecular regulatory pathways and
 465 metabolic adaptation in the seed germination and early seedling growth of rice in
 466 response to low O₂ stress. *Plants*, 9(10):1363.

467 Magneschi L, Perata P. 2009. Rice germination and seedling growth in the absence
 468 of oxygen. *Annals of Botany*, 103(2):181-196.

469 Miro B, Ismail AM. 2013. Tolerance of anaerobic conditions caused by flooding
 470 during germination and early growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in plant*
 471 *science*, 4: 269

472 Miro B, Longkumer T, Entila FD, Kohli A, Ismail AM. 2017. Rice seed germination
 473 underwater: Morpho-physiological responses and the bases of differential
 474 expression of alcoholic fermentation enzymes. *Frontiers in plant science*, 8:1857.

475 Nishiuchi S, Yamauchi T, Takahashi H, Kotula L, Nakazono M. 2012. Mechanisms
 476 for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, 5(1): 2.

477 Sairam RK, Kumutha D, Ezhilmathi K, Deshmukh PS, Srivastava GC. 2008.
 478 Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia*
 479 *plantarum*, 52(3): 401.

480 Santibáñez AG, Castillo AS, Zavala HJ, Martínez OY, Hernández AM. 2009.
 481 Environmental Heterogeneity in a Xerophytic Shrubland. *Boletín de la Sociedad*
 482 *Botánica de México*, (85):71-79

483 Sarkar RK, Bhattacharjee, B. 2011. Rice genotypes with SUB1 QTL differ in
 484 submergence tolerance, elongation ability during submergence and re-generation
 485 growth at re-emergence. *Rice*, 5(1): 1-11.

486 Sarkar RK, Das KK, Panda D, Reddy JN, Patnaik SSC, Patra BC, Singh DP.
 487 2014. Submergence tolerance in rice: Biophysical Constraints, Physiological basis
 488 and Identification of Donors. *Central Rice Research Institute*, Cuttack, India. p.36
 489 Septiningsih EM, Pamplona AM, Sánchez DL, Neeraja CN, Vergara GV, Heuer S,
 490 Mackill DJ. 2009. Development of submergence-tolerant rice cultivars: The Sub1
 491 locus and beyond. *Annals of Botany*, 103(2): 151-160.
 492 Septiningsih, E. M., Collard, B. C., Heuer, S., Bailey-Serres, J., Ismail, A. M., &
 493 Mackill, D. J. 2013a. Applying genomics tools for breeding submergence tolerance
 494 in rice. *Translational genomics for crop breeding*, 2: 9-30.
 495 Septiningsih EM, Ignacio JC, Sendon PM, Sánchez DL, Ismail AM, Mackill DJ.
 496 2013b. QTL mapping and confirmation for tolerance of anaerobic conditions during
 497 germination derived from the rice landrace Ma-Zhan Red. *Theoretical and Applied*
 498 *Genetics*, 126(5): 1357-1366.
 499 Septiningsih EM, Mackill DJ. 2018. Genetics and breeding of flooding tolerance in
 500 rice. *In Rice Genomics, Genetics and Breeding.*, 7: 275-295.
 501 Singh S, Mackill DJ, Ismail AM. 2014. Physiological basis of tolerance to complete
 502 submergence in rice involves genetic factors in addition to the SUB1 gene. *Abor*
 503 *Plants*, 6.
 504 Singh R. 2016. Assessment of Genetic Potential for Submergence Tolerance in
 505 *Indica* Rice (*Oryza sativa* L) (Thesis Master). Bihar Agricultural University, Sabour,
 506 Bhagalpur.
 507 Singh A, Septiningsih EM, Balyan HS, Singh NK, Rai V. 2017. Genetics,
 508 physiological mechanisms and breeding of flood-tolerant rice (*Oryza sativa* L.). *Plant*
 509 *and Cell Physiology*, 58(2): 185-197.
 510 Setter TL, Laureles, EV. 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on
 511 submergence tolerance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 47(10): 1551-1559.
 512 Toojinda T, Siangliw M, Tragoonrung S, Vanavichit A. 2003. Molecular genetics of
 513 submergence tolerance in rice: QTL analysis of key traits. *Ann Bot.* 243-53.
 514 Xu K, Mackill DJ. 1996. A major locus for submergence tolerance mapped on rice
 515 chromosome 9. *Molecular Breeding*, 2(3): 219-224.

516 Xu K, Xu X, Fula T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, ... Mackill DJ.
517 2006. Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence
518 tolerance to rice. *Nature*, 442(7103): 705-708.

519 Zhang M, Lu Q, Wu W, Niu X, Wang C, Feng Y, Xu Q, Wang S, Yuan X, Yu H, Wang
520 Y, Wei X. 2017. Association mapping reveals novel genetic loci contributing to
521 flooding tolerance during germination in indica rice. *Front Plant Sci* 8:678
522

523

524

525

526 **Tabla 1.** Sistema de evaluación estándar del arroz para la supervivencia de IRRI.
 527

INDEX	DESCRIPCIÓN	ESCALA SUPERVIVENCIA (%)	NIVEL TOLERANCIA
1	Crecimiento normal. sin síntomas en las hojas	100	Altamente tolerante
3	Crecimiento casi normal. pero puntas de las hojas de color verde pálido y alargamiento moderado	>95-99	Tolerante
5	Crecimiento severamente retrasado; la mayoría de las hojas enrolladas de color blanco	>75-94	Moderadamente Tolerante
7	Cese completo del crecimiento; la mayoría de las hojas secas	>50-74	Susceptible
9	Casi todas las plantas muertas	>0-49	Altamente susceptible

528

529

Tabla 3. Porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos bajo condiciones control y subemergencia. Genotipos clasificados según su grado de tolerancia a la germinación anaerobia, respecto al control. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de diferencia mínima significativa (LSD. $p < 0.05$)

Genotipo	Supervivencia (%)		Supervivencia comparativa (%)	SES Score	Nivel tolerancia
	Control	subemergencia			
F-100	90.7 $\pm$ 3.7 ^{a-d}	63.9 $\pm$ 7.3 ^{h-k}	70.5	7	S
F-101	94.4 $\pm$ 2.7 ^{ab}	55.5 $\pm$ 7.4 ^{j-m}	58.8	7	S
F-104	91.6, $\pm$ 7.5 ^{a-c}	43.5 $\pm$ 6.4 ^{m-q}	47.4	9	AS
F-105	87.9 $\pm$ 11.5 ^{a-d}	42.5 $\pm$ 9.8 ^{m-q}	48.3	9	AS
F-108	88.8 $\pm$ 5.5 ^{a-d}	53.7 $\pm$ 6.4 ⁱ⁻ⁿ	60.4	7	S
F-110	85.2 $\pm$ 4,2 ^{a-e}	37 $\pm$ 20.8 ^{o-s}	43.2	9	AS
F-112	88.8 $\pm$ 4.9 ^{a-d}	39.8 $\pm$ 25 ^{m-r}	44.8	9	AS
F-176	69.4 $\pm$ 12 ^{e-j}	42.6 $\pm$ 1.6 ^{m-q}	61.3	7	S
F-201	79.6 $\pm$ 3.7 ^{a-g}	32.4 $\pm$ 18.9 ^{p-s}	40.7	9	AS
F-235	82.4 $\pm$ 1.5 ^{a-f}	44.4 $\pm$ 2.8 ^{m-q}	53.9	7	S
F-24	85.7 $\pm$ 5.9 ^{a-e}	65.7 $\pm$ 5.7 ^{g-k}	76.7	5	MT
F-313	66.6 $\pm$ 9.4 ^{f-j}	50 $\pm$ 9.9 ^{k-o}	75.7	5	MT
F-316	69.4 $\pm$ 2.8 ^{e-j}	28.7 $\pm$ 15.8 ^{q-s}	41.4	9	AS
F-318	82.4 $\pm$ 6.4 ^{a-f}	23.1 $\pm$ 18.5 ^s	28	9	AS
F-357	75.0 $\pm$ 9.9 ^{d-i}	24 $\pm$ 19.5 ^{rs}	32	9	AS
F-386	75.0 $\pm$ 5.6 ^{d-i}	33.3 $\pm$ 14.7 ^{p-s}	44.4	9	AS
F-470	87.9 $\pm$ 4.2 ^{a-d}	37.9 $\pm$ 25.2 ^{n-s}	43.1	9	AS
F-471	83.3 $\pm$ 2.8 ^{a-e}	46.2 $\pm$ 12.5 ^{l-p}	55.5	7	S
F-83	84.2 $\pm$ 7.0 ^{a-e}	64.8 $\pm$ 1.6 ^{h-k}	76.8	5	MT
F-88	82.4 $\pm$ 5.7 ^{a-f}	37.0 $\pm$ 9.7 ^{o-s}	44.9	9	AS
F-89	77.7 $\pm$ 8.3 ^{c-h}	34.2 $\pm$ 8.8 ^{o-s}	44	9	AS
F-92	96.2 $\pm$ 3.2 ^a	61.1 $\pm$ 2.8 ^{i-l}	63.5	7	S
F-96	86.1 $\pm$ 4.8 ^{a-d}	32.4 $\pm$ 6.9 ^{p-s}	37.6	9	AS
F-97	81.5 $\pm$ 4.2 ^{a-g}	35.2 $\pm$ 4.2 ^{o-s}	43.1	9	AS
LSD _{0.05}	16.54				

AS: Altamente susceptible, **S:** Susceptible, **MT:** Moderadamente tolerante

Tabla 4. Porcentaje de supervivencia e Índice de crecimiento relativo (RGI) de los 47 genotipos bajo condiciones de subemergencia.

Genotipo	Supervivencia (%)		Índice crecimiento relativo (RGI)	SES	Nivel Tolerancia
	Control	Subemergencia			
F-16	100 ^a	44,4±8,3 ^{b-l}	74.5	9	AS
F-22	100 ^a	50±11,1 ^{b-j}	35.7	7	S
F-24	100 ^a	60,2±9,8 ^{b-f}	44.9	7	S
F-28	100 ^a	27,8±5,6 ^{h-o}	36.2	9	AS
F-31	100 ^a	25±5,6 ^{i-o}	48.2	9	AS
F-36	100 ^a	50±5,6 ^{b-j}	47.6	7	S
F-43	100 ^a	27,2±0,8 ^{i-o}	88	9	AS
F-44	100 ^a	36,1±10 ^{e-n}	93.3	9	AS
F-48	100 ^a	35,2±11,2 ^{e-n}	41.3	9	AS
F-51	100 ^a	31,5±9,8 ^{f-n}	36.8	9	AS
F-54	100 ^a	13,9±7,3 ^{m-o}	60.1	9	AS
F-60	100 ^a	34,3±9,8 ^{e-n}	56.2	9	AS
F-74	98,1 ^a	66,7±4,8 ^{b-c}	86.4	7	S
F-76	100 ^a	61,1±7,3 ^{b-e}	100	9	AS
F-79	100 ^a	49,1±9,8 ^{b-k}	39.1	9	AS
F-80	100 ^a	47,2±4,8 ^{b-k}	41.2	9	AS
F-83	100 ^a	20,4±4,2 ^{k-o}	85.8	9	AS
F-87	100 ^a	65,7±9,8 ^{b-d}	34.1	7	S
F-88	100 ^a	56,5±17,9 ^{b-h}	31.7	7	S
F-90	100 ^a	0,9±1,6 ^o	23.4	9	AS
F-91	100 ^a	24,1±4,2 ^{i-o}	99	9	AS
F-92	100 ^a	16,7±11,1 ^{l-o}	34.9	9	AS
F-95	100 ^a	66,7±2,8 ^{b-c}	33.7	7	S
F-96	100 ^a	46,3±12,5 ^{b-k}	43	9	AS
F-97	100 ^a	66,7±2,8 ^{b-c}	41	7	S
F-98	100 ^a	61,1±0 ^{b-e}	30.2	7	S
F-100	100 ^a	47,2±8,3 ^{b-k}	100	9	AS
F-101	100 ^a	40,7±16 ^{c-m}	48.9	9	AS
F-102	100 ^a	9,3±11,6 ^{n-o}	22.6	9	AS
F-103	100 ^a	34,3±15,3 ^{e-n}	23.7	9	AS
F-105	99 ^a	38,9±15,5 ^{c-m}	78.6	9	AS
F-106	100 ^a	47,2±16,7 ^{b-k}	59.7	9	AS
F-107	100 ^a	73,1±3,2 ^{a-b}	43.9	7	S
F-108	100 ^a	40,7±11,6 ^{c-m}	27.7	9	AS
F-109	100 ^a	47,2±23,7 ^{b-k}	92.6	9	AS
F-116	100 ^a	26,9±4,2 ^{i-o}	44.1	9	AS
F-117	100 ^a	62±8,5 ^{b-e}	46.3	7	S
F-122	100 ^a	30,6±7,3 ^{g-n}	29.2	9	AS
F-124	100 ^a	30,6±12,1 ^{g-n}	26.7	9	AS
F-158	100 ^a	60,2±14 ^{b-f}	34.2	7	S
F-204	100 ^a	53,7±7 ^{b-i}	23.7	7	S
F-330	100 ^a	40,7±18,1 ^{c-m}	34.2	9	AS
F-353	100 ^a	49,1±15,3 ^{b-k}	33.3	9	AS
F-357	100 ^a	38±27,8 ^{d-n}	35.6	9	AS
F-377	100 ^a	76,9±3,2 ^{a-b}	30.8	5	MT
F-424	100 ^a	58,3±2,8 ^{b-g}	78.6	7	S
F-471	100 ^a	46,3±23,6 ^{b-k}	41.9	9	AS
Media	99.9	43.3			

Tabla 4. Correlación entre la supervivencia, Índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE), elongación relativa de la planta (RSE) y índice de crecimiento relativo (RGI) en condiciones de subemergencia.

Parámetros	Supervivencia (S)	Índice Elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	Elongación relativa de la planta (RSE)	Índice de crecimiento relativo (RGI)
Supervivencia (S)	1				
Índice Elongación (IE)	-0.14	1			
Porcentaje elongación (PSE)	-0.15	0.86	1		
Elongación relativa de la planta (RSE)	-0.14	0.67	0.48	1	
Índice de crecimiento relativo (RGI)	-0.17	-0.01	-0.02	0.21	1



Figura 1. Fenotipo de la línea F-24 bajo condiciones de subemergencia y de control. a) Plántulas cultivadas durante 21 días en condiciones controladas y b) plántulas que germinaron y lograron sobrepasar la superficie del agua durante los 21 días de estrés.

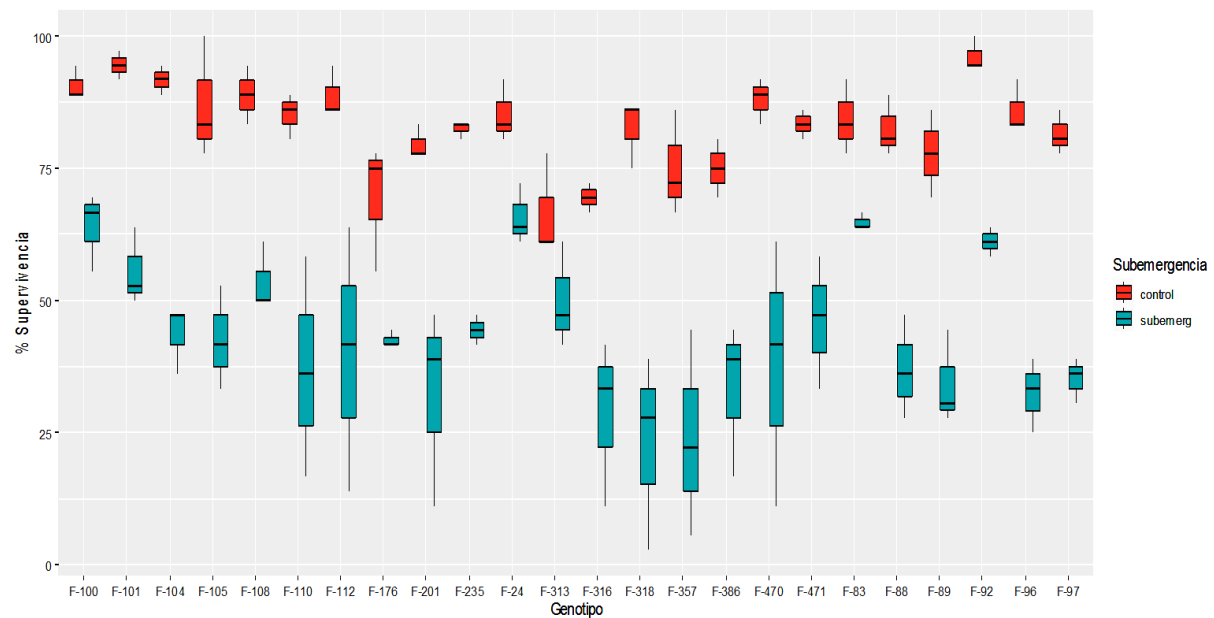
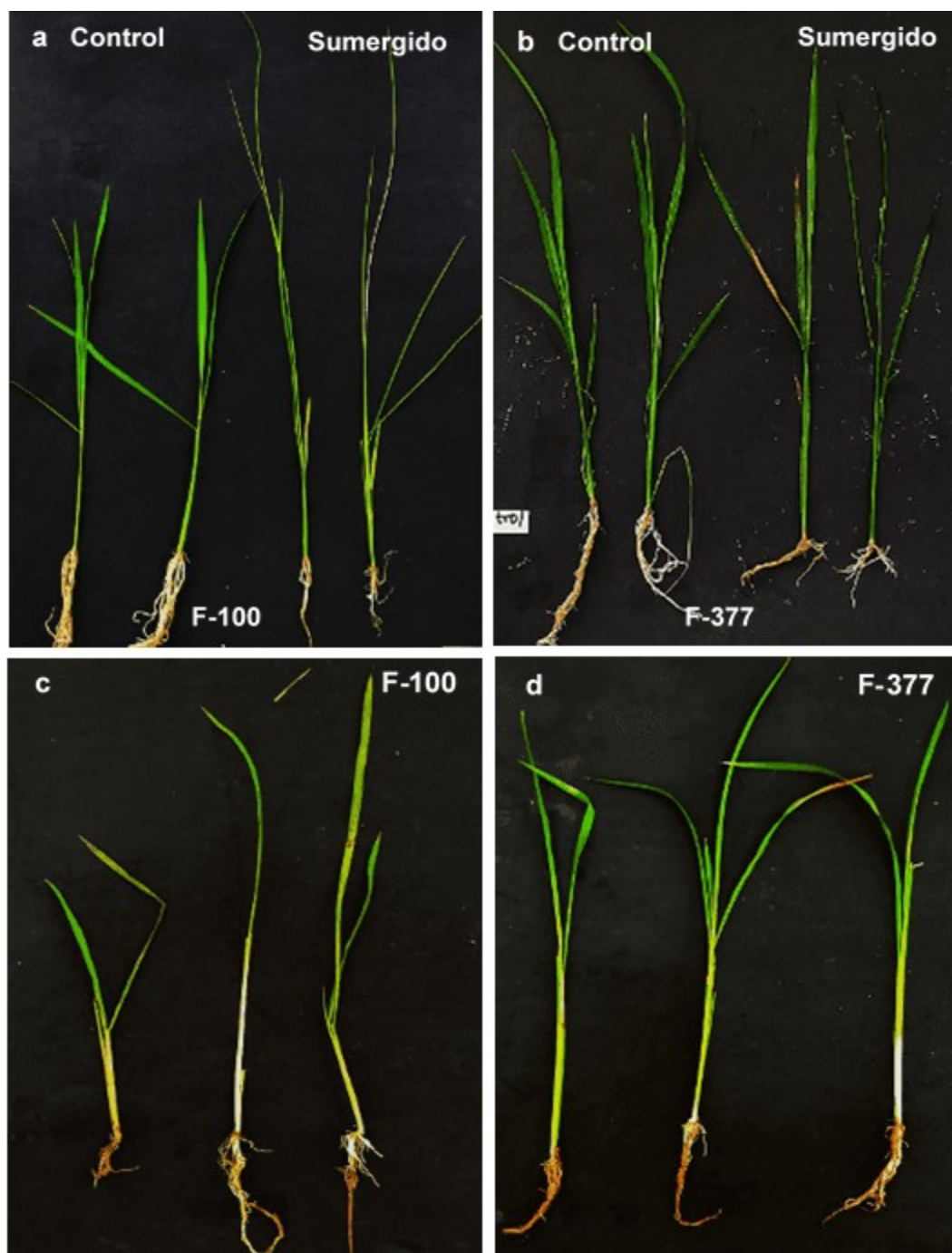
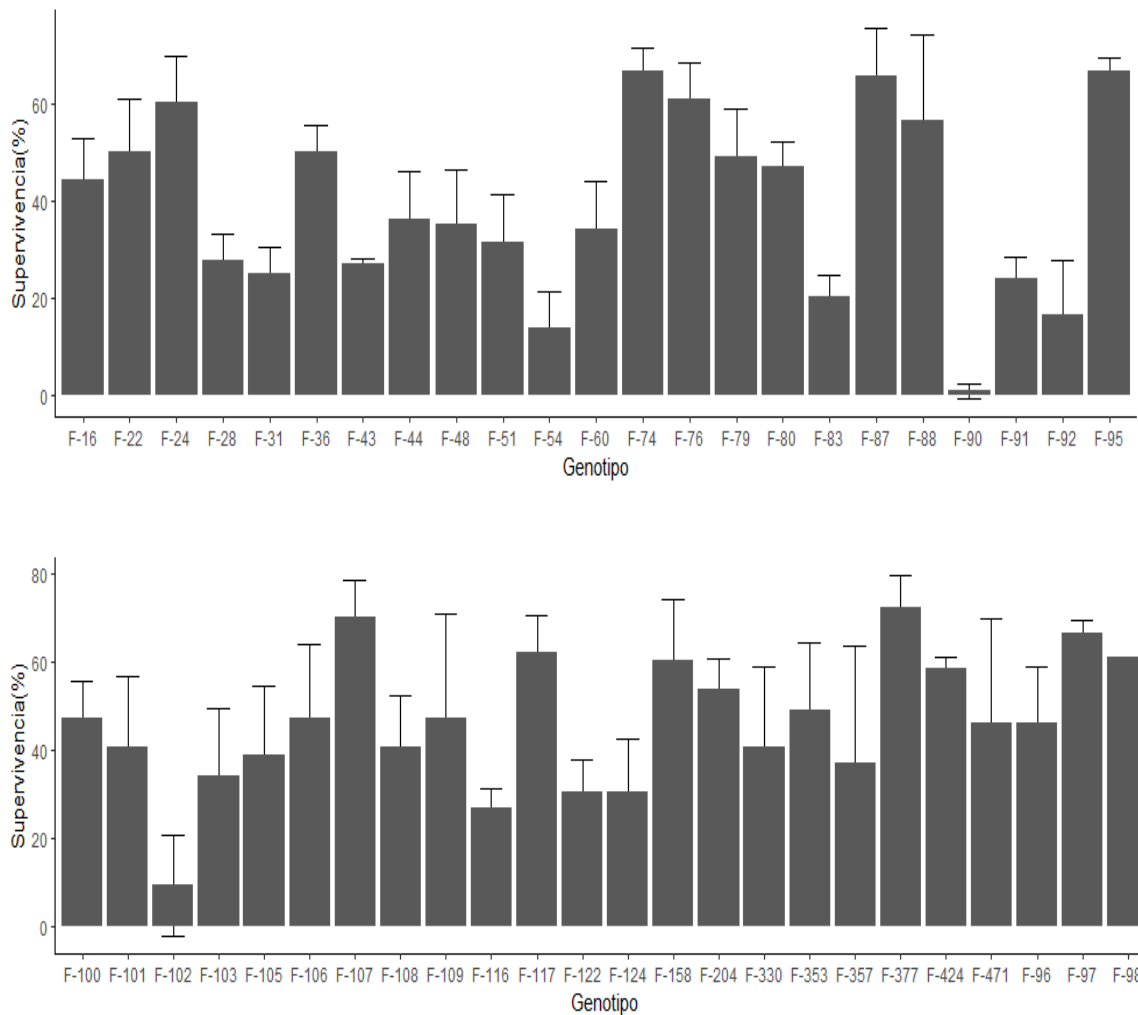


Figura 2. Diagrama de cajas y bigotes entre el porcentaje de supervivencia de los 24 genotipos de arroz bajo condiciones control y estrés por subemergencia. Genotipos expuestos al estrés por subemergencia con menores valores de supervivencia respecto al control.



574

575 Figura 3. a y b) Efecto de la subemergencia en el desarrollo temprano vegetativo de
576 los genotipos F-100 y F-377. c y d) Genotipo F-100 y F-377 después de los 7 días
577 de recuperación.



579 Figura 4. Supervivencia de los genotipos durante la segunda evaluación. La
580 supervivencia de cada genotipo se evaluó después de los 14 días de
581 subemergencia completa seguido de los 7 días de recuperación.

582

583

584

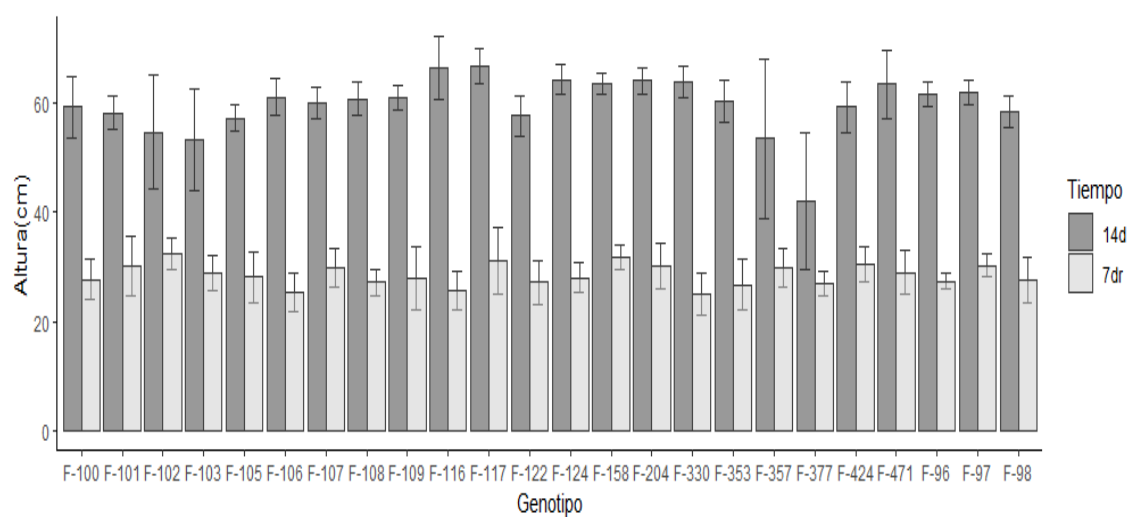


Figura 5. Diferencia en la altura de los genotipos a los 14 días de subemergencia y después de los 7 días de recuperación durante la segunda evaluación. Genotipos del F-100 al F-98.

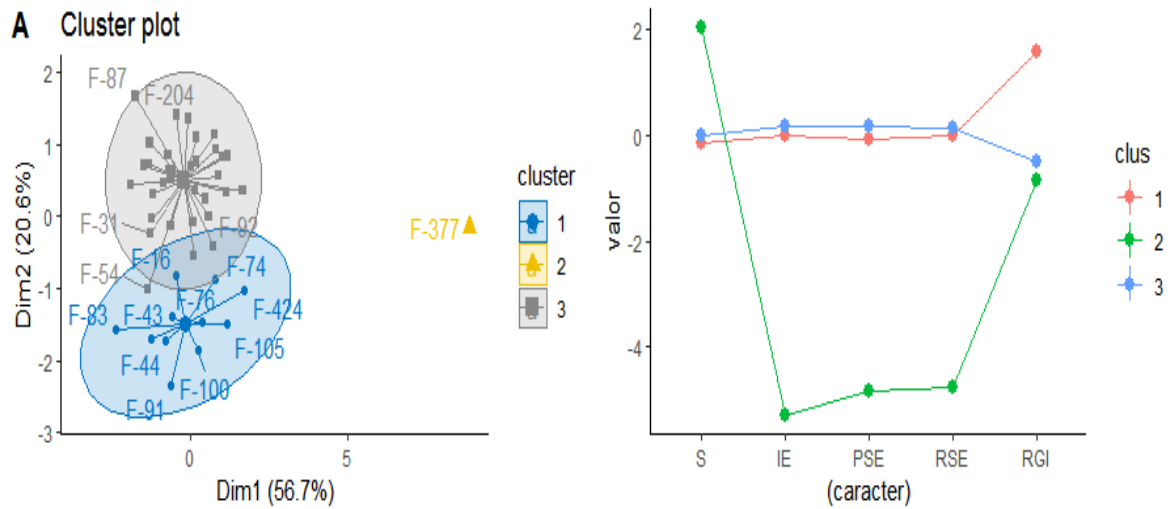


Figura 6. Análisis K-Medias agrupado en los genotipos. La gráfica de coordenadas paralelas representa las medias de los grupos para cada variable

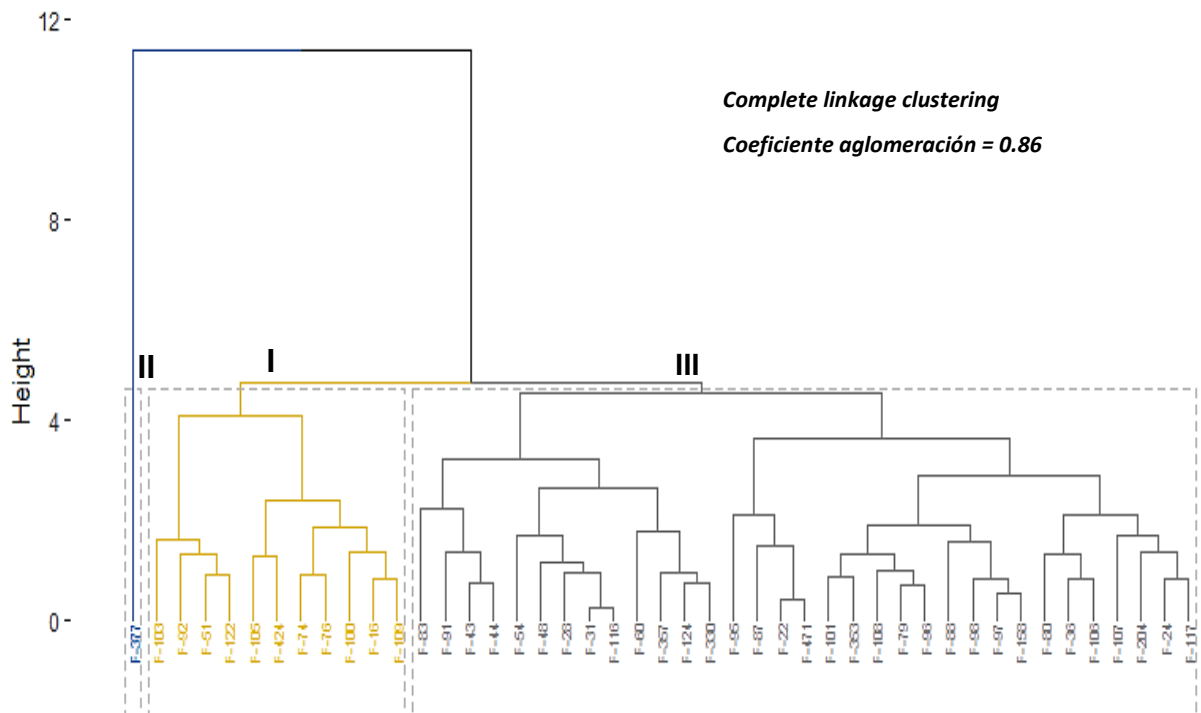
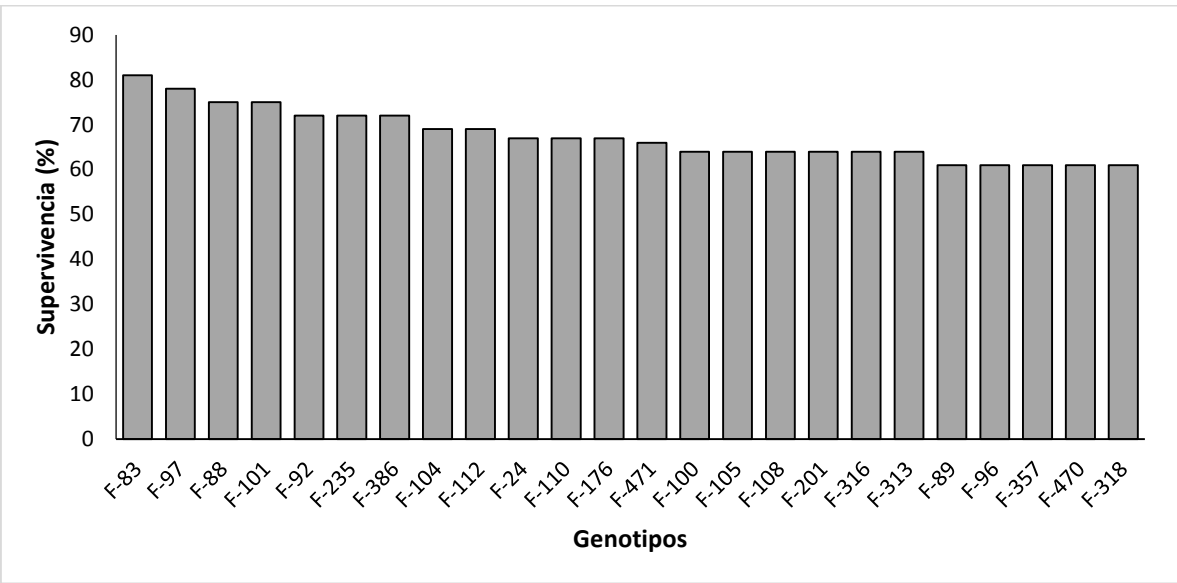
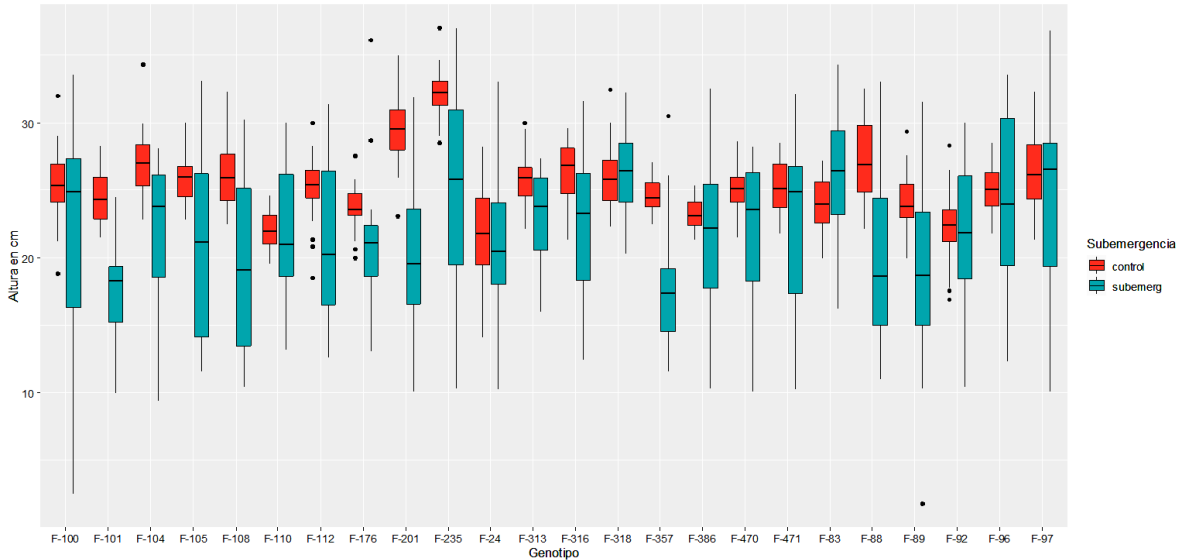


Figura 22. Dendrograma jerárquico aglomerativo con similitud de distancia euclídea y por el método *complete linkage*.

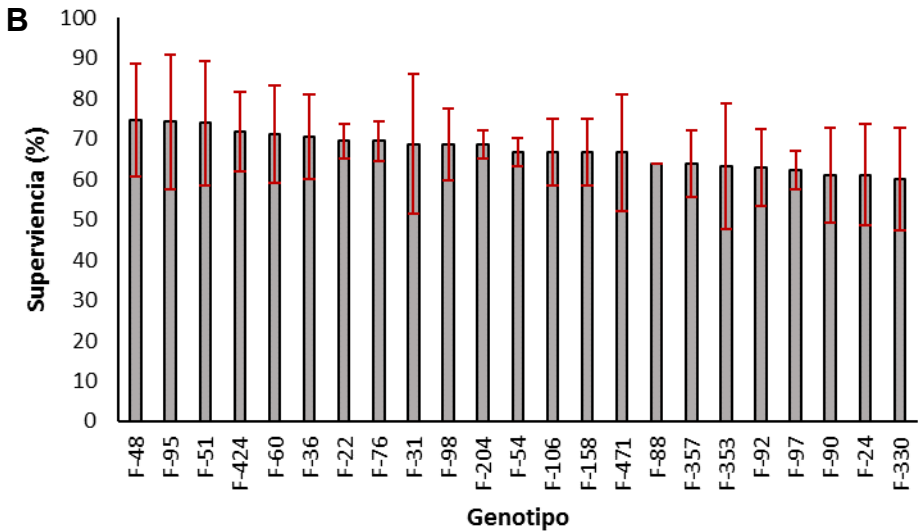
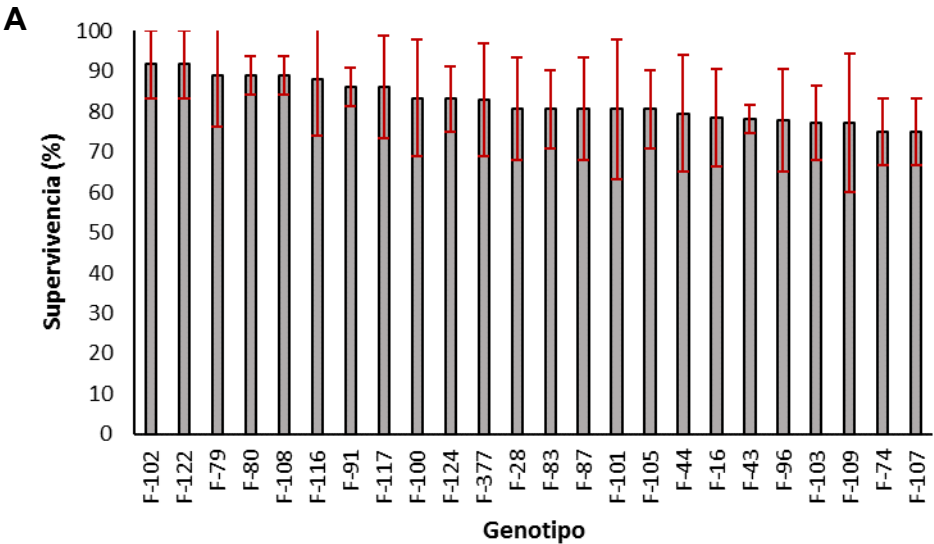
Material suplementario.



Anexo 1. Genotipos de arroz con mejores porcentajes de supervivencia para la tolerancia a la germinación anaerobia durante la primera evaluación. La supervivencia se clasificó si el brote emergía sobre la superficie del agua durante un periodo de tiempo de 21 días



Anexo 2. Dispersión de la altura variable entre los genotipos de arroz bajo condiciones de control y estrés por subemergencia.



Anexo 3. A y B) Supervivencia de los 47 genotipos durante la primera evaluación en etapa de desarrollo temprano vegetativo.

Anexo 4. Índice de elongación (IE), porcentaje de elongación (PSE) y elongación relativa de la planta (RSE) de los genotipos bajo condiciones control y subemergencia. Los valores de IE y PSE se estimaron en relación con los valores correspondientes a la altura de la planta en los tres periodos de tiempo. Los valores de las medias con letras diferentes indican diferencias significativas mediante el uso de la prueba de rango de Tukey (HSD, $p < 0.05$).

Genotipo	Control		Subemergencia		Elongación relativa la planta (RSE)
	Índice elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	Índice elongación (IE)	Porcentaje elongación (PSE)	
F-16	8.1± 1.4 ^e	30.1	31.8± 2.1 ^{a-d}	113.4	161.5
F-22	7.2± 0.7 ^e	26.3	35.3± 0.3 ^{a-c}	126.6	170.5
F-24	9.0± 0.5 ^e	33.9	31.7± 0.5 ^{a-d}	109.8	162.7
F-28	9.2± 3.5 ^e	34.1	37.1± 0.5 ^{a-b}	133.2	165.5
F-31	8.7± 2.8 ^e	30.1	34.9± 3.8 ^{a-c}	122.0	161.6
F-36	9.9± 0.8 ^e	34.7	35.4± 0.9 ^{a-c}	121.6	161
F-43	7.6± 1.8 ^e	26.4	34.2± 0.4 ^{a-d}	112.7	167.6
F-44	9.5± 0.9 ^e	32.9	33.6± 2.6 ^{a-d}	107.1	164.1
F-48	10.2± 3.8 ^e	32.5	37.2± 1.1 ^{a-b}	129.1	151.8
F-51	9.7± 2.5 ^e	33.4	29.8± 1.0 ^{a-d}	94.5	152.3
F-54	11.0± 2.2 ^e	38.8	34.8± 0.1 ^{a-d}	127.1	153.8
F-60	9.2± 2.7 ^e	39.7	28.0± 3.6 ^{b-d}	99.8	165.8
F-74	7.3± 0.6 ^e	23.8	30.6± 2.4 ^{a-d}	103.5	147.9
F-76	9.4± 2.2 ^e	35.0	30.3± 2.3 ^{a-d}	103.6	156.1
F-79	8.2± 0.5 ^e	29.6	27.5± 5.8 ^{c-d}	96.9	150.1
F-80	6.8± 2.3 ^e	24.2	35.0± 0.6 ^{a-c}	143.9	156.6
F-83	6.7± 3.6 ^e	27.0	34.8± 0.4 ^{a-d}	144.2	168
F-87	6.8± 0.7 ^e	24.7	37.6± 1.0 ^a	132.2	179
F-88	11.2± 2.1 ^e	40.4	28.8± 0.7 ^{a-d}	114.3	135.7
F-90	6.9± 3.9 ^e	30.3	na	107.4	151
F-91	9.1± 1.4 ^e	30.9	32.4± 3.3 ^{a-d}	115.6	150.3
F-92	7.9± 4.5 ^e	30.9	26.9± 0.1 ^{c-d}	99.7	145.9
F-95	7.8± 4.3 ^e	30.6	31.2± 1.2 ^{a-d}	102.3	176.6
F-96	11.9± 2.0 ^e	46.8	30.0± 1.8 ^{a-d}	102.2	154.9
F-97	8.6± 3.0 ^e	30.0	29.7± 2.4 ^{a-d}	99.8	152.3
F-98	10.8± 0.4 ^e	42.8	29.5± 2.2 ^{a-d}	110.1	150.7
F-100	6.9± 1.2 ^e	25.5	29.1± 1.1 ^{a-d}	104.5	156.3
F-101	9.6± 3.5 ^e	37.0	30.2± 0.2 ^{a-d}	115.7	151
F-102	9.2± 2.0 ^e	33.9	na	90.3	138.9
F-103	6.3± 1.2 ^e	22.4	25.3± 6.8 ^d	96.6	137.4
F-105	9.7± 4.3 ^e	35.5	27.0± 3.4 ^{c-d}	97.3	141.2
F-106	9.2± 3.6 ^e	35.4	32.9± 0.4 ^{a-d}	125.7	156.3
F-107	12.4± 1.7 ^e	47.4	32.5± 1.7 ^{a-d}	127.3	147.5
F-108	9.9± 0.6 ^e	34.2	29.3± 0.2 ^{a-d}	100.6	145.7
F-109	7.3± 2.7 ^e	27.3	31.8± 4.3 ^{a-d}	118.7	160.4
F-116	9.7± 5.1 ^e	35.5	34.8± 2.9 ^{a-c}	120.4	163.1
F-117	9.7± 2.6 ^e	35.5	34.9± 1.7 ^{a-c}	117.3	167.3
F-122	8.2± 1.8 ^e	31.6	29.0± 1.0 ^{a-d}	109.8	155
F-124	8.3± 2.3 ^e	30.8	33.0± 0.2 ^{a-d}	113.8	163.1
F-158	11.4± 4.1 ^e	42.3	30.5± 1.6 ^{a-d}	99.5	153.3

F-204	10.6± 2.6 ^e	38.1	34.3± 1.2 ^{a-d}	122.6	156.5
F-330	9.1± 1.0 ^e	33.3	33.0± 3.0 ^{a-d}	115.8	162
F-353	9.2± 1.0 ^e	34.0	31.0± 4.1 ^{a-d}	114.4	152.2
F-357	10.9± 3.9 ^e	48.6	31.8± 1.2 ^{a-d}	108.0	171.8
F-377	9.9± 2.5 ^e	38.5	4.0± 1.2 ^e	17.9	86.2
F-424	10.9± 1.6 ^e	37.9	27.1± 4.9 ^{c-d}	90.6	140.5
F-471	6.8± 4.6 ^e	25.5	35.1± 6.8 ^{a-c}	129.3	171.8
Media	9.02		31.1		

639 **na:** dato no disponible

640

641

642